

Citar como:

Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En: Sarmiento, G. (Ed). Las Sabanas Americanas, Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Manejo. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, pp.15-56.

ECOLOGIA COMPARADA DE ECOSISTEMAS DE SABANAS EN AMERICA DEL SUR

Guillermo Sarmiento, Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

RESUMEN

Se presenta una visión general de los principales tipos ecológicos de sabanas en América del Sur. La tipificación de estos ecosistemas se hace tomando en cuenta los principales ejes de variabilidad ambiental que condicionan sus características estructurales y funcionales, como son la disponibilidad de agua, las fluctuaciones anuales de temperatura, la disponibilidad de nutrientes y sus varias combinaciones.

Se hace una primera distinción entre las sabanas tropicales, subtropicales y templadas en base al rango anual de temperaturas medias mensuales y a la ocurrencia y frecuencia de heladas. Todas las sabanas tropicales se encuentran bajo condiciones isotérmicas dadas por diferencias entre las temperaturas medias de los meses extremos menores de 7°C. Excepto en las formaciones de altitud y en su margen meridional, estas sabanas están libres de heladas.

De acuerdo con la disponibilidad estacional de agua del suelo para el estrato herbáceo, se reconocen tres regímenes hídricos anuales: estacional, hiperestacional y semiestacional. En las sabanas estacionales el ciclo anual se diferencia netamente en una estación seca, de hasta seis meses consecutivos, en que las gramíneas sufren un stress hídrico, y una estación húmeda el resto del año donde disponen de humedad edáfica. En las sabanas hiperestacionales alternan cuatro períodos diferentes en cada ciclo anual: uno de deficiencia de agua; otro de exceso, cuando la retención del agua gravitacional en los horizontes superiores del suelo produce saturación o anegamiento; y dos estaciones sin nin-

gundo de estos dos stress contrapuestos. En las sabanas semiestacionales el suelo permanece saturado durante la mayor parte del año dejando solamente una corta estación sin ningún tipo de stress hídrico.

Otro eje de diferenciación ecológica de los ecosistemas de sabana corresponde a factores que regulan la economía de nutrientes. Hemos diferenciado cuatro categorías de fertilidad del suelo de acuerdo a su status nutritivo medido por la suma de cationes intercambiables (S), a saber: regímenes hiperdistrófico, distrófico, mesotrófico y eutrófico. La mayor parte de las sabanas tropicales corresponden a la clase de suelos hiperdistróficos o distróficos, donde S es inferior a 5 meq/100 g suelo. En cambio las sabanas subtropicales y templadas muestran generalmente un status nutritivo más favorable ($S > 5$ meq/ 100 g), pero en cambio presentan a menudo limitaciones por salinidad o alcalinidad.

En este concepto dado por las diferentes condiciones ambientales, se discuten luego las principales características de los diferentes tipos de sabanas, en particular su distribución, estructura, composición y variabilidad espacial. Hacemos énfasis en la comparación entre ecosistemas tropicales y subtropicales, refiriéndonos a sus similitudes básicas como también a sus grandes diferencias.

Incluimos asimismo una breve discusión sobre algunos otros ecosistemas herbáceos :como praderas, estepas, seudosabanas y pantanos estacionales, para presentar así un cuadro más comprensivo de los principales tipos de ecosistemas herbáceos del continente sudamericano.

COMPARATIVE ECOLOGY OF SOUTH AMERICAN SAVANNA ECOSYSTEMS

SUMMARY

This paper presents an overview of the main ecological types of savanna ecosystems in South America. The typification of these ecosystems takes into account the principal axis of environmental variability conditioning all other functional and structural characteristics, such as water availability, yearly temperature fluctuations, plant available nutrients, and their various combinations.

A first distinction is done between tropical, subtropical and temperate savannas on the basis of the annual range of mean monthly temperatures and the occurrence and frequency of frosts. All tropical savannas occur under isothermic conditions given by differences in mean temperature between the warmest and the coldest months below 7°C, and except for the high elevation formations and the southernmost border, these savannas are entirely frost-free.

According to the seasonal availability of soil water to the grass layer, three annual regimes are recognized: seasonal, hyperseasonal and semiseasonal. In seasonal savannas the annual cycle appears sharply differentiated into a dry season, up to six months long, where grasses suffer from water stress; and a moist season, when soil moisture is available to these species. In the hyperseasonal savannas four periods alternate during the year: one of water deficiency; other of water surplus, when the retention of gravitational water in the topsoil leads to water saturation or even to flooding; and two seasons without any of these two opposite stresses. In semiseasonal savannas the soil is water-saturated during a major part of the year leaving just a short season without any water stress.

Other axis of ecological differentiation between savanna ecosystems correspond to factors regulating their nutrient economy. Four categories of soil fertility are recognized according to nutrient status measured by the sum of exchangeable cations: hyperdystrophic, dystrophic, mesotrophic and eutrophic. Most tropical savannas fall either in the hyperdystrophic or in the dystrophic classes where S is less than 5 meq/100 g of soil. Subtropical and temperate savannas instead, generally show a more

favourable soil nutrient status but in contraposition they often exhibit salinity and alcalinity limitations.

On this framework given by environmental conditions, the major features characterizing the different types of savannas are discussed, particularly distribution, structure, composition and variability. Emphasis is given to the comparison of tropical and subtropical ecosystems, disclosing both their basic similarities and their wide differences. Some other herbaceous ecosystems like prairies, steppes and pseudosavannas or herbaceous marshes are included in this discussion in order to obtain a more comprehensive picture of herbaceous ecosystems throughout the South American continent.

INTRODUCCION

El conocimiento de las sabanas tropicales ha progresado notablemente en los últimos años (Huntley & Walker, 1982; Bourlière, 1983; Sarmiento, 1984; Tothill & Mott, 1985; Cole, 1986; Walker, 1987). Sin embargo aún no se han caracterizado de manera suficientemente precisa los diferentes tipos de ecosistemas sabánicos cuya diferenciación resulta necesaria para evitar errores al extrapolar los resultados de un tipo de ecosistema a otro con condiciones ecológicas diferentes.

La presente discusión pretende presentar elementos para caracterizar los principales tipos ecológicos de sabanas en América del Sur. La restricción geográfica a este continente no solamente se justifica por la temática de este simposio sino también por la necesidad de aclarar primero el cuadro de las sabanas a nivel continental antes de poder abordar el tratamiento comparativo de estos ecosistemas a una escala global.

Partimos de una definición de sabanas relativamente amplia que incluye las formaciones herbáceas con o sin leñosas dispersas, tanto del trópico como del subtrópico, o aún de la zona templado-cálida, que presentan en común la dominancia ecológica de un estrato más o menos continuo de gramíneas perennes en macolla, bajo condiciones ambientales que inducen un cierto grado de estacionalidad en la oferta de agua disponible en el suelo frente a la cual el ecosistema evidencia una ritmicidad funcional bien marcada. Podemos darnos cuenta que todas las sabanas así definidas presentarán atributos estructurales y funcionales comunes, pero resulta asimismo evidente que el concepto envuelve ecosistemas que difieren significativamente entre sí con respecto a numerosas características de composición, estructura, dinámica, génesis, estabilidad, etc. Por consiguiente trataremos de separar y definir varios tipos ecológicos de sabanas limitados por diferentes combinaciones de factores ambientales, entre los que se destacan la estacionalidad hídrica y térmica, los nutrientes disponibles y la fertilidad del suelo, la recurrencia de quemas, la presión de herbivoría, etc.

Hemos creído conveniente incluir en nuestra discusión a los sistemas del subtrópico y de la zona templada de América del Sur, completando así por una parte la revisión presentada en un trabajo anterior sobre las sabanas tropicales americanas (Sarmiento, 1983) y permitiendo por otra parte comparar la situación del trópico en sentido estricto con

sus prolongaciones ecológicas y biogeográficas hacia el sur del continente.

DISTRIBUCION DE LAS SABANAS EN AMERICA DEL SUR

Solamente podemos presentar aquí un mapa a muy pequeña escala, sin mayor precisión cartográfica, que indica las principales regiones donde las sabanas revisten importancia dentro del actual paisaje vegetal (Figura 1). En primer lugar se destaca por su extensión la región del Cerrado, en los planaltos del interior del Brasil labrados sobre el antiguo Escudo Brasileño, donde aparece la mayor área de sabanas neotropicales o *cerrado* en la denominación popular brasileña (alrededor de 2 millones de Km²), probablemente una de las mayores superficies continuas cubiertas por estos ecosistemas en todo el mundo. En segundo término tenemos sabanas en las altiplanicies interiores del Escudo de Guayana, de menor extensión pues sólo ocupan espacios limitados en Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Guayana Francesa y Norte de Brasil. Estas Sabanas tienen el interés especial de ser un puente de contacto entre los cerrados y la tercera gran unidad sabánica del continente: los Llanos del Orinoco. A diferencia de las dos unidades anteriores, los Llanos son planicies Cuaternarias que unen las estribaciones de las Cordilleras Andina y Caribe en el Norte con los bordes del Escudo Guayanés en el Sur. Las sabanas no sólo predominan en la planicie sino que desbordan hacia los paisajes colineanos limitantes. Una cuarta región sabánica con afinidades ecológicas innegables con las sabanas del Norte de Sudamérica, es la conocida como Llanos de Moxos o Llanos del Beni en el oriente boliviano. Igual que en los Llanos del Orinoco también en el Beni las sabanas se extienden entre el piedemonte andino y los viejos escudos Precámbricos, en este caso el Escudo Brasileño. También la depresión encerrada en el borde meridional de los planaltos brasileños en la cuenca alta del Río Paraguay, constituye el llamado Gran Pantanal, una extensa región con un complejo mosaico de formaciones vegetales, donde diferentes tipos de sabanas alternan con bosques y pantanos y además donde, para complicar el cuadro ecológico regional, se diluye el trópico dentro de los avances más septentrionales de los ecosistemas subtropicales.

Aparte de estas cinco regiones de extensión subcontinental, existen dentro del trópico sudamericano islas, a veces verdaderos archipiélagos,

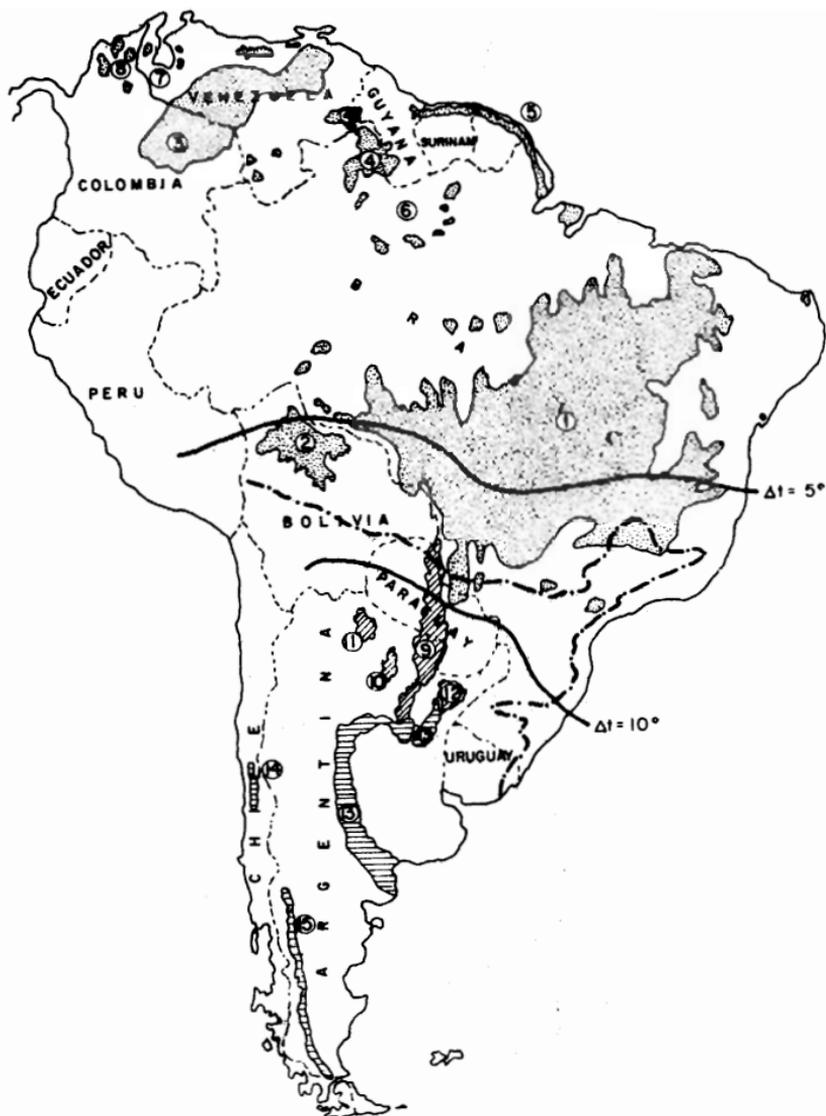


Figura 1. Principales regiones dominadas por sabanas en América del Sur. Se indican tres límites climáticos: el de un día con heladas por año (línea interrumpida) y los de diferencias térmicas entre meses extremos de 5° y de 10°C. El límite de la zona tropical se sitúa entre estos dos últimos, coincidiendo en líneas generales con el límite de heladas. Sabanas tropicales (punteado): (1) Cerrados; (2) Llanos de Moxos; (3) Llanos del Orinoco; (4) Gran Sabana-Rupununi-Río Branco; (5) Sabanas Costeras; (6) Sabanas Amazónicas; (7) Sabanas de la Cuenca del Lago de Maracaibo; (8) Sabanas del Magdalena; Sabanas Subtropicales (rayado oblicuo) (9) Chaco Oriental; (10) Chaco Central; (11) Chaco Occidental; (12) Sabanas del Iberá; Sabanas Templadas (rayado horizontal); (13) Cinturón Sabánico peripampeano; (14) Sabanas Mediterráneas de Chile Central; (15) Sabanas Periforestales Andino-Patagónicas.

de unidades relativamente menores de sabanas que salpican gran parte de la llanura amazónica y de los valles de otros grandes ríos como el Magdalena y el Cauca, como también las llanuras que bajan hacia el Lago de Maracaibo. Asimismo, en el litoral Atlántico entre Guyana y la boca del Amazonas se extiende una estrecha franja discontinua de sabanas que se interpone entre las selvas del interior y las formaciones costeras. Finalmente también existen, como veremos más adelante, reducidas áreas de sabanas en los cordones montañosos andinos y caribes, así como en las altas mesetas guayanesas y brasileñas.

Si penetramos ahora en el subtrópico, diferentes ecosistemas con indudables afinidades con las sabanas tropicales imprimen su fisonomía a los paisajes chaqueños en esa gran llanura que vincula las estribaciones andinas con el borde meridional del viejo cratón brasileño. Los estudios regionales de Morello y Saravia (1959), Morello y Adamoli (1968, 1974), Adamoli et al. (1972), señalan la ocurrencia de pastizales y sabanas en diferentes subregiones del Chaco argentino al mismo tiempo que establecen las bases para una clasificación ecológica de estas comunidades. Más hacia el centro del continente, en el Gran Pantanal, las sabanas tropicales y subtropicales entran en contacto, ocupando sin embargo habitats diferentes aunque con áreas ecotonales o de tensión ecológica (Projeto Radam Brasil, 1982).

Continuando desde el Chaco hacia latitudes templadas aparece la dilatada llanura pampeana con su hoy casi desaparecida pradera. Sólo discutiremos este ecosistema como contrapartida de la sabana, para enfatizar las tremendas diferencias ecológicas entre ambas a pesar de las indudables similitudes fisonómicas y estructurales. Pero prácticamente todo el borde occidental y meridional de la pradera pampeana está caracterizado por formaciones arbóreas abiertas que en conjunto podríamos denominar de sabanas templadas peripampeanas. Conforman la llamada Provincia Fitogeográfica del Espinal (Cabrera, 1971) con fisonomías que abarcan desde bosques xerófilos abiertos hasta sabanas arboladas y pastizales. Cano y Movia (1967) estudiaron la distribución, ecología y composición florística de estas formaciones en el centro-oeste argentino. Con ellas están emparentadas las sabanas de la región mediterránea central de Chile. Por último queremos mencionar, aunque más no sea para resaltar similitudes y diferencias, las formaciones mixtas de gramíneas en macolla y de árboles perennifolios ecotonales entre los bosques húmedos de los Andes Australes y la estepa de la

Patagonia, formando una estrecha cuña interpuesta entre estos dos mundos vegetales tan contrastantes.

LA ESTACIONALIDAD HIDRICA EN LAS SABANAS

Ya indicamos que consideramos cierto grado de estacionalidad en la disponibilidad de agua como uno de los condicionantes de los ecosistemas de sabana. En latitudes tropicales los contrastes entre estaciones húmedas y secas constituyen la pulsación ambiental más significativa en un primer nivel de análisis, mientras que hacia latitudes mayores, a las posibles estaciones hídricas se les superponen estaciones térmicas, originando así los diferentes patrones que caracterizan los ambientes alternantes de las zonas subtropicales y templadas.

Considerando la estacionalidad hídrica con un criterio más ecosistémico que climático, quisiéramos en primer término recordar la separación del rango de humedad del suelo en tres intervalos con muy diferente significación ecológica. Cuando falta agua para la vegetación natural diremos que el suelo está ecológicamente seco y al período en el que se mantiene esta condición deficitaria lo consideraremos como estación seca. Por supuesto que el contenido o el potencial de agua en el suelo crítico para diferentes componentes del ecosistema pueden no ser iguales, por lo que definiremos en la sabana como período seco aquel en que las gramíneas dominantes muestran limitaciones metabólicas derivadas de la baja absorción de agua del suelo y por ende de las limitaciones del flujo transpiratorio. En cambio cuando existe agua disponible en el suelo para estas especies, pero sin alcanzar condiciones de saturación, hablaremos de estación hídricamente favorable o estación húmeda. Finalmente, cuando el suelo superficial donde se desarrolla la mayor parte de la biomasa subterránea de las gramíneas de la sabana presenta condiciones de exceso de agua, es decir, de mal drenaje, retención de agua gravitacional, situaciones reductoras o ambientes hidromorfos, etc., hablaremos de período de exceso de agua o estación perhídrica, aunque a veces sus consecuencias fisiológicas para las plantas se asemejen a las producidas por la sequía.

La secuencia anual de períodos con diferentes condiciones hídricas permite clasificar los ecosistemas de sabana en tres tipos fundamentalmente diferentes (Figura 2). En las sabanas estacionales alternan una es-

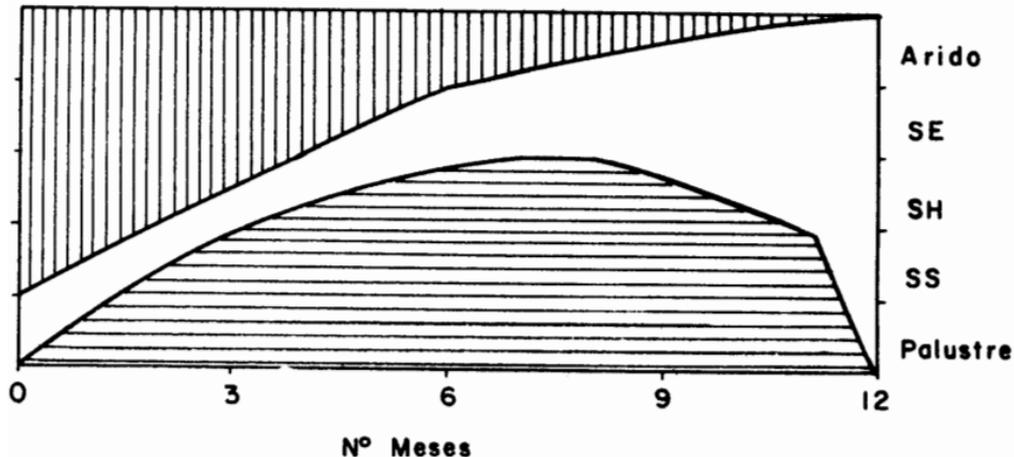


Figura 2. Representación del régimen hídrico anual en diferentes tipos de ecosistemas. Se diferencian tres situaciones: sin agua disponible en los horizontes superiores del suelo (rayado vertical); con agua disponible (blanco); con saturación hídrica (rayado horizontal). Se distinguen así cinco tipos de ecosistemas: los ecosistemas áridos; las sabanas estacionales; las sabanas hiperestacionales; las sabanas semiestacionales; los ecosistemas palustres. La franja horizontal correspondiente a cada ecosistema indica el rango de variación de sus condiciones hídricas. Así la sabana estacional se caracteriza por una estación sin agua disponible de 4 a 6 meses consecutivos.

tación húmeda y una seca; en las sabanas hiperestacionales el ciclo anual queda dividido en cuatro períodos: dos estaciones húmedas separadas por una estación seca y otra perhúmeda; mientras que en las sabanas semiestacionales alterna una estación húmeda con otra perhúmeda.

Por supuesto que para la ocurrencia de uno u otro sistema, no solamente es decisivo el tipo de hidroperiodicidad sino también la duración de cada una de estas estaciones. Las sabanas aparecen donde la estación seca se prolonga entre dos y seis meses consecutivos, lo que significa que en años con precipitaciones por debajo de la media, el período de déficit hídrico puede extenderse hasta 7 o excepcionalmente 8 meses. Pero en cualquier caso, las sabanas neotropicales se encuentran bajo climas húmedos, ya sea alternantes (Aw o Am del sistema de Koeppen) o siempre húmedos (Af), nunca bajo climas semiáridos. En efecto, en las dos zonas del trópico sudamericano donde aparecen climas semiáridos: la Caatinga del nordeste brasileño y el área seca del Caribe en Venezuela y Colombia, las sabanas desaparecen cuando las precipi-

taciones anuales bajan de 700 u 800 mm siendo reemplazadas por formaciones arbustivas o arbóreas espinosas (Caatinga, espinar, cardonal, etc.). No ocurre en cambio lo mismo en el subtropical, donde aparecen sabanas bajo climas semiáridos, con precipitaciones anuales del orden de 600 o 700 mm y 5 a 7 meses secos (Chaco Occidental), aunque no es ésta sin embargo el área de mayor representación de sabanas subtropicales. Pero más hacia latitudes templadas, ya todas las sabanas aparecen bajo climas semiáridos. Como las sabanas neotropicales sólo se encuentran bajo climas húmedos que presentan un exceso de agua durante la estación de lluvias, este exceso anega los suelos mal drenados y permite un almacenamiento profundo en los suelos bien drenados. Este recurso hídrico profundo permitirá una división espacial vertical del recurso agua entre el estrato herbáceo y el leñoso de la sabana estacional, aún en el caso en que el nivel freático se encuentre fuera del alcance de las raíces de las especies leñosas. De manera que el balance hídrico anual de la sabana estacional tropical depende del exceso de agua producido durante la estación húmeda.

LA ESTACIONALIDAD TERMICA EN LAS SABANAS AMERICANAS

A medida que progresamos hacia el sur, a la posible estacionalidad hídrica se le superpone una creciente termoestacionalidad. Los inviernos fríos desempeñan un rol ecológico crucial tanto si coinciden con la estación seca, como en los regímenes de tipo subtropical, o si lo hacen con la estación lluviosa, como en los regímenes mediterráneos. Una manera relativamente simple de cuantificar el termoperiodismo anual es utilizando la diferencia entre las temperaturas medias de los meses extremos (Δt). Este Δt anual es insignificante en latitudes ecuatoriales, del orden de los 2° o 3°, aumentando hacia los trópicos hasta 5° o 10°, en tanto en que latitudes templadas puede superar los 15° o aún los 20°. En la Figura 1 también se han indicado, con la precisión que lo permite la escala, las amplitudes térmicas anuales de 5° y de 10° así como el límite latitudinal de las heladas (1 día anual con heladas). Aparentemente un Δt de 7° traza el límite entre el trópico y el subtropical en Sudamérica atlántica. Con esta amplitud térmica anual está relacionada la ocurrencia de heladas, seguramente un factor ambiental crítico para especies de linaje tropical. Es quizás este límite el que más adecuadamente separa las formaciones tropicales de las subtropicales en América del Sur, sin embargo resulta más difícil de mapear con la

información meteorológica disponible y por otra parte también debe cuantificarse la acción de las heladas en base a su frecuencia e intensidad. En el Cerrado las heladas sólo afectan su borde meridional y esto con frecuencias del orden de uno a tres días por año. En cambio el Chaco, netamente subtropical, está afectado por heladas en toda su extensión con una frecuencia que varía entre un día por año en su extremo septentrional hasta unos 10 días en su margen meridional. En las sabanas templadas por otra parte el incremento en el número medio de días con heladas es abrupto, alcanzando cifras de hasta 180 días anuales, distribuidos en 7 u 8 meses.

LAS SABANAS TROPICALES ESTACIONALES

Este es el tipo de sabana mejor conocido en América del Sur. Sería imposible enumerar aquí los trabajos ecológicos sobre sabanas tropicales estacionales realizados en Brasil, Venezuela, Colombia, Surinam, Guyana y otros países del área. Nos limitaremos a señalar los aspectos de mayor interés para una tipificación de ecosistemas de sabana. Recordemos que por definición llamamos sabana tropical estacional (STE) a un ecosistema sabánico donde alternan anualmente una estación con agua disponible en el suelo y otra estación más o menos prolongada con deficiencia de agua para las gramíneas dominantes.

Dentro de este marco conceptual es interesante destacar cómo, en el caso de América del Sur, las sabanas estacionales forman un continuo fisonómico que abarca desde pastizales sin árboles hasta bosques abiertos. Es por ejemplo el caso del continuo *campo limpio-campo sujo-campo cerrado-cerradao* bien conocido en Brasil (Eiten, 1972; Goodland & Pollard, 1973; Goodland, 1979). Es decir, las diferencias fisonómicas y estructurales ocasionadas por la densidad y la cobertura de las especies leñosas parecen reflejar ciertamente cambios en el hábitat pero que no son suficientes para inducir un cambio total en el carácter del ecosistema. No resulta simple sin embargo establecer cuáles pueden ser los factores que regulan la densidad de árboles en las sabanas estacionales. Goodland & Pollard (1973) demuestran que el suelo se enriquece en nutrientes a medida que la cobertura leñosa es más importante, pero no está claro si esta relación es causa o consecuencia de la mayor cobertura arbórea. Lo que parece indudable es que además de los nutrientes, el agua disponible en el suelo y el fuego desempeñan un rol en determinar

la estructura del ecosistema. Sin duda la cantidad de agua disponible en los horizontes profundos del suelo durante la estación seca está directamente relacionada con la densidad de leñosas. Del mismo modo la densidad de árboles aumenta cuando las quemadas ocurren con baja frecuencia. Postulamos como hipótesis entonces que la disponibilidad de agua y nutrientes fija la máxima capacidad del ecosistema para desarrollar una cobertura de árboles, pero los valores reales de cobertura están mantenidos por debajo de esta capacidad potencial debido al efecto de las quemadas recurrentes.

Otra característica destacable de la sabana estacional neotropical es la de presentar una flora propia, muy diversificada y con muchas especies que se extienden por todas las sabanas del área (Sarmiento, 1983). Sin embargo, cabe destacar la mayor riqueza de la flora leñosa del Cerrado con respecto a cualquier otra zona de sabanas estacionales en Sudamérica. El área nuclear del Cerrado en el centro del Brasil parece haber sido un centro de diversificación y de especiación de las especies leñosas y semileñosas, mientras que la flora herbácea en cambio está más homogéneamente distribuida en toda el área sabánica neotropical.

Tanto la morfoecología como la fenodinámica de las especies de las sabanas estacionales son muy características (Monasterio y Sarmiento, 1976; Sarmiento y Monasterio, 1983). Existe una diversidad de estrategias y de formas de vida, pero predominan a nivel de cobertura, de biomasa y de productividad, las gramíneas perennes en macolla, de metabolismo fotosintético C4, con asimilación y crecimiento continuo todo el año pero con una fase de semirreposo relativo durante la estación seca. En el estrato leñoso predominan en cambio los árboles bajos, perennifolios o brevidecíduos, con hojas de tamaño mesófilo notablemente escleroformas, y con sus fases de renovación del follaje y de reproducción sincronizadas con la estación seca. El semirreposo o xeropausa de las gramíneas perennes implica que a pesar de una reducción substancial de la biomasa asimilatoria la planta continúa su crecimiento y asimilación durante todo el período seco.

Las sabanas estacionales, además de presentar una termoestacionalidad anual muy poco marcada y un régimen hídrico característico (Figura 2), tienen como rasgo común un régimen de quemadas de frecuencia anual o casi anual, que barren el ecosistema hacia finales de la

estación seca. Por ello, muchas de las presumibles adaptaciones morfológicas y funcionales de sus especies pueden servir tanto para superar el stress hídrico estacional como para sobrevivir a las quemas.

Las gramíneas y las leñosas de la sabana estacional exhiben en muchos casos comportamientos francamente opuestos (Figura 3). Goldstein et al. (1986) y Goldstein y Sarmiento (1987) mostraron cómo difiere el balance de agua de ambas formas de vida en cuanto a las variaciones estacionales del potencial hídrico foliar, la conductancia estomática y el flujo transpiratorio. Las leñosas son mucho más constantes en su funcionamiento y economía hídrica que las herbáceas, como si pudieran utilizar un recurso hídrico de oferta menos estacional como es el caso del agua almacenada en los niveles más profundos del suelo.

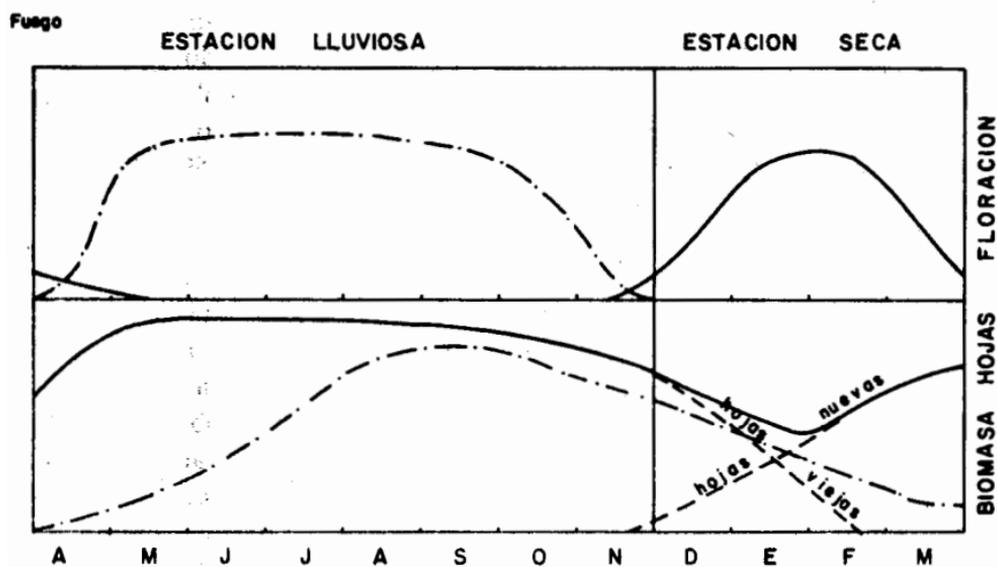


Figura 3. Fenodinámica anual de las dos formas dominantes en la STE: las gramíneas perennes y los árboles siempreverdes, en los llanos venezolanos y con quemas al finalizar la estación seca. Las leñosas (línea continua) tienen un comportamiento reproductivo opuesto al de las gramíneas (línea punteada). Asimismo los árboles cambian sus hojas durante la estación seca, cuando la biomasa verde de las gramíneas declina hasta alcanzar su mínimo anual antes de las quemas. Adaptado de Sarmiento, 1984.

Finalmente, pero para nada lo menos importante, tenemos la cuestión de la economía de nutrientes en la sabana estacional. El carácter oligotrófico de los suelos ha sido resaltado desde los primeros estudios ecológicos de los campos cerrados (Alvim y Araujo, 1953) y lo

precario de la economía de nutrientes ha sido ampliamente discutido en un trabajo anterior (Sarmiento, 1984). En la Tabla 1 se presentan algunos datos que permiten evaluar el status nutritivo de los suelos bajo sabanas estacionales tropicales. Hemos seleccionado algunos perfiles de manera de cubrir todo el espectro de variación, incluyendo una situación típica para cada uno de los principales tipos de suelo que mantienen sabanas estacionales. Queremos señalar que estos ecosistemas presentan suelos muy diversos desde el punto de vista taxonómico. Así tomando como base la clasificación americana (Soil Survey Staff, 1975), encontramos en América del Sur sabanas estacionales tropicales sobre suelos pertenecientes a 7 de los 10 órdenes que reconoce la clasificación. Faltan únicamente los aridisoles, vertisoles e histosoles, por razones evidentes, aunque la existencia de sabanas sobre mollisoles no parece aún estar bien documentada. Pero los suelos más frecuentes en la STE son los oxisoles, con menor proporción de alfisoles y spodosoles. En el Cerrado los suelos más frecuentes son los latosoles (oxisoles) que ocupan el 46% del área, seguidos por entisoles (arenas quartzosas) 15,2% y luego ultisoles y alfisoles que ocupan conjuntamente el 15% (Adamoli et al., 1986).

Los datos que figuran en la Tabla 1 corresponden al horizonte superior del perfil, pero hacemos la salvedad que los demás horizontes siempre presentan un status nutritivo más desfavorable ya que éste depende en buena medida del contenido de materia orgánica, la que está muy concentrada en los horizontes superiores. Podemos observar cómo un conjunto de características contribuyen a acentuar el carácter oligotrófico, como ser: bajo contenido de carbono y de nitrógeno, acentuada acidez, bajas capacidades de intercambio catiónico y reducidas tasas de saturación, muy pobre contenido en cationes intercambiables como calcio y potasio, extremada pobreza en fósforo asimilable. Por el contrario presenta altos tenores de aluminio cambiante. Aunque no siempre estos valores pueden ser estrictamente comparables entre sí debido a diferentes técnicas analíticas, las cifras son tan elocuentes que no puede quedar duda sobre la influencia del factor nutritivo en el ecosistema STE. La excepción la constituyen los mollisoles. Estos suelos mucho más ricos en nutrientes han sido reconocidos en áreas muy restringidas de los llanos venezolanos pero desafortunadamente, por ser precisamente buenos suelos agrícolas, no es frecuente encontrar la vegetación natural original, pero podría postularse que efectivamente existen sabanas estacionales sobre suelos eutróficos aunque no han sido aún descritas.

Tabla 1. Algunas características de suelos (horizonte superior) bajo STE. Los 5 primeros perfiles con $S > 1$ corresponden a sistemas distróficos, los 5 últimos con $S < 1$ a sistemas hiperdistróficos. Fuentes 1,2, Radam Brasil; 3, 7, 9, Sarmiento, no publicado; 4, 5, FAO 1964-66; 6, Malagon, 1977; 8, Eden, 1974; 10, Blancaneaux, 1981.

SUELO	Localidad	Lluvia mm	Tex- tura	Ar- cilla %	pH agua 1:1	C %	N%	C/N	C.I.C. meq/100g	% Sat.	P ppm	Al camb. meq/100g	Ca camb. meq/100g	K camb. meq/100g	S meq/ 100g
Paleosult 0-10	Cerrado Goias	1500	F	26	5,9	2,10	0,14	15	9,8	41	-	0,1	2,10	0,16	4,06
Brasil															
Latosol rojo oscuro 0-20	Cerrado Minas Gerais Brasil	1500	A	41	5,5	1,55	0,13	12	8,2	26	1	1,2	1,30	0,54	2,10
Paleosult óxido 0-13	Llanos Barrinas Venezuela	1400	Fa	16	5,4	0,96	0,06	16	3,3	52	0,7	-	0,65	0,16	1,68
Tropept típico 0-15	Llanos Boyaca Colombia	2000	aF	9,8	3,9	0,98	0,07	12,7	4,2	27	8,2	1,83	0,28	0,26	1,15
Norodult típico 0-16	Llanos Meta Colombia	3000	F	21	4,4	1,33	0,18	7,4	9,0	11	4,4	2,37	0,39	0,04	1,01
Haplustox tropicalico 0-9	Llanos Meta Colombia	1700	FAa	27	4,9	1,00	0,05	20	3,40	6,4	1,33	2,3	0,05	0,04	0,13
Quartzipsamment típico 0-20	Llanos Guárico Venezuela	1200	a	3,5	5,6	0,08	0,004	20	0,7	27	2	0,1	0,06	0,02	0,19
Aquox 0-10	T.F. Amazonas	2900	Fa	0	4,5	1,20	0,08	15	5,2	3,5	0,5	-	0,10	0,06	0,18
Venezuela Heplustox 0-10	Llanos Barina	1700	FAa	27	4,9	1,00	0,05	20	3,40	6,4	1,33	2,3	0,05	0,04	0,13
Venezuela Haplortod 0-40	Guayana Francesa	2800	Fa	2	5,3	0,39	0,03	13	0,5	24	-	-	0,04	0,04	0,12

Con el objetivo de separar diferentes situaciones dentro del cuadro de oferta de nutrientes en la STE, proponemos tomar como criterio de fertilidad la suma de bases cambiables (S). Aunque resulta arbitrario escoger un solo parámetro para cuantificar una situación compleja que depende efectivamente de muchas variables, creemos que la suma de bases puede indicar en primera aproximación el status nutritivo del suelo, particularmente en estos casos donde no se presentan problemas de alcalinidad, de modo que la contribución del sodio a la suma de bases cambiables es siempre modesta. Otro criterio alternativo podría ser la suma de calcio más potasio cambiabile, o calcio más potasio más magnesio, pero lo que se gana en precisión se pierde en extensión porque es menos frecuente contar con estos valores individuales para cada catión que con el valor total de la suma de cationes cambiables.

Sobre la base de este criterio proponemos separar los sistemas de STE en cuatro categorías, a saber: STE hiperdistrófica, cuando $S < 1$ meq/100 g suelo; STE distrófica si S está entre 1 y 5 meq/100 g suelo; STE mesotrófica si S se sitúa entre 5 y 10; finalmente STE eutrófica si $S > 10$ meq/100 g suelo. De este modo quedarían dentro de la categoría de STE hiperdistróficas las desarrolladas sobre arenas cuarcíticas como los casos del Quartzipsamment y del Haplortod que figuran en la Tabla 1, así como la mayor parte de las sabanas sobre los oxisoles. En la categoría de STE distrófica quedarían las desarrolladas sobre inceptisoles, alfisoles, ultisoles y algunos tipos menos pobres de oxisoles (latosoles rojo oscuros de la clasificación brasileña). STE mesotróficas y eutróficas, como ya señalamos antes, parecen ser más bien excepcionales, un caso sería el de las sabanas sobre mollisoles en los llanos de Venezuela, otro caso el cerrado eutrófico descrito en áreas de Mato Grosso y Goias sobre Haplustalfs desarrollados a partir de lutitas ricas en bases (Ratter, 1971; Ratter et al., 1977).

Para formarnos una idea más concreta del significado ecológico de los nutrientes en la STE hiperdistrófica, presentamos algunos datos en la Tabla 2. El estrato herbáceo de una STE tiene, como orden de magnitud, una producción primaria neta anual de unos 500 g/m² y una producción subterránea del mismo orden (Sarmiento, 1984). Los contenidos de nitrógeno, calcio y potasio en el momento de máximo desarrollo de la biomasa figuran en la Tabla 2. Para alcanzar estas cantidades de nutrientes, las hierbas necesitan absorber al menos 7 g de N, 5 g de Ca y 6 g de K. Esto implica, aun reciclando gran parte del

	Producción Aérea (500 g.m ⁻² .año ⁻¹)		Producción Subterránea (500 g.m ⁻² .año ⁻¹)		Producción Anual (1000 g.m ⁻² .año ⁻¹)	Suelo (0-10 cm) D.A. = 1.3 g.cm ⁻³	
	%	g.m ⁻²	%	g.m ⁻²	g.m ⁻²	g.m ⁻²	
N	0.8	4	0.6	3	7	0.05*	65.0
K	1.0	5	0.2	1	6	0.05**	2.6
Ca	0.6	3	0.4	2	5	0.10	2.6

* N total %

** Intercambiable, meq/100 g suelo

Tabla 2. Relación entre producción primaria herbácea de una STE y los nutrientes disponibles (N, K, Ca) en el horizonte superior de un suelo hiperdistrófico. Vemos como el Ca y el K disponibles representan aproximadamente la mitad de las cantidades necesarias para mantener una producción anual del orden de 1 kg.m⁻².año⁻¹, en tanto que debiera mineralizarse cerca del 10% del N total del suelo. Esto nos sugiere que bajo estas condiciones la producción primaria se limita drásticamente. Datos de Sarmiento, 1984.

N contenido en la producción anual, mineralizar anualmente alrededor del 5% de la materia orgánica del suelo y utilizar 0,2 meq/100 g de suelo de calcio y 0,15 de potasio. Si tenemos en cuenta los requerimientos anuales de las leñosas, aun en sabanas con baja densidad de árboles, estos valores se duplican. Vemos así que el reservorio de nutrientes disponibles en el suelo está, en el caso de la STE hiperdistrófica, al menos para Ca y K, dentro del mismo orden de magnitud que los requerimientos anuales y el nivel de nitrógeno probablemente mucho más bajo, lo que requiere por supuesto, o una producción primaria mucho más baja, o disminuir la concentración de nutrientes en las plantas a niveles aún inferiores.

No tenemos datos sobre cómo se reflejan las diferencias nutricionales a nivel de composición y estructura en los ecosistemas de STE. Frecuentemente, en las sabanas hiperdistróficas la cobertura herbácea se hace muy abierta, 20% o aún menos en el momento de mayor desarrollo de la biomasa herbácea, como ocurre en las sabanas sobre médanos o sobre arenas blancas. Asimismo, en estos casos de excepcional stress nutricional, se incrementa en el estrato herbáceo la proporción de especies que no son gramíneas, particularmente ciperáceas y representantes de otras familias de monocotiledóneas. Las leñosas por su parte, se reducen a un mínimo de diversidad y cobertura, predominando las especies más escleromorfas.

El conjunto de factores mencionados: estacionalidad hídrica, altas temperaturas, quemas recurrentes, baja disponibilidad de nutrientes, ha inducido una serie de respuestas morfológicas, fenológicas y funcionales en las especies de la STE, que en conjunto constituyen un grupo de estrategias o de síndromes adaptativos muy característicos. Sarmiento et al. (1985) discuten estos modelos adaptativos para las especies leñosas más frecuentes en las sabanas venezolanas (Figura 4 y 5).

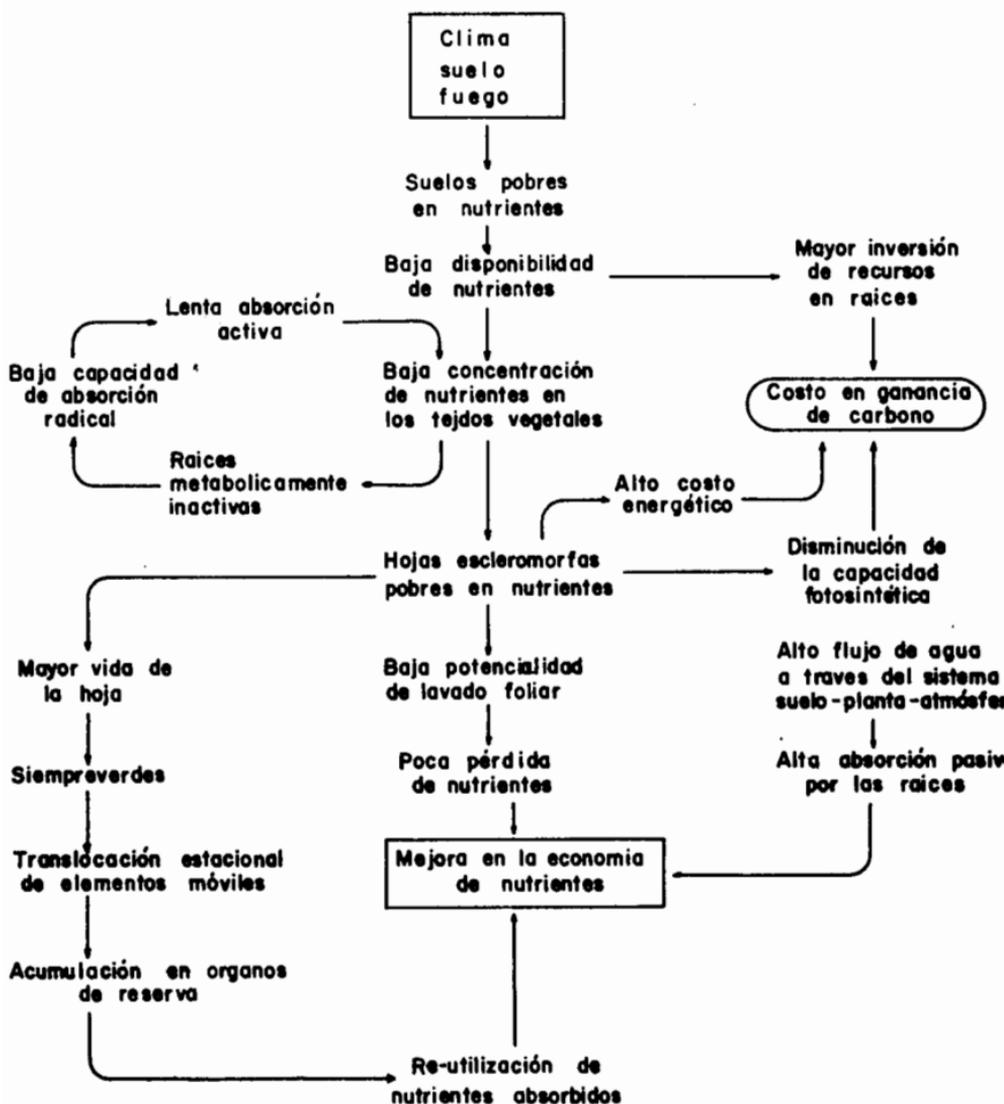


Figura 4. Esquematación de los principales procesos que influyen en la economía de los nutrientes en los árboles siempreverdes de la STE. Según Sarmiento et al., 1985.

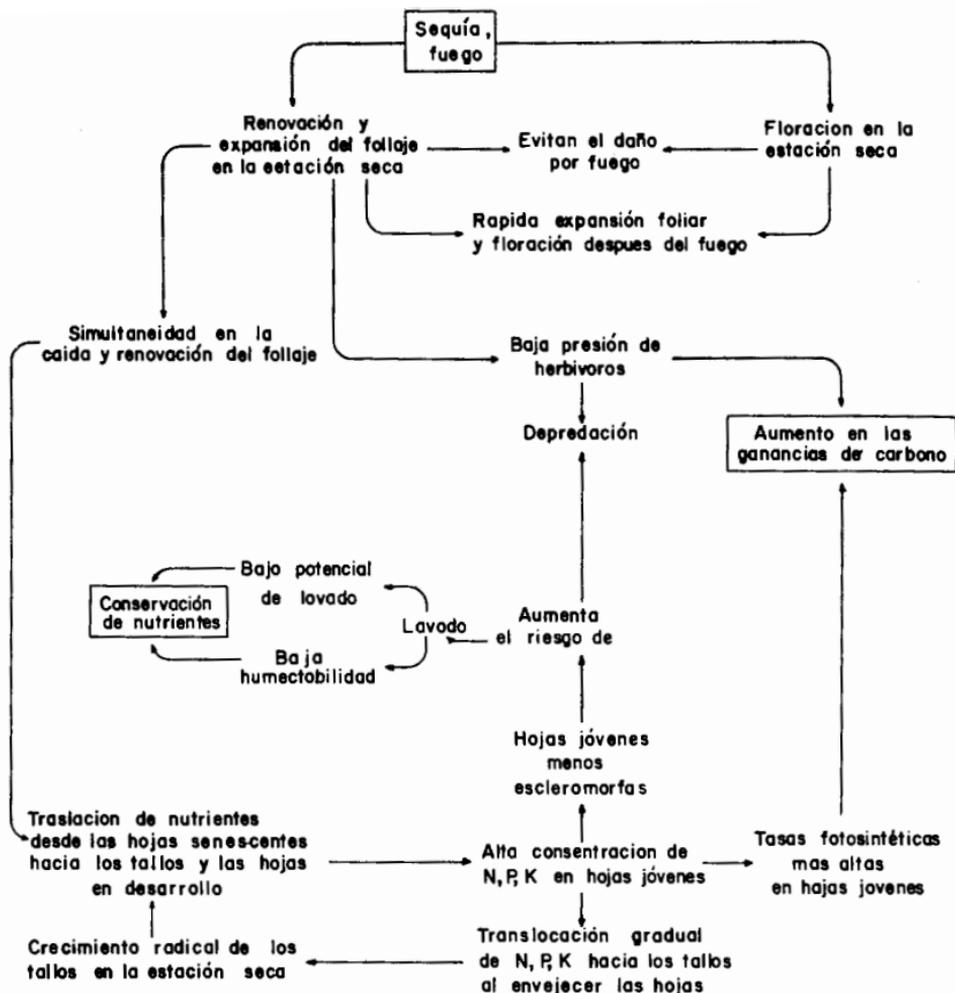


Figura 5. Interrelaciones entre la fenodinámica anual de los árboles siempreverdes de la STE con la conservación de los nutrientes, las ganancias de carbono y la economía hídrica. Según Sarmiento et al., 1985.

LAS SABANAS TROPICALES HIPERESTACIONALES

A las sabanas tropicales que presentan una estacionalidad hídrica en la que en cada ciclo anual se suceden cuatro estaciones contrastantes las hemos denominado hiperestacionales (STH). Conforman un conjunto de ecosistemas nítidamente diferenciados de las sabanas estacionales,

aunque existen formaciones intermedias entre ambas. Silva y Sarmiento (1976 a y b) analizaron en los Llanos Occidentales de Venezuela un gradiente de humedad desde sabanas estacionales sobre suelos bien drenados en posiciones altas hasta sabanas hiperestacionales en depresiones anegables con drenaje deficiente, encontrando que aunque no hay dificultad en separar los tipos extremos en el gradiente hídrico, hay una variación continua en diferentes segmentos del gradiente. Esta continuidad también aparece en estudios fitosociológicos, como los de Van Donselaar (1966) en Surinam y Susach (1984) en Venezuela, pues en ambos casos sabanas estacionales e hiperestacionales son incluidas en la misma unidad fitosociológica de rango superior: la Clase *Leptocoryphio-Trachypogonetea*, aunque STE y STH se separan ya al nivel de orden.

Los principales aspectos que caracterizan a la STH son los siguientes:

a) Predominan netamente las fisonomías de pastizal. Son escasas las especies leñosas en la STH, algunas palmas como *Copernicia tectorum* en Venezuela, junto a un número muy reducido de especies de árboles, por ejemplo *Caraipa llanorum* en los Llanos de Colombia y Venezuela. Es frecuente en cambio que la STH presente un mosaico de microhabitats, generalmente producto de la actividad biológica (termiteros y hormigueros) donde sobre promontorios más secos aparecen leñosas de la STE, o por el contrario, microdepresiones albergan especies de sabanas semiestacionales como la palma moriche (*Mauritia flexuosa*) en los llanos o burití (*Mauritia vinifera*) en Brasil.

b) A pesar de tener especies comunes con la STE, las sabanas hiperestacionales tienen también una flora propia que caracteriza estos ecosistemas a lo largo de toda su área de distribución geográfica. Esta flora es particularmente rica en gramíneas y en ciperáceas pero por contraste faltan casi totalmente las leguminosas. En el caso de la gramíneas la proporción de especies C3 es más alta que en la STE.

c) Ecológicamente, lo más distintivo de la STH es la ocurrencia de un período más o menos prolongado donde los niveles superiores del suelo, donde se desarrolla casi toda la biomasa radical de las gramíneas, permanecen saturados de agua (Figura 2). Estas especies deben poder superar entonces tanto el stress provocado por la sequía como el ocasionado por el exceso de agua. Pareciera que pocas especies leñosas son

capaces de tanta versatilidad y por ende la diversidad de leñosas en estas sabanas es sumamente reducida.

d) El fuego juega en estos sistemas un papel similar al que desempeña en la STE, puede suponerse que muchas adaptaciones con respuestas tanto al fuego como a la sequía.

e) En lo que respecta al status nutritivo de los suelos, en la STH se encuentran situaciones muy diversas (Tabla 3). Tal como hicimos en el caso de la STE, seleccionamos algunos perfiles representativos de los ecosistemas de STH. Como podemos observar en la Tabla 3 corresponden a suelos de los órdenes Entisoles, Inceptisoles, Alfisoles, Ultisoles, Oxisoles y Vertisoles, este último muy característico de este sistema y por supuesto ausente totalmente en las sabanas estacionales. Predominan también en este caso los suelos muy pobres en nutrientes, ya sea distróficos o hiperdistróficos, pero se encuentran asimismo suelos meso e incluso eutróficos, como es el caso de los vertisoles. También en lo que se refiere a contenido de carbono, nitrógeno y aluminio el rango de variación dentro de las sabanas hiperestacionales es muy amplio.

En síntesis, el cuadro ecológico de las STH es relativamente complejo debido al juego simultáneo de diversos factores como sequía, exceso de agua, fuego, nutrientes y condiciones físicas del suelo derivadas del alto contenido en arcillas, como ocurre en los vertisoles. No tenemos aún modelos que relacionen estas tensiones ambientales con las respuestas morfológicas y adaptativas de las especies y con las características estructurales y funcionales de los ecosistemas.

LAS SABANAS TROPICALES SEMIESTACIONALES Y OTROS ECOSISTEMAS RELACIONADOS

Existen en el trópico sudamericano ecosistemas sabánicos con una estacionalidad ambiental tan incipiente que podrían ser considerados como semiestacionales y así fueron denominados en trabajos previos (Sarmiento y Monasterio, 1975; Sarmiento, 1983). Tal es el caso de las sabanas sobre suelos bien drenados bajo climas siempre húmedos, donde los períodos secos se reducen a uno o dos meses, como ocurre en la franja sabánica costera de Surinam, Guayana Francesa y Brasil. De acuerdo a su tipo de alternancia entre un corto período seco y una

Tabla 3. Características de suelos bajo STH. Los valores corresponden al horizonte superior de cada perfil, pero para S se indica asimismo el valor más alto alcanzado en el perfil. Los dos primeros suelos corresponden a sistemas mesotróficos, el tercero a una sabana distrófica, los cinco últimos a sistemas hiperdistróficos. Fuentes: 1, 8, Schargel y Gonzalez, 1971; 2, 4, 5, FAO, 1965-66; 3, Susach, 1984; 6, RadamBrasil; 7, Blancaneux, 1981.

SUELO	Localidad	Lluvia mm	Tex- tura	Ar- cilla	pH agua 1:1	C %	N %	C/N	C.I.C. meq/100 g	% sat	P ppm	Al meq/100 g	Ca meq/100 g	K meq/100 g	S meq/100 g sup.prof.
Pellustert 0-15	Llanos Apure Venezuela	1600	A	65	4,1	4,25	0,35	8	36,5	25	68		8,32	0,62	9,10 9,30
Mezaquent aquitico 0-42	Llanos Mérida Colombia	1800	A	73	5,0	0,87	0,14	6,2	35,8	22	1,4	9,6	5,14	0,28	7,98 15,8
Tropaqualf vénico 0-10	Guárico Venezuela	1200	FA1	30	4,6	1,77	0,12	14,7	8,7	24	0,7		0,20	0,26	2,06 4,14
Plintaquilt 0-20	Llanos Boyacá Colombia	1700	FA1	40	4,1	2,80	0,35	8	17	4,9	1,5	0,9	0,29	0,18	0,84 0,55
Albaquox típico 0-20	Llanos Mérida Colombia	1800	F	23	5,2	3,57	0,46	7,8	17	3,5	5,1	1,4	0,17	0,14	0,59
Gley distrófico 0-30	Roraima Brasil	1500	F1	35	4,5	3,81	0,34	11	16	2	0,03	2,6	0,07	0,05	0,27 0,80
Gley lavado	Guayana	3200	I	27	4,6	1,56	0,01	111	1,3	16			0,02	0,09	0,21 0,50
Distropept 0-10	Llanos Apure Venezuela	1500	F1	16	5,1	0,81	0,07	11,6	3,3	1,5	0,7	1,3	0,00	0,01	0,06 0,43

extensa estación lluviosa, representan sin duda el tipo de sabana de más débil estacionalidad dentro del tipo de STE. La ritmicidad fenológica del sistema en su conjunto y en particular las fases de semirreposeo de las plantas herbáceas están muy poco marcadas.

Una situación completamente diferente se presenta bajo cualquier tipo de clima húmedo, en zonas bajas donde se acumulan las aguas pluviales durante gran parte de la estación lluviosa y que permanecen con agua disponible en los horizontes superiores del suelo durante el resto del año. A este tipo de ciclo anual del agua en el suelo y a los ecosistemas correspondientes los denominaremos de sabana semiestacional (STS). En trabajos previos usamos para estos sistemas el nombre popular de *esteros*.

Debiéramos discutir si estas sabanas semiestacionales tienen que ser incluidas dentro del concepto de sabana, ya que sus diferencias con las demás formaciones tanto desde el punto de vista de su composición como de su ecología resultan muy marcadas. Sin embargo, al igual que en el caso de la STH, también aquí se presentan situaciones ecotonales entre sabanas hiperestacionales y semiestacionales, compartiendo ambos tipos de ecosistemas numerosas especies de plantas y de herbívoros.

Típicamente la sabana tropical semiestacional (STS) así definida por su régimen hídrico húmedo/perhúmedo, es un ecosistema herbáceo dominado por gramíneas y ciperáceas de metabolismo C 3. Entre las pocas especies leñosas características de la STS están las palmas del género *Mauritia*. Frecuentemente entran a estas sabanas especies propias de formaciones permanentemente anegadas, como ser especies de Cyperáceas, Juncáceas, Marantáceas, Pontederiáceas y otras monocotiledóneas semiacuáticas. Otra diferencia con el resto de los ecosistemas de sabana es la frecuencia mucho menor de quemadas en la STS, debido a que el material vegetal pocas veces se seca completamente como para constituir un combustible adecuado. En lo que respecta al status nutritivo de estos sistemas existe muy poca información ya que suelos de tan escaso interés agrícola difícilmente son objeto de estudios analíticos.

En los Llanos de Venezuela los esteros (cubetas que recogen las aguas de escorrentía o de desborde fluvial) se cubren con una lámina de agua que llega a alcanzar 100 o 150 cm durante 8 a 11 meses al año, es decir, permanecen libres de agua superficial hasta por un máximo de

4 meses. Los suelos son vertisoles (Usterts y Uderts de acuerdo a la duración del período seco), con más del 50% de arcilla, alto contenido en materia orgánica y alta c.i.c., pero baja fertilidad natural por las bajas tasas de saturación. El valor de S los colocaría como suelos distróficos o mesotróficos. Bajo estas condiciones las sabanas semiestacionales pueden considerarse como comunidades herbáceas denominadas por gramíneas tolerantes a una alta lámina de agua, principalmente *Paspalum fasciculatum* o *Hymenachne amplexicaulis*. Frecuentemente estos esteros consisten en cinturones concéntricos de comunidades donde la STS aparece entre la STH situada hacia la parte menos anegada y las formaciones palustres o, incluso, un espejo de agua permanente, hacia el centro del estero.

Un tipo muy peculiar de ecosistema que ocupa superficies importantes y que tiene ciertas afinidades con la STS, pero que sin embargo consideramos que no puede ser incluido dentro de la categoría de sabanas, son las formaciones herbáceas o mixtas características de las llamadas *arenas blancas* en la región amazónica, en las Guayanas y en Cuba. Estas formaciones vegetales bajas y abiertas, están dominadas por especies herbáceas pertenecientes a un grupo filogenéticamente relacionado de familias de monocotiledóneas entre las que se destacan Eriocauláceas, Bromeliáceas, Rapateáceas, Haemodoráceas, Xyridáceas, Aráceas así como Cyperáceas y Gramíneas. Huber (1982, 1988) estudió esta vegetación en la Amazonia y en la Guayana venezolana, en tanto que Heyligers (1963) describe formaciones similares en Surinam. Lo que más las acerca a las sabanas desde el punto de vista ecológico, además de cierto grado de similitud fisonómica, es el carácter hiperdistrófico de sus suelos, que desarrollados sobre granitos, areniscas, o sedimentos gruesos derivados de estas rocas, están constituidos casi exclusivamente por arenas cuarcíticas. Probablemente sean éstos los ecosistemas más hiperdistróficos del trópico americano, pero difieren de lo que consideramos como verdaderas sabanas por la escasa cobertura de gramíneas y por la falta de estacionalidad anual. La importancia reducida de las gramíneas no constituye únicamente un carácter taxonómico, lo que no sería muy relevante para la definición de un ecosistema, sino que también determina el comportamiento ecológico global del ecosistema: sus patrones de crecimiento o de reposo. Por otra parte estas seudosabanas sobre arenas blancas, tanto en las tierras bajas amazónicas como en las mesetas guayanesas, tienen un régimen de humedad que las distinguen de cualquier otro ecosistema por la repeti-

ción indefinida de cortos ciclos de exceso y deficiencia de agua en el suelo (Huber, 1982). Bajo climas perhúmedos y en suelos excesivamente drenados, el perfil puede saturarse o el terreno anegarse por horas o por pocos días, pero entre dos eventos pluviales sucesivos el agua drena quedando el perfil ecológicamente seco. La combinación entonces de una estacionalidad hídrica que se mide en días y no en meses, con un suelo desprovisto de nutrientes, hace de estos ecosistemas verdaderas formaciones de especies epífitas sobre un substrato inerte, que al igual que las comunidades de epífitas de una selva obtienen sus nutrientes de las precipitaciones y no del suelo, siendo interesante destacar la importancia que adquieren familias como Bromeliáceas, Aráceas u Orquídeas, típicas de la flora forestal epifítica. Como veremos enseguida, exhiben sus mayores afinidades florísticas y ecológicas con la vegetación de las altas meseta guayanesas o "tepuyes".

LAS SABANAS EN LAS TIERRAS ALTAS TROPICALES

Pastizales y sabanas ocupan actualmente extensiones importantes en la Cordillera Caribe de Venezuela hasta elevaciones de 1000 a 1500 m. Pareciera que la mayoría de estas formaciones son secundarias, originándose como consecuencia de la deforestación y de las quemaduras recurrentes. En algunas comunidades las gramíneas dominantes son las mismas especies que en las sabanas estacionales de los llanos, pero más frecuentemente predominan gramíneas invasoras como *Hyparrhenia rufa*, *Melinis minutiflora* o *Panicum maximum*. Las especies leñosas, cuando existen, provienen en parte de las sabanas de las tierras bajas, en parte de los bosques originales. Las sabanas en las serranías que rodean el Valle de Caracas fueron estudiadas por Vareschi (1969) quien reconoció diferentes tipos más o menos relacionados con las sabanas llaneras.

En los Andes de Venezuela y Colombia, las sabanas primarias no sobrepasan las primeras estribaciones pedemontanas o las terrazas de los grandes ríos que atraviesan las cadenas montañosas, pero la deforestación generalizada y las quemaduras continuadas han inducido en muchas laderas elevadas pastizales secundarios dominados por especies exóticas: *Melinis minutiflora*, *Pennisetum clandestinum* o *Pteridium aquilinum*. Solamente bajo condiciones climáticas bien estacionales, con una estación seca de 4 o 5 meses, en fuertes pendientes y sobre substratos masivos y pobres como conglomerados, areniscas, cuarcitas y granitos,

que dan lugar a suelos secos y distróficos, existen sabanas aparentemente primarias dominadas por gramíneas y leñosas nativas. Pareciera que bajo estas condiciones ecológicas predominara la sabanización desplazando las sabanas a los bosques estacionales o siempreverdes que caracterizan estos pisos bajo condiciones menos extremas (Sarmiento, 1986). En los Andes venezolanos se han reconocido estas sabanas andinas formando pequeñas islas a altitudes entre 1200 y 1800 m (Molina, 1983; Ataroff y Monasterio, 1986), en tanto que Molano (1988) las describe en la Zona de Villa de Leiva, Colombia, donde sobrepasan los 2500 m snm, pero ya con muchos elementos de los páramos situados en el piso altitudinal inmediato superior. En Perú existen también reducidas islas de sabanas y pastizales, como el Gran Pajonal (Scott, 1977) a alturas de 1000 a 1500 m y bajo un clima con 2 a 3 meses secos. Scott sugiere que estas formaciones herbáceas son secundarias y se mantienen por las quemadas frecuentes. Incluso postula una sucesión secundaria con etapas iniciales dominadas por malezas de amplia distribución como *Imperata brasiliensis* y *Pteridium aquilinum* seguidas por disclimax pirógenos donde predominan especies de *Andropogon*, *Axonopus* y otras gramíneas sabaneras.

Los *campos rupestres* o *campos de altitud* del sudeste brasileño (Azevedo, 1960; Magalhaes, 1956; IBGE, 1977; Toledo Rizzini, 1979), en latitudes entre 20° y 25° S, ocupan las cumbres de los macizos cristalinicos atlánticos (Serra do Mar, Serra de Mantiqueira, Serra do Espinhaço), por encima de 1600 a 2000 m donde reemplazan a los bosques húmedos montanos. Constituyen mosaicos de microhabitats muy variados: afloramientos rocosos, suelos pedregosos, pantanos, galerías, etc. Sobre suelos bien drenados predominan formaciones cerradas de hierbas, subarbustos y arbustos, estos últimos notablemente escleromorfos. Las familias más importantes son, además de las gramíneas y Cypéraceas, las Compuestas, Melastomáceas, Eriocauláceas, Bromeliáceas, Xyridáceas, Rapateáceas y Veloziáceas.

Es característico de estos ambientes de montaña en el límite latitudinal del trópico un clima con altas precipitaciones anuales, entre 1750 y 2350 mm, sin estación seca o con un breve período seco durante el invierno austral. Coincidiendo con esta época se producen heladas, el máximo número de días se registra en Itatiaia a 2200 m, con 56 días con heladas al año.

Los campos rupestres austrobrasileños presentan características ambientales y ecológicas intermedias entre las de ecosistemas muy diferentes entre sí como son las sabanas tropicales por una parte y las pseudosabanas de altitud y los páramos andinos por otra parte. En efecto, las altiplanicies guayanesas o tepuyes, por encima de los 1500 m albergan mosaicos de sabanas, pseudosabanas y matorrales siempre verdes escleroformos, mientras que en los niveles más altos, ya sobre los 2500 m (Roraima, Auyán-Tepuy, Duida, Pico de la Neblina, etc) predominan las pseudosabanas y los pantanos estacionales sobre suelos orgánicos. Estos ambientes climáticamente perhúmedos, con heladas, y edáficamente hiperdistróficos se acercan a los hábitat equivalentes en los páramos andinos más húmedos.

LAS SABANAS SUBTROPICALES

Subtrópico en Sudamérica es en primer lugar el Chaco y de una manera transicional más sutil, el amplio cinturón austrobrasileño de selvas húmedas interpuestas entre los cerrados y las pampas. En el caso del Chaco, el cambio de los ecosistemas tropicales a unidades completamente diferentes en composición y ecología, que consideraremos como formando parte del mundo ecológico subtropical, es inambiguo salvo quizás en el caso de las formaciones más hidrófilas. En cambio la transición entre trópico y subtrópico en el borde atlántico es más tenue, ya que las selvas subtropicales sufren cambios estructurales y funcionales graduales a medida que se prolongan hacia el Sur. Del mismo modo la desintegración del bosque continuo en mosaicos de selvas y praderas pasa en Santa Catarina y Río Grande do Sul por variadas situaciones transicionales. De cualquier forma, la diferenciación entre las sabanas del Cerrado, aun aquellas que son pastizales, y las praderas pampeanas, es tan inequívoca que constituyen ecosistemas imposibles de confundir.

En el subtrópico chaqueño existen distintos tipos de ecosistemas herbáceos o mixtos que pueden ser útilmente asimilados a nuestro concepto de sabanas, explicitando naturalmente que reflejan una diferencia ambiental esencial como es el paso del régimen tropical al subtropical. Parece conveniente diferenciar en el Chaco sabanas estacionales, hiperestacionales y semiestacionales utilizando el mismo criterio empleado en la zona tropical, pero teniendo en cuenta ahora que a la estacionalidad hídrica se le superpone en cada caso la estacionalidad

térmica, de manera que se individualiza claramente un invierno seco y frío y un verano lluvioso y cálido. Como ya hemos indicado las diferencias entre las medias térmicas de los meses extremos superan los 7° en el margen entre trópico y subtropical, volviéndose rápidamente superiores a los 10° algo más al Sur. Además en toda el área se producen heladas, raras hacia las latitudes tropicales y con frecuencias crecientes hacia mayores latitudes.

Las Sabanas Estacionales del Chaco

En la región oriental más húmeda del Chaco, Morello y Adamoli (1974) describen transectas topográficas o catenas donde se repite regularmente la secuencia desde un bosque alto en las posiciones topográficas más altas, pasando por mosaicos de bosque alto y pastizal (bosque con abras) y sabanas arboladas en posiciones intermedias, sabanas arboladas y pastizales en lugares ya algo inundables, hasta pajonales de gramíneas altas fasciculadas en las situaciones más bajas e inundables (Figura 6). De estas unidades tanto el pastizal en mosaico con el bosque como la sabana arbolada no inundable pueden considerarse como sabanas subtropicales estacionales (SSE).

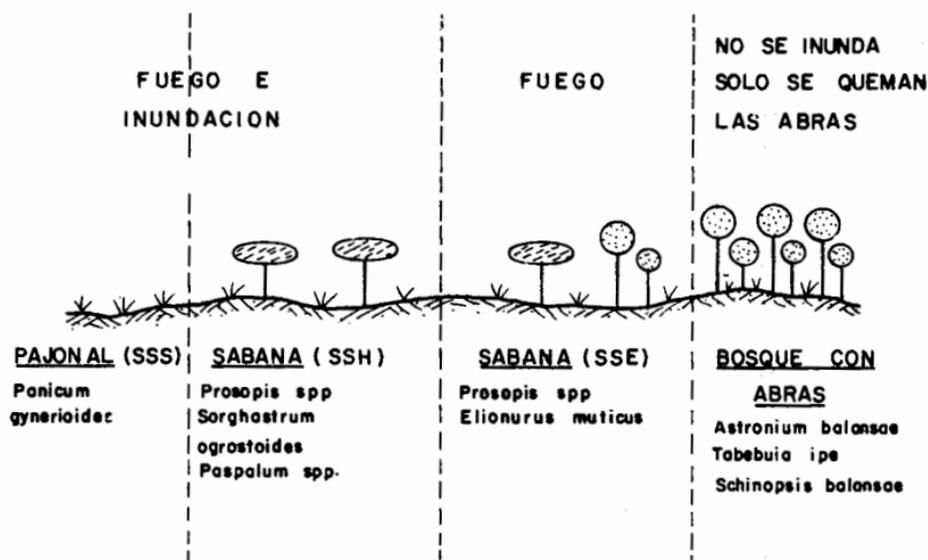


Figura 6. Esquemización de una toposecuencia en el Chaco oriental de Argentina. Se indican las condiciones de quema y de inundación, las formaciones vegetales y sus especies dominantes. Obsérvese la posición de los tres tipos de sabanas subtropicales. Según Morello y Adámoli, 1974.

Asimismo, en el trabajo antes mencionado así como en el de Adamoli et al. (1972), se describen pastizales y sabanas sobre suelos arenosos en posiciones altas. También estos autores hacen referencia a pastizales y sabanas pirógenas, como formaciones serales o verdaderos disclimax originados por incendios del bosque y que se mantienen en este estado durante mucho tiempo.

Cualquiera sea su origen, edáfico o antrópico, las sabanas estacionales ocupan en el Chaco áreas relativamente reducidas dentro de una matriz de bosques secos, en oposición a las formaciones inundables que adquieren importancia regional en el borde oriental más húmedo de esta región natural. Pero de todos modos, los ecosistemas herbáceos o arbolados sobre suelos bien drenados tienen una unidad florística y ecológica que permite reunirlos dentro de nuestro concepto de SSE. Más adelante discutiremos sus similitudes y diferencias con las formaciones equivalentes del trópico.

Sabanas y Pastizales Hiperestacionales

Además de los pastizales y sabanas en posiciones bajas e inundables, o semiinundables como los consideran Morello y Adamoli (1974), indicados en la toposecuencia de la Figura 6, se pueden también asimilar a sabanas hiperestacionales los extensos espartillares de la gramínea fasciculada *Spartina argentinensis* que ocupan áreas deprimidas en la región oriental húmeda del Chaco. Pero en estos casos, como en prácticamente todas las sabanas hiperestacionales chaqueñas, se añaden nuevos limitantes ecológicos a los ya discutidos anteriormente para este tipo de sistemas: la alcalinidad y la salinidad de los suelos. En efecto, se trata de comunidades sobre suelos solonizados, con proporciones de sodio en el complejo de intercambio que llegan del 4 al 10% en el horizonte superior, aumentando en profundidad hasta más del 50% (Italconsult, 1962). Pueden presentar además elevada salinidad lo que los hace doblemente desfavorables para la vegetación y para su utilización agropecuaria.

Estos pastizales hiperestacionales presentan a veces fisonomías de sabana arbolada debido a una heterogeneidad de microhabitats inducida por hormigueros o por factores físicos que ocasionan la formación de micromontículos donde se implantan leñosas (*Prosopis*, *Acacia*, *Aspidosperma*) o microdepresiones donde se instalan especies tolerantes a mayores niveles de inundación (palmares de *Copernicia alba*).

En el Chaco occidental semiárido se encuentran sabanas hiperestacionales en bajos con suelos arcillosos y salinos, donde se destaca como elemento leñoso la palma *Copernicia alba* acompañada por especies de *Prosopis*, *Acacia*, *Geoffraea*, etc. (Adamoli et al., 1972).

Sabanas Semiestacionales

Al igual que en las demás regiones sabánicas, también en el Chaco los habitats más inundables pero que no tienen agua permanente, están colonizados por pajonales, es decir, pastizales altos de gramíneas fasciculadas, fundamentalmente especies de *Panicum* o *Paspalum*, equivalentes a las formaciones de esteros o sabanas semiestacionales de las zonas tropicales. Incluso aparecen especies dominantes comunes, como es el caso de *Paspalum fasciculatum* que se extiende desde el Norte de América del Sur hasta el Chaco.

Características Diferenciales de las Sabanas Subtropicales

Desde el punto de vista ecológico, sabanas tropicales y subtropicales presentan características comunes así como rasgos diferenciales que las separan. Notemos en primer término el carácter tan contrapuesto de los suelos, no en cuanto a su taxonomía ya que frecuentemente ambos tipos de ecosistemas se encuentran en suelos próximos entre sí a niveles taxonómicos intermedios, pero si particularmente en cuanto al status nutritivo (Tabla 4). Las sabanas subtropicales, aún las estacionales, tienen suelos al menos mesotróficos y en algunos casos eutróficos, como lo atestigua el hecho de que frecuentemente sean el espacio ocupado prioritariamente por la agricultura, como es el caso de la zona algodonera en las sabanas estacionales de *Elionurus* en el Chaco Central en Argentina. Todos los indicadores químicos: acidez, c.i.c., tasa de saturación, suma de bases, materia orgánica, nitrógeno, etc. nos sugieren suelos sin graves limitaciones nutritivas.

Estas diferencias en fertilidad han tenido consecuencias en el funcionamiento de los respectivos ecosistemas y en las adaptaciones morfofuncionales de sus especies. Así un suelo más rico condiciona una vegetación con menores limitaciones nutricionales y, por ende, con mayor contenido de nitrógeno, proteínas y minerales. Esto determina a su vez menores limitaciones para los restantes niveles tróficos de los ecosistemas, particularmente para los herbívoros. Es de esperar entonces

que las sabanas subtropicales meso y eutróficas hayan evolucionado bajo mayores presiones de herbivoría que sus contrapartidas tropicales distróficas. Así lo puede sugerir entre otras cosas la frecuencia en la flora sabánica subtropical de presumibles adaptaciones que además de responder a la sequía pueden asimismo ser consideradas antiherbívoros, como son la presencia generalizada de espinas (*Prosopis*, *Acacia*, *Geoffraea*), de hojas rígidas y punzantes (*Aspidosperma quebrachoblanco*, *Jodina rhombifolia*), o incluso de árboles áfilos (*Prosopis kuntzei*, *Opuntia quimilo*, *Cereus validus*). Incluso las gramíneas dominantes pueden presentar defensas químicas, como ocurre con las especies de *Elionurus* que por lo demás alcanzan mucha mayor importancia en las sabanas chaqueñas y peripampeanas que en cualquiera de los ecosistemas tropicales.

La fenodinámica anual de árboles y pastos también difiere significativamente en ambos tipos de sabanas. El período de semirreposo durante la estación seca se convierte en el subtrópico en un largo período invernal de latencia o completo reposo. Los fenorritmos de herbáceas y leñosas: renovación del follaje, reproducción, etc. se acoplan con el verano húmedo, mientras que durante la estación fría y seca la mayor parte de las leñosas quedan sin hojas y se secan las partes aéreas de las gramíneas. De este modo el efecto limitativo de la estación menos favorable del año resulta mucho más drástico en el subtrópico por la acción simultánea del stress hídrico y térmico (xeropausa más criopausa).

Otra característica de las especies leñosas que puede relacionarse con mecanismos de respuesta ya sea a las bajas temperaturas invernales o a la herbivoría, es el tamaño de las hojas, con predominancia en las sabanas subtropicales de especies de hoja simple de tamaño reducido o de hojas pinadas con folíolos diminutos. Este rasgo contrasta con la situación en la STE donde las leñosas tienen hojas de mayor tamaño (Sarmiento & Monasterio, 1983). Tampoco son frecuentes en el subtrópico dos características morfológicas comunes en especies de las sabanas tropicales: el escleromorfismo foliar y los prominentes órganos subterráneos leñosos (xilopodios). Estas ausencias podrían relacionarse con la menor frecuencia de quemas en las sabanas subtropicales y también con los suelos más ricos, ya que ambos factores: fuego y oligotrofismo han sido considerados como determinantes de estas características en árboles de las sabanas tropicales (Sarmiento et al., 1985).

Finalmente señalaremos que las diferencias ecológicas se traducen no solamente a nivel de mecanismos adaptativos sino también al nivel de la composición florística. Recordemos que la flora del Chaco no presenta grandes afinidades con la flora sabánica tropical. Esto es especialmente válido con respecto a las floras leñosas de ambos biomas y para la flora herbácea de las sabanas estacionales. La flora leñosa de las sabanas subtropicales está estrechamente emparentada con la de los bosques chaqueños, con relaciones mucho más lejanas con la flora del Cerrado. El componente herbáceo parece presentar en cambio mayores similitudes, al menos a nivel genérico y especialmente en géneros predominantemente C4, pero el importante componente C3 en el subtrópico es de clara afinidad andina.

De que esta diferenciación florística no ha sido un fenómeno casual debido solamente a avatares paleogeográficos sin significación ecológica, lo puede muy bien atestiguar por contraste, la afinidad entre las floras del Chaco y de la Caatinga, en el nordeste seco del Brasil, formación esta mucho más alejada geográficamente del Chaco que el Cerrado y sin embargo, con más especies comunes y mayores similitudes ecológicas.

De las mayores similitudes florísticas entre los ecosistemas sabánicos hiperestacionales y semiestacionales del trópico y del subtrópico pueden dar fe, además del número de géneros herbáceos comunes, la vicariancia entre sus pocas especies leñosas, como es el caso del género de palma Copernicia, con una especie distribuida ampliamente en las sabanas hiperestacionales del Chaco (*C.alba*), otra brasileña (*C.cerifera*) y dos en el norte de Sudamérica (*C.tectorum* y *C.santamartae*), además del foco de especiación constituido por las sabanas de Cuba donde este género adquiere su mayor diversificación.

En lo que respecta a las comunidades hiperestacionales, como hemos visto aparecen en el subtrópico los factores alcalinidad y salinidad, casi totalmente extraños a las sabanas tropicales. Su aparición puede relacionarse tanto con las actuales condiciones de semiaridez de algunas áreas como con paleoclimas subrecientes semiáridos.

SABANAS Y PASTIZALES TEMPLADOS

La pradera pampeana, uno de los ecosistemas más característicos de Sudamérica templada, aunque presenta aspectos diametralmente opuestos a las sabanas tropicales, comparte no obstante con ellas características florísticas y estructurales que hacen su comparación sumamente ilustrativa. Vimos en la Tabla 4 como los suelos de la pradera pampeana, desarrollados sobre loess y cenizas volcánicas ricas en carbonatos, son francamente eutróficos, con preponderancia de mollisoles ricos en materia orgánica y con altas tasas de saturación. De hecho se sitúan por su fertilidad entre los mejores suelos agrícolas del mundo. Por otra parte el clima de la pradera se caracteriza por su estacionalidad térmica acompañada por una estacionalidad hídrica apenas marcada, diferenciándose cuatro estaciones termohídricas: invierno frío y relativamente seco, con heladas frecuentes; verano cálido y lluvioso pero ecológicamente seco; dos estaciones, primavera y otoño, intermedias térmicamente, sin mayores limitaciones de agua disponible en el suelo (Figura 7). Con precipitaciones anuales del orden de 700 a 1000 mm, sólo durante 2 o 3 meses de verano las gramíneas están sometidas a cierto stress hídrico, en tanto que las bajas temperaturas del invierno limitan el crecimiento por 4 o 5 meses.

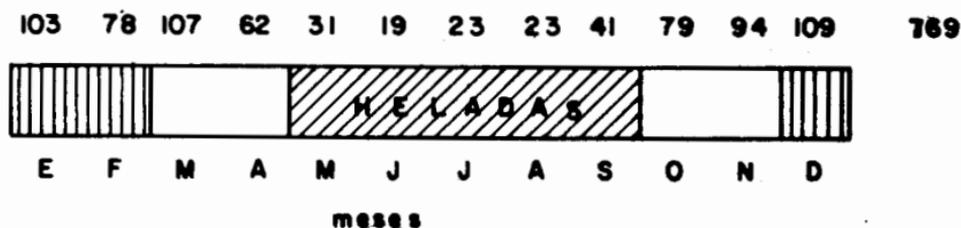


Figura 7. Algunas características del régimen termohídrico de una localidad de pradera: Bell Ville, Argentina, a 32°38' S. La precipitación anual alcanza 769 mm y el promedio anual de heladas es de 51,4 días, repartidos entre mayo y septiembre. En este clima tetraestacional, las estaciones más favorables serían la primavera y el otoño, mientras que el verano resulta seco (rayado vertical) y el invierno muy frío (rayado oblicuo). Se indican las precipitaciones mensuales y anual en milímetros.

La vegetación original sobre estos suelos y bajo este clima: la pradera, hoy casi desaparecida, era una formación exclusivamente herbácea dominada por gramíneas C3 (especies de *Stipa*, *Piptochaetium*,

Briza, Melica, Lolium, etc.) aunque con buena representación de gramíneas C4 (especies de Paspalum, Panicum, Bothriochloa, etc.). Pueden encontrarse excelentes análisis de la pradera en los trabajos clásicos de Parodi (1930) y Cabrera (1945).

Dentro de la misma región pampeana pero en áreas bajas, inundables y salinas, la pradera es reemplazada por formaciones herbáceas hiperestacionales dominadas por gramíneas perennes bajas (*Distichlis*, *Polypogon*, etc.) o fasciculadas robustas (*Spartina argentinensis*). Dado que la pradera es un ecosistema sobre suelos bien drenados y bajo un régimen climático muy débilmente estacional, representaría desde estos puntos de vista el equivalente en clima templado-cálido de las sabanas estacionales, en tanto que las formaciones inundables pueden compararse con las sabanas hiperestacionales. En efecto, el espartillar se extiende sin cambios significativos desde la zona templada hasta el subtrópico, pero tanto este ecosistema como las praderas halófitas de los bajos presentan una estacionalidad hídrica menos marcada que sus contrapartes tropicales y subtropicales y por supuesto una estacionalidad térmica bastante más pronunciada.

El cinturón peripampeano de sabanas tiene afinidades florísticas y ecológicas con la pradera, aunque el clima se vuelve semiárido y los suelos, desarrollados sobre materiales arenosos, son más pobres y secos. Aparecen en estas sabanas árboles bajos de neta estirpe chaqueña, como especies de Acacia, Prosopis, Jodina y Geoffraea. Es posible que estos sistemas templados se asemejen ecológicamente a las sabanas sobre suelos arenosos del Chaco semiárido y de hecho comparten la misma especie de gramínea dominante: *Elionurus viridulis*. También se relacionan con las sabanas bajo clima mediterráneo semiárido del valle central de Chile (di Castri, 1968) aunque en este caso la estacionalidad climática está invertida.

Queremos citar finalmente las formaciones mixtas que caracterizan el ecotono entre los bosques húmedos de los Andes australes y la estepa de la Patagonia. Fisonómicamente estos ecosistemas son sabanas arboladas abiertas, con especies leñosas siempreverdes que provienen de los bosques adyacentes (*Austrocedrus*, *Araucaria*, *Lomatia*, *Berberis*, etc.) y un estrato herbáceo abierto de gramíneas perennes en macolla, de afinidad andina (*Stipa*, *Poa*, *Fetúca*, etc.).

ESBOZO DE TIPIFICACION ECOLOGICA DE LAS SABANAS Y ECOSISTEMAS AFINES EN AMERICA DEL SUR

Como síntesis que resume las características ecológicas de los principales tipos de sabanas sudamericanas presentamos un esquema de tipificación que pudiera ser útil como marco conceptual y como guía en futuras investigaciones sobre esta temática (Tabla 5). Incluimos también los otros ecosistemas considerados a lo largo de nuestra discusión. Esta tipificación basada en variables ecosistémicas abióticas: régimen térmico, hídrico y de nutrientes, fuego, alcalinidad/salinidad, así como una variable biótica: herbivoría, puede luego correlacionarse con otras características de los ecosistemas: estructura, fisonomía, florística, etc. Además presenta la ventaja de poder ser utilizada cuando la sabana ha sido reemplazada por sistemas agropastorales para tipificar los habitats respectivos aun después de haber desaparecido los biomas originales.

ESTACIONALIDAD HIDRICA ANUAL	ESTACIONALIDAD TERMICA ANUAL				
	SABANAS TROPICALES		SABANAS SUBTROPICALES		SABANAS TEMPLADAS Y PRADERAS
	$\Delta t < 7^{\circ}$ heladas ausentes o excepcionales		$\Delta t 7^{\circ}$ a 12° heladas al año < 20		$\Delta t > 12^{\circ}$ heladas al año > 20
SABANAS ESTACIONALES	Mesotróficas	Fuego frecuente	Eutróficas	Fuego frecuente	Régimen climático subtropical o mediterráneo
	Distróficas Hiperdistróficas	Herbivoría baja	Mesotróficas	Herbivoría alta	Mesotróficas Fuego ocasional Distróficas Herbivoría alta
SABANAS HIPERESTACIONALES	Eutróficas Mesotróficas Distróficas Hiperdistróficas	Fuego frecuente Herbivoría correlacionada con nutrientes	Eutróficas Mesotróficas	Fuego frecuente Herbivoría?	
	Salinidad-Alcalinidad				
SABANAS SEMIESTACIONALES	Mesotróficas? Distróficas?	Fuego ocasional Herbivoría? alta	Mesotróficas? Distróficas?	Fuego excepcional Herbivoría?	
ESTACIONALIDAD POCO MARCADA Períodos de exceso o déficit breves o irregulares	SEUDOSABANAS			PRADERAS	
	Hiperdistróficas	Fuego excepcional Herbivoría casi nula		Eutróficas	Fuego ocasional Herbivoría alta

Tabla 5. Características ecológicas de los grandes tipos de sabanas americanas, incluyendo las seudosabanas y las praderas.

Considerando en primer lugar la estacionalidad térmica diferenciamos las sabanas tropicales de las subtropicales y templadas, las primeras con un régimen isotérmico o cuasi-isotérmico evidenciable por diferencias de temperatura media entre los meses extremos inferiores a 7°C. Dentro del cinturón tropical podría hacerse una diferenciación altitudinal reconociendo pisos térmicos, como lo hace por ejemplo Huber (1988), pues aunque la gran mayoría de las sabanas tropicales se encuentra en el piso macrotérmico, por debajo de los 1500 m, algunas sabanas en los cordones montañosos y en las altas mesetas sobrepasan este nivel y por, ende, están sujetas a un régimen térmico en el que aparecen heladas.

Precisamente el régimen anual de heladas podría servir para separar las sabanas subtropicales de las templadas, con pocos días con heladas concentrados en dos o tres meses en el primer caso, en tanto que un número de días con heladas significativamente mayor, distribuidos en 4 o 5 meses, caracteriza el régimen térmico de las sabanas templadas. Como ya discutimos, dentro de cada tipo térmico pueden diferenciarse los tres tipos de régimen hídrico anual: semiestacional, estacional, e hiperestacional. Del mismo modo podemos separar los cuatro tipos de regímenes nutritivos: eutrófico, mesotrófico, distrófico, e hiperdistrófico, aunque algunos de estos regímenes de fertilidad puede faltar en uno u otro de los regímenes hídricos o térmicos.

El factor fuego actúa en todos los ecosistemas de sabana pero con frecuencias diferentes: anuales o casi-anuales en la STE, hasta quemas muy ocasionales en sistemas semiestacionales y algunas formaciones templadas. También hemos indicado en la Tabla 5 los sistemas en que aparecen los factores alcalinidad/salinidad así como las diferentes presiones de herbivoría que predominan en cada sabana. En conjunto, el juego de estos diferentes factores ecológicos diferencia y caracteriza a los distintos tipos de ecosistemas de sabana. Finalmente, el cuadro muestra la localización de los sistemas de pradera, estepa y seudosabana en este espacio ecológico multidimensional permitiendo así obtener un primer panorama comprensivo de las formaciones herbáceas neotropicales.

BIBLIOGRAFIA

- Adamoli, J., Newmann, R., Ratier de Colina, A. y Morello, J. 1972. El Chaco aluvional salteño. *Rev. Inv. Agrop. Serie 3 Clima y Suelo* 9:165-237.
- Adamoli, J., Macedo, J., Azevedo, L.G. y Madeira Netto, J. 1986. Caracterização da região dos Cerrados. En Goedert, W.J. (Ed.): *Solos dos Cerrados, Tecnologias e Estratégias de Manejo*, 33-74. Embrapa, C.P.A.C., Brasília.
- Alvim, P.T. y Araujo, W. 1952. El suelo como factor ecológico en el desarrollo de la vegetación en el Centro Oeste del Brasil. *Turrialba* 2:153-160.
- Ataroff, M. y Monasterio M. 1987. Ecología y desarrollo en los Andes tropicales. Pisos de vegetación y asentamientos humanos. *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica (Medellín, Colombia)* 1:65-81.
- Azevedo, L.G. 1960. Vegetação. En BRASIL. Enciclopedia dos Municípios Brasileiros 9:78-118. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Río de Janeiro.
- Blancaneaux, P. 1981. *Essai sur le Milieu Naturel de la Guyane Francaise*. Travaux et Documents ORSTOM 137, Paris.
- Bourlière, F. (Ed.) 1983. *Ecosystems of the World. 13. Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- Cabrera, A.L. 1945. Apuntes sobre la vegetación del Partido de Pellegrini. Dirección de Agricultura e Industria DAGI, *Publ. Técnicas*. 3, 97 pág.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14:1-42.
- Cano E. y Movia, C. 1967. *La Vegetación de la República Argentina. VIII. Utilidad de la fotointerpretación en la cartografía de comunidades vegetales del bosque de caldén. (Prosopis caldenia Burk.)*. INTA, Buenos Aires.
- Cole, M. 1986. *The Savannas. Biogeography and Geobotany*. Academic Press.
- Di Castri, F. 1968. Esquisse écologique du Chili. En Delamare Deboutteville, Cl. y Rapoport, E. (Eds.) *Biologie de L'Amérique Australe*. Vol. IV. Editions du C.N.R.S., Paris.
- Eden, M. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *J. Biogeography* 1:95-109.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38:201-341.
- FAO. 1964-1966. *Reconocimiento Edafológico de los Llanos Orientales de Colombia*. Vol. 1-4. FAO, Roma.
- Goedert, W. J. (Ed.). 1986. *Solos dos Cerrados. Tecnologia e Estratégias de Manejo*. Embrapa, C.P.A.C., Brasília.
- Goldstein, G., Sarmiento, G. Meinzer, F. 1986. Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecol., Oecol. Plant.* 7:107-119.

- Goldstein, G. & Sarmiento, G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En B. M. Walker (ed.) *Determinants of Tropical savannas*, 13-38. IRL Press, Oxford.
- Goodland, R. 1979. *Ecologia do Cerrado*. Ed. Itatiaia, Sao Paulo.
- Goodland, R. & Pollard, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224.
- Heyligers, P. C. 1963. Vegetation and soil in a white-sand savanna in Suriname. En *The Vegetation of Suriname*, 3. Van Eederfonds, Amsterdam.
- Huber, O. 1982. Significance of savanna vegetation in the Amazon Territory of Venezuela. En Prance, G. T. (Ed.): *Biological Diversification in the Tropics*, 221-224. Columbia University Press, New York.
- Huber, O. 1988. Savannas and related vegetation types of the Guayana shield region in Venezuela. En Sarmiento, G. (Ed.): *Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización*.
- Huntley, B. J. & Walker, B. H. (eds.) 1982. *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Berlin.
- IBGE. 1977. *Geografia do Brasil. Volume 3, Região Sudeste*. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística Rio de Janeiro.
- INTA. 1979. *Carta de Suelos de la República Argentina*. Hoja 3363 Bell Ville. INTA, Buenos Aires.
- Italconsult. 1962. *Informe preliminar técnico, económico y social acerca de las posibilidades de desarrollo de la cuña boscosa santafesina*. Italconsult, Buenos Aires.
- Magalhaes, G. M. 1956. Contribuição para o conhecimento da flora do "Campos Alpinos" de Minas Gerais. *Anais V. Reunião Sociedade Bot. Brasil*, 227-307. Imprensa Universitaria, Porto Alegre.
- Malagon, D. 1977. *Modelos y caracterización de la génesis de los suelos en dos ecosistemas tropicales (sabana y selva pluvial) de Colombia*. CIDIAT. Mérida.
- Molano, J. 1988. *Villa de Leiva. Ensayo de Interpretación social de una catástrofe ecológica*. Tesis Postgrado Ecología Tropical. U.L.A. Mérida.
- Molina, A. 1983. *Ecología Regional de la Cuenca Alta del Río Uribante*. Tesis Postgrado Ecología Tropical. U.L.A. Mérida.
- Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan llanos. *J. Biogeography* 3:325-356.
- Morello, J. y Saravia Toledo, C. 1959. El bosque chaqueño. 1. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agron. NO Argentino* 3:5-81.
- Morello J. y Amadoli, J. 1968. *La Vegetación de la República Argentina. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambiente del Chaco Argentino*. INTA, Buenos Aires.
- Morello, J., Crudelli, N. E. y Saraceno, M. 1971. *La Vegetación de la República Argentina. Los Vinalares de Formosa. (La colonizadora leñosa Prosopis ruscifolia*

- Gris.). INTA, Buenos Aires.
- Morello, J. y Adamoli, J. 1974. *La vegetación de la República Argentina. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambiente del Chaco Argentino. Segunda Parte: Vegetación y Ambiente de la Provincia de Chaco*. INTA, Buenos Aires.
- Parodi, L. 1930. Ensayo fitogeográfico sobre el Partido de Pargamino. Estudio de la pradera pampeana en el Norte de la Provincia de Buenos Aires. *Rev. Fac. Agron. Veter.* 1:65-269.
- Piñeiro, A. 1959. Estudio de suelos de la Estación Biológica de Ingeniero Suarez, Formosa. *Rev. Agron., NO Arg.* 3:259-285.
- Projecto RadamBrasil. 1982. *Levantamento de Recursos Naturais*. Volume 28. Ministerio de Minas e Energia, Río de Janeiro.
- Ratter, J. A. 1971. Some notes on two types of Cerradao occurring in north eastern Mato Grosso. En Ferri, M. G. (ed.): *III Simposio sobre o Cerrado*. Editora da Univeridade de Sao Paulo, 100-109. Itatiaia, Belo Horizonte.
- Ratter, J. A., Askew, G. P., Montgomery, R. F. & Gifford, D. R. 1977. Observações adicionais sobre o Cerradao de solos mesotrofos no Brasil Central. En M. G. Ferri (ed.): *IV Simposio sobre o Cerrado*, 303-316.
- Sarmiento, G. 1983. The savannas of Tropical America. En F. Bourliere (ed.) *Ecosystems of the World. 13. Tropical Savannas*, 245-288. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press. Cambridge, Ma.
- Sarmiento, G. & Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. En F. Bourliere (ed.): *Ecosystems of the World 13. Tropical Savannas* 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G., Goldstein, G. & Meinzer, F. 1985. Adaptative strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews* 60:315-355.
- Schargel, R. y Gonzalez, R. A. 1971. *Estudio Agrológico Preliminar, Sectores Bruzual y Mantecal, Estado Apure*. División de Edafología, MOP.
- Scott, G. A. J. 1977. The role of fire in the creation and maintenance of savanna in the montaña of Perú. *J. Biogeography* 4:143-167.
- Silva, J. y Sarmiento, G. 1976. La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana* 27:68-78.
- Silva, J. y Sarmiento, G. 1976. Influencia de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación ecológica. *Acta Científica Venezolana*. 27:141-147.
- Soil Survey Staff. 1975. *Soil Taxonomy*. USDA, Washington D.C.
- Susach, F. 1984. *Caracterización Ecológica de las Sabanas de un Sector de los Llanos Centrales Bajos de Venezuela*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UCV, Caracas.
- Toledo Rizzini, C. 1979. *Tratado de Fitogeografía do Brasil*. 2 vol. Hucitec. EDUSP, Sao Paulo.
- Tothill, J. L. & Mott, J. J. (eds.) 1985. *Ecology and Management of the World's Savannas*.

Australian Academy of Science, Canberra.

Van Donselaar, J. 1965. An ecological and phytogeographic study of northern Surinam savannas. *Wentia* 14:1-163.

Vareshi, W. 1969. Las sabanas del valle de Caracas. *Acta Botánica Venez.* 4:427-522.

Walker, B. (ed). 1987. *Determinants of Tropical Savannas*. IUBS Monograph Series No 3. IRL Press, Oxford.