

Citar como:

Sarmiento, G. 1994. Sabanas naturales: génesis y ecología.
En: Sabanas Naturales de Colombia, Banco de Occidente,
Cali, pp. 17-55.

SABANAS NATURALES GÉNESIS Y ECOLOGÍA

Guillermo Sarmiento

Las sabanas naturales constituyen uno de los biomas más característicos del cinturón intertropical del planeta.

Aparece como uno de los grandes biomas o unidades estructurales y funcionales en las que se ha diferenciado la biota de la Tierra, al mismo nivel que las selvas, los bosques montanos, los páramos o los desiertos. Por su extensión a nivel mundial la sabana tropical sigue de cerca a la selva con una superficie del orden de los 10 millones de km².

En Centro y Sur América las sabanas ocupan alrededor de 3 millones de km², apareciendo con mayor o menor importancia en cada uno de los países tropicales desde México y Cuba en el Norte hasta Bolivia y Paraguay en el Sur, pero es en Colombia, Venezuela y Brasil donde alcanzan mayor superficie y adquieren importancia nacional como unidades naturales y como fuente de recursos económicos.

Lo que distingue la sabana de cualquier otra formación vegetal es por un lado la ausencia de una cubierta continua de árboles, que la diferencia por lo tanto de cualquier tipo de bosque o de selva, mientras que la presencia de un estrato herbáceo continuo la diferencia de las formaciones de climas áridos o semiáridos. Esta cubierta herbácea, dominada netamente por gramíneas perennes, es una característica que la sabana comparte con otros biomas, como las estepas y las praderas, pero veremos más adelante que aquélla presenta condiciones ecológicas únicas que permiten fácilmente identificarla como un bioma peculiar diferente de cualquier otro.

Desde el punto de vista de la vegetación, que en todo bioma conforma el armazón estructural del ecosistema, las sabanas tropicales se distinguen entonces por ser formaciones abiertas, sin un dosel arbóreo uniforme, donde una matriz herbácea se extiende o bien como un mar ininterrumpido de pastos y hierbas, o aparece salpicada de plantas leñosas de bajo porte o en ocasiones de palmas. Estos elementos arbóreos pueden llegar a formar un estrato vegetal significativo, pero nunca constituyen un dosel que filtre el paso de la luz y por ende influya sobre el crecimiento de las gramíneas y demás especies que forman el estrato herbáceo.

Pero todo ecosistema se caracteriza no solamente por su vegetación o estructura asimiladora primaria, que

sintetiza materia orgánica a partir de la energía radiante del sol, del agua y de elementos minerales del suelo, sino que tiene otros dos subsistemas que lo complementan permitiendo así cerrar el ciclo biológico y biogeoquímico de transferencia de energía y de elementos minerales, continuando de esta manera el proceso incesante de la vida. Estos componentes son el sistema de consumidores y el de descomposición, el primero dirigiendo por medio de los herbívoros el paso de la materia orgánica por toda una cadena trófica o alimentaria que puede incluir varios niveles de consumidores; el segundo descomponiendo la materia muerta y los desechos orgánicos para liberar nuevamente el carbono y los nutrientes permitiendo así la continuidad en el funcionamiento del ecosistema.

En el caso de las sabanas la característica de su sistema de consumo es que puede estar dominado tanto por grandes mamíferos herbívoros como por pequeños consumidores, particularmente insectos. Es por todos conocido el caso de las sabanas africanas con sus hordas de grandes herbívoros: antílopes, gacelas, cebras, jirafas, etc., que discurren libremente pastoreando las sabanas. En las Américas, por el contrario, los grandes herbívoros son actualmente la excepción y no la regla, mientras que la mayor parte de la biomasa y la diversidad de consumidores primarios está formada por insectos fitófagos, particularmente hormigas, termites o comejeneras y otros consumidores de hojas o de raíces de plantas herbáceas.

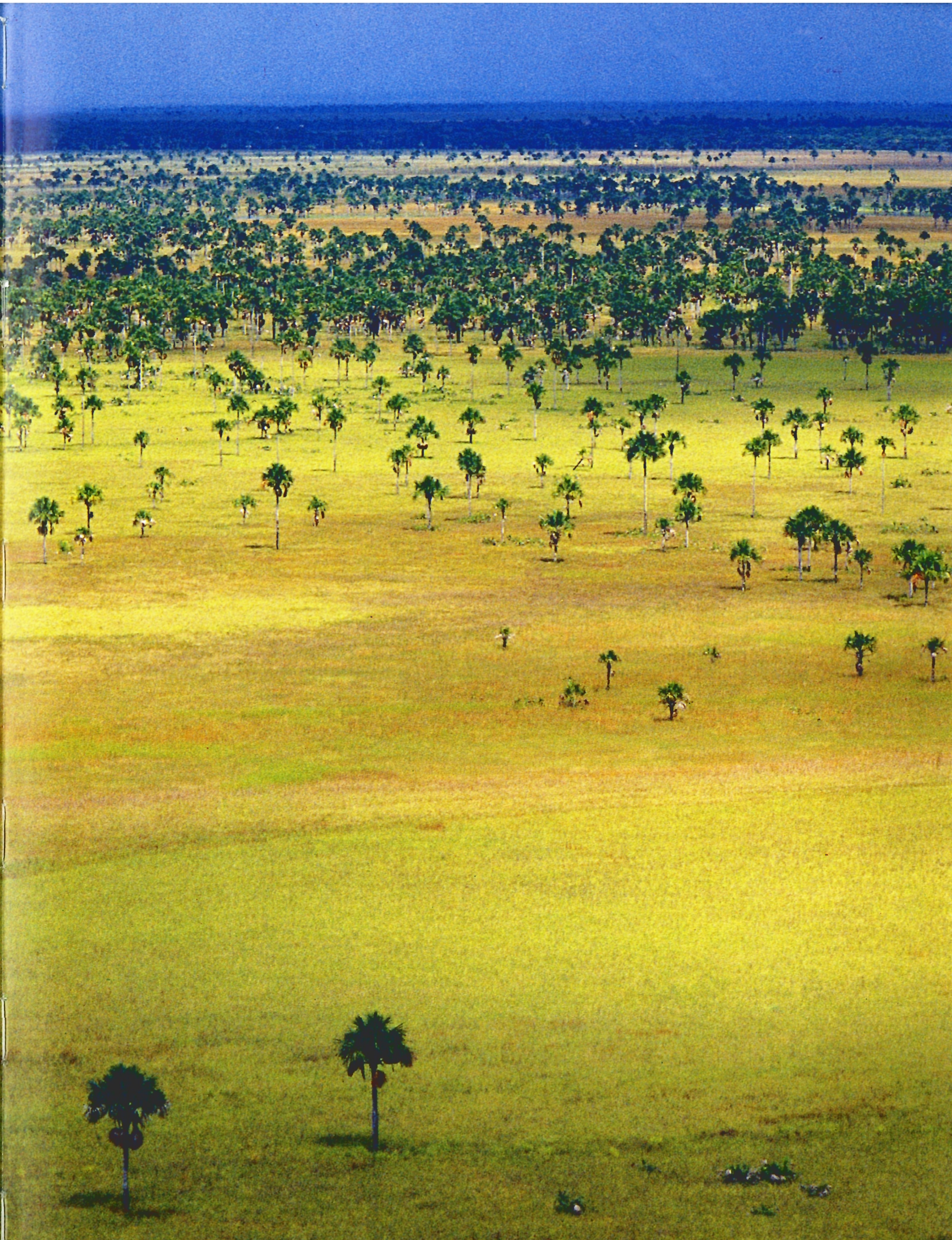
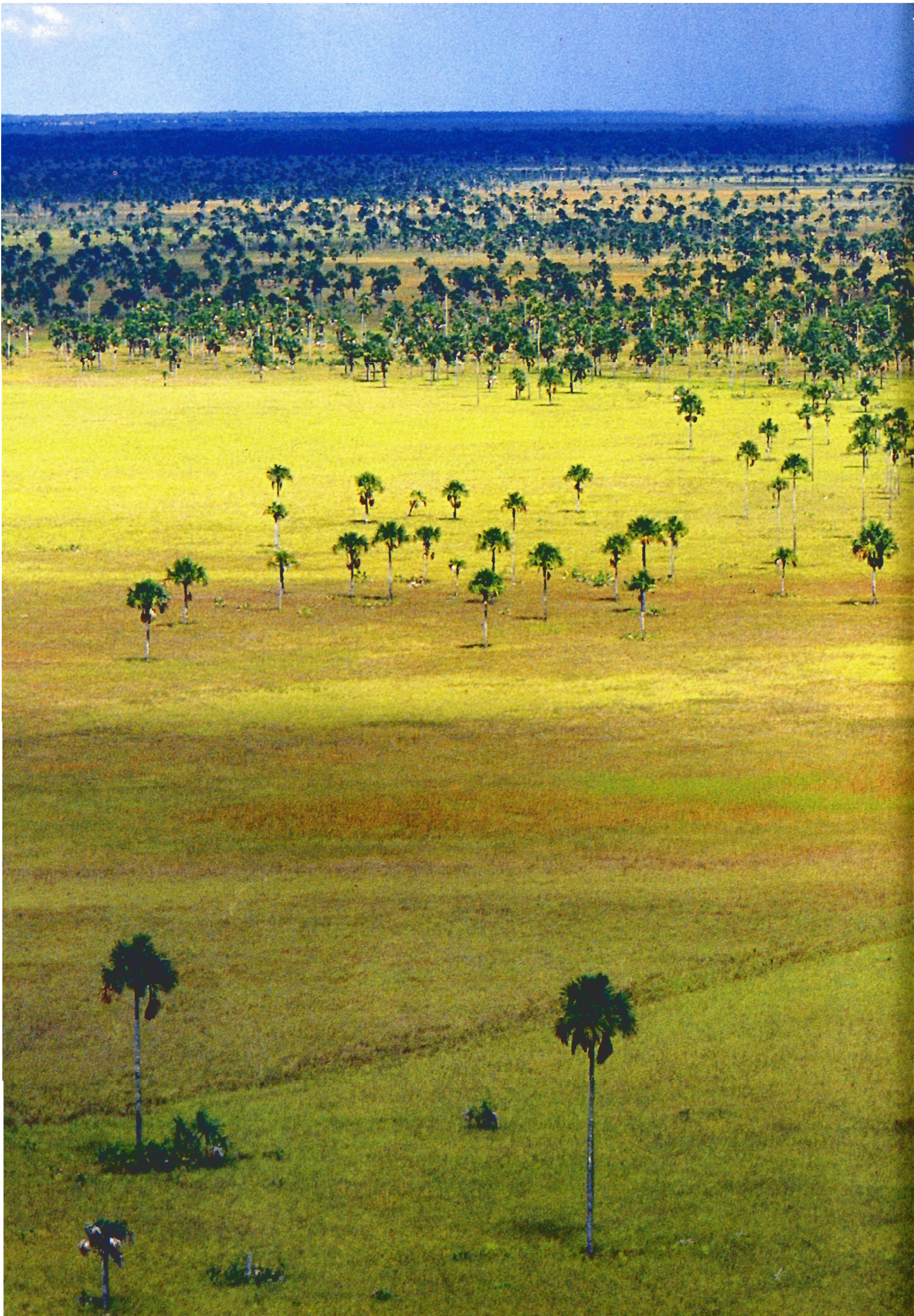
Finalmente el sistema descomponedor de la sabana tropical también es sumamente original en comparación con el de otros grandes tipos de ecosistemas. La regla

Pág. 16

Sabana *Andropogon bicorne*, paja rabo de zorro, interrumpida por sectores con drenaje deficiente que favorece el desarrollo de gramíneas que conservan por esta razón su color verde. En los pequeños caños al igual que en las lagunas se ve la presencia de vegetación flotante donde domina la batata de agua o taruya *Eichhornia spp.*

a y b. Termitera o comejenera en sabana bien drenada, características de la Orinoquia. Estas construcciones de gran dureza pueden alcanzar alturas hasta de unos dos metros en su aspecto domiforme o puntiagudo. Las termitas desempeñan una importante función como descomponedores de materia orgánica y en el aireamiento de las capas superiores del suelo, por lo cual crean condiciones locales a manera de mosaicos que favorecen el desarrollo de vegetación. A menudo pueden hallarse cubiertos parcialmente de pastos y arbustos.





general es que toda una batería de organismos descomponedores de la materia vegetal y animal cumple la tarea de reciclar los elementos químicos secuestrados en la biomasa tanto aérea como subterránea.

El complejo biológico que desempeña este papel ecológico crucial está normalmente constituido por una enorme diversidad de pequeños organismos que en conjunto constituyen lo que se denomina la meso y microfauna y la microflora del suelo. También en el caso de las sabanas el sistema biológico de descomposición tiene un papel esencial y es sumamente diverso desde el punto de vista taxonómico y funcional, pero la originalidad del ecosistema reside en que una parte muy importante del material vegetal acumulado por las plantas es mineralizado instantáneamente por la acción del fuego. En efecto, las quemaduras recurrentes que barren la sabana, constituyen una de las características esenciales del ecosistema, pues son responsables de la mineralización de una parte muy significativa de la materia orgánica producida.

Dentro de la unidad del bioma sabanero se alberga una amplia diversidad de ecosistemas cuya ocurrencia responde a diferentes constelaciones de factores ambientales y bióticos.

Podemos reconocer tres grandes tipos ecológicos de sabanas que se diferencian por sus condiciones ambientales, reflejándose en el funcionamiento del respectivo ecosistema a lo largo de cada ciclo anual. En primer lugar tenemos las llamadas sabanas secas, a las que preferimos denominar estacionales, que caracterizan las regiones con un clima tropical fuertemente estacional; las lluvias se concentran durante una estación del año de 6 a 9 meses de duración, mientras que en los restantes 3 a 6 meses las precipitaciones disminuyen o en muchos sitios llegan a ser insignificantes.

Pág 20-21

Sabana que mantiene el nivel freático relativamente alto, prácticamente todo el año, lo cual permite el desarrollo de palmares más o menos densos de *Mauritia flexuosa*. Al fondo selvas de galería. Las áreas con matices parduscos corresponden a quemaduras ocurridas durante la temporada seca precedente.



Bajo estas condiciones climáticas, la vegetación soporta un prolongado período anual de sequía frente al cual la mayor parte de las especies responde disminuyendo o incluso deteniendo su actividad biológica, entrando en un período de actividad reducida o semirreposito o de latencia total. De este modo las sabanas estacionales presentan dos aspectos fisionómicos y funcionales contrastantes a lo largo del año: durante la estación de lluvias aparecen como un tapiz verde de plantas en activo crecimiento y reproducción y la vida de animales y microorganismos es particularmente intensa. Por el

Pág. 22

Matorral bajo y denso de adormidera o zarza, *Mimosa sp.*, en floración. Durante la temporada de lluvias esta planta es muy conspicua por sus abundantes inflorescencias globosas de color rosado lila y las ramillas pecíolos y raquis de las hojas provistas de agujones o acúleos. Su diseminación en gran parte se debe a mamíferos. Sus frutos o legumbres se fragmentan y se pegan al pelambre. Se presenta principalmente en sabana antropógena o lugares que han sido objeto de disturbio, o en cultivos abandonados.

Pastizal de *Aristida sp.* en temporada seca. Sabana adyacente al río Cesar.



contrario, al cesar las lluvias, paulatinamente la actividad biológica decrece y la vegetación aparece como una alfombra de tonalidades amarillas o agrisadas donde predomina una acumulación de restos vegetales en pie. La mayor parte de las sabanas de Colombia son estacionales, en especial las de los Llanos Orientales, debido a la acentuada estacionalidad en el régimen anual de lluvias. Dentro de un segundo tipo ecológico de sabanas se agrupan las llamadas sabanas húmedas, que preferimos caracterizar como sabanas hiperestacionales o de estacionalidad exacerbada. Estos ecosistemas, característicos de zonas bajas mal drenadas donde se acumula el agua durante la época de lluvias, pasa en su ciclo anual por cuatro estaciones hídricas diferentes: un período en que las plantas disponen de agua suficiente en el suelo; a éste le sigue un período en que el suelo queda anegado y por ende las especies sufren por el exceso de agua. Posteriormente el suelo se va secando y otra vez aparecen condiciones normales de disponibilidad de agua, hasta que finalmente la sequía se hace extrema y las especies sufren por deficiencia de agua.

De este modo el ecosistema pasa cada año por cuatro estaciones hídricas y sufre consecutivamente dos períodos contrastantes de tensión ecológica exceso y deficiencia de agua. Las sabanas hiperestacionales ocupan vastas extensiones en todas las regiones de sabanas de Colombia, pero adquieren predominancia en las planicies mal drenadas donde las aguas de lluvia tardan meses en escurrirse totalmente.

El tercer tipo de sabana, llamada inundada, o más precisamente semiestacional, es aquel en que el suelo permanece muchos meses saturado o anegado, y

solamente durante un corto período se va secando por evaporación o por drenaje, pero nunca totalmente, de manera que siempre queda agua disponible en el suelo. Bajo este tipo de régimen hídrico, las especies solamente deben sobrepasar una limitación estacional: el exceso de agua, pero nunca están sometidas a condiciones de sequía. Estos ecosistemas se conocen en los llanos con el nombre popular de esteros, aunque hay que diferenciar entre las verdaderas sabanas semiestacionales, y aquellas formaciones hidrófilas en que el suelo permanece saturado de agua durante todo el año.

El régimen anual de agua disponible en el suelo constituye una limitación ecológica suficientemente drástica como para influir en todo el funcionamiento del respectivo ecosistema y diferenciar de este modo tipos bien diferentes de sabanas tropicales. Así por ejemplo, las sabanas estacionales presentan condiciones que normalmente permiten el crecimiento de árboles dispersos o incluso de pequeñas agrupaciones arbóreas, mientras que en las sabanas hiperestacionales sólo muy pocas especies arbóreas son capaces de prosperar, de manera que generalmente toman el aspecto de vastas extensiones gramíneas sin ninguna especie leñosa. En tanto que las sabanas semiestacionales presentan condiciones que favorecen el crecimiento de algunas pocas gramíneas y de otras hierbas que se adaptan al exceso de agua, y casi siempre faltan los árboles, excepto ciertas palmas como el caso del moriche *Mauritia minor*.

Caño con llanura de desborde durante el período lluvioso. Nótese la ausencia de selva de galería, lo cual es característico de numerosos sectores donde ésta puede faltar o ser discontinua.



Cuando los naturalistas europeos, formados en la zonas templadas, encontraron durante sus primeros contactos con los trópicos, extensas formaciones abiertas dominadas por gramíneas, se enfrentaron a un desafío conceptual difícil de asimilar. En efecto, en las zonas templadas, los bosques siempre predominan en el paisaje natural, excepto cuando condiciones climáticas muy secas los desplazan para reemplazarlos por formaciones arbustivas semiáridas, o cuando las bajas temperaturas invernales son tan extremas como para que se establezca la tundra como formación herbácea típica de los ambientes árticos y alpinos.

La teoría biogeográfica vigente dificultaba entonces colocar las sabanas dentro de los esquemas conceptuales que prevalecían durante la etapa naciente de las disciplinas biogeográficas. ¿Cómo podía explicarse en este contexto conceptual la presencia de biomas no forestales en vastas regiones donde ni la sequía ni el frío constituían factores limitativos permanentes? No escapó sin embargo a la agudeza de observación de estos naturalistas que aquí estaba actuando regularmente otro condicionante: el fuego, que barría periódicamente las sabanas. La poca experiencia con la acción del fuego sobre los ecosistemas de la Europa templada hizo que

se considerara a las quemadas recurrentes como producto exclusivo de la acción humana. De esta manera no fue difícil completar el razonamiento atribuyendo al hombre la creación de las sabanas por medio de la destrucción por el fuego de diferentes tipos de bosques preexistentes.

Esta teoría del origen antrópico de las sabanas tropicales se sustentaba en buenas bases teóricas así como en la observación del impacto del fuego inducido por el hombre. De manera que la primera explicación ampliamente aceptada en los medios científicos, fue la de que todas las sabanas en América, África o Australia, habían surgido por acción antrópica y por ende no representaban ecosistemas originales en equilibrio con condicionantes externos, sino sistemas transitorios que evolucionarían más o menos rápidamente por la misma dinámica de la sucesión natural hacia formaciones forestales similares a las preexistentes antes de la acción persistente de las quemadas. Aún hoy en día es frecuente escuchar esta opinión sobre el origen antrópico de las sabanas en medios no suficientemente informados.

El hecho que sustenta significativamente esta opinión, es que evidentemente el hombre está deforestando extensivamente todas las zonas tropicales, haciendo



retroceder las selvas e implantando en su lugar formaciones herbáceas superficialmente similares a las sabanas. Extrapolando esta constatación parece lógico sostener que todas las sabanas son secundarias y podrían revertir paulatinamente a las selvas originales si cesara totalmente la influencia antrópica.

Tres tipos de evidencias se oponen para aceptar como válida esta teoría antropogénica del origen de las sabanas tropicales. En primer lugar, a medida que se iban conociendo las condiciones ambientales bajo las que aparecen extensas formaciones de sabanas, como en los llanos del Orinoco o en los planaltos del interior del Brasil, surgía cada vez más claramente que estas formaciones herbáceas no se distribuían al azar bajo cualquier tipo de clima o de ambiente edáfico, sino que sólo se encontraban dentro de un cierto rango de condiciones ambientales. Tres condiciones en particular fueron apareciendo como características constantes y peculiares de las regiones donde predominaban las sabanas: climas tropicales con alternancia entre una estación lluviosa y otra seca; temperaturas constantemente altas durante todo el año; suelos muy pobres en nutrientes minerales. De manera que, o bien existían condiciones ambientales específicas bajo las cuales el bioma en equilibrio con las mismas era la sabana tropical, y ésta en consecuencia era una formación original no inducida por la acción humana, o bien sólo se producía la sabanización antrópica dentro de este tipo de ambiente sabánico que preconditionaba la posible existencia de las mismas como vegetación secundaria. Es decir, no cualquier formación se sabanizaba sino que por el contrario debían existir condiciones propicias para ello y propicias asimismo para mantenerlas por largo tiempo una vez establecidas.

Pág. 26-27

Dos aspectos de sural en época de lluvias; aparecen en áreas con una topografía de tendencia cóncava y en ocasiones pueden llegar a cubrir grandes extensiones continuas.



Un segundo argumento más contundente sobre el origen natural de las sabanas comenzó a sustentarse cuando se fueron conociendo las estrategias adaptativas de la gran mayoría de las especies vegetales y animales en estos ecosistemas. En particular se fue demostrando que las especies características de las sabanas presentan una pasmosa diversidad de adaptaciones morfológicas, fenológicas y funcionales que les permiten sobrevivir y prosperar en un ambiente con fuertes limitaciones externas derivadas tanto de la sequía estacional como del exceso periódico de agua o de la acción repetitiva de las quemas de vegetación.

La adaptación de cualquier especie a condiciones ambientales determinadas requiere por supuesto períodos evolutivos suficientemente prolongados para que se produzca una gran variabilidad genética sobre la que pueda actuar la selección natural. Es prácticamente imposible que una especie se adapte en pocas generaciones a un ambiente tan hostil como el de la sabana. Este argumento es aún más contundente cuando pensamos que no se trata solamente de la adaptación de una especie mediante la variación en algunas de sus características vitales sino de la adaptación colectiva de una rica flora y fauna por medio de complejos procesos morfo-funcionales que les permiten sobrevivir bajo severas limitaciones ambientales.

Es decir, la misma existencia de una biota adaptada a las sabanas implica que este bioma es suficientemente antiguo como para haber permitido estas adaptaciones y haber hecho surgir una pléyade de mecanismos adaptativos en especies de diferente linaje y con diferentes morfologías. Ni quinientos ni cinco mil años de acción antrópica pueden haber sido remotamente suficientes para haber inducido tales adaptaciones. Por el contrario, se necesitan millones de años para fabricar evolutivamente una biota adaptada.

Sabana con pequeños cerros graníticos relacionados con el Batolito de Paraguasa, cercanos a la orilla del río Orinoco. En primer plano se distinguen los efectos de una quema reciente y el precoz rebrote de las gramíneas.





El tercer argumento decisivo que echó por tierra la teoría del origen antrópico de las sabanas fue la progresiva acumulación de datos paleoecológicos que evidenciaron de forma incontrovertible que las sabanas habían existido desde mucho antes que el *Homo sapiens* irrumpiera en el Nuevo Mundo y aún antes que irrumpiera como la especie dominante en el planeta. La paleoecología es la rama de la ecología que investiga las características de los biomas del pasado, intentando reconstruir la evolución de los mismos y sus posibles desplazamientos geográficos a lo largo del tiempo geológico.

En el trópico americano en particular, las investigaciones paleoecológicas han avanzado velozmente utilizando como herramientas los microfósiles, en particular los granos de polen que atrapados en los sedimentos de aguas someras quedaron inalterados como impronta de la vegetación que los produjo. Así el análisis de las floras polínicas fósiles permitió la reconstrucción del pasado con una precisión realmente asombrosa.

En los últimos 30 años los estudios palinológicos han abarcado suficientes ambientes y períodos como para ser posible reconstruir la historia de la vegetación y del clima en América tropical y muy especialmente en Colombia. Los resultados de estos estudios nos indican cada vez con mayor certeza y precisión varios hechos altamente significativos en la historia de la vegetación colombiana y americana durante los últimos cientos de miles de años o incluso durante todo el Pleistoceno, es decir, hace unos dos millones de años. En primer término aparece como indudable que las sabanas conformaron parte del paisaje del Norte de América del Sur y de la actual Amazonia durante todo este largo período. Así surge la evidencia de que al menos la sabana tropical como un bioma similar al que conocemos actualmente ha caracterizado parte de los paisajes americanos desde mucho antes de la aparición del hombre en estas latitudes, ya que nuestros antepasados llegaron a estas tierras hace cuando mucho 40 mil años y las sabanas ya existían cientos de miles de años atrás.

En segundo lugar los datos paleoecológicos demostraron otro hecho sorprendente: tanto selvas como bosques montanos, sabanas, desiertos o páramos, habían sufrido desplazamientos continuos a lo largo de los últimos

cientos de miles de años, extendiendo y contrayendo alternativamente sus áreas de distribución, siendo reemplazados unos por otros según cambiaban de una manera igualmente ininterrumpida las condiciones del ambiente. Se sabía que el Pleistoceno había sido un período de dramáticos cambios climáticos en las latitudes templadas, con una sucesión bien documentada de épocas glaciales e interglaciales, y los consecuentes avances y retrocesos de los hielos que llegaron a cubrir en los máximos glaciares todo el área septentrional de la zona boreal. Resultó más novedoso el hecho que estas alternancias climáticas también se hubieran producido en los trópicos, con ciclos glaciales en sus altas montañas que indujeron el desplazamiento vertical de los pisos de vegetación en las laderas de las mismas mientras serán reemplazados unos biomas por otros en las zonas de baja altitud.

Cada vez que el clima se tornaba más seco, las selvas tropicales se contraían siendo desplazadas por sabanas, o aún en algunos casos de sequía más extrema, por arbustales espinosos. La historia de la vegetación en la Amazonia o en la Orinoquia documenta estos desplazamientos. Así en el último período frío o pleniglacial, que en América tropical ocurrió hace aproximadamente 20.000 años, las selvas se contrajeron hasta ocupar solamente algunos refugios de clima menos drástico, en tanto que las sabanas ocuparon su lugar extendiéndose por casi todas las tierras bajas. El cuadro regional de los dos grandes tipos de biomas aparecía como el negativo fotográfico del actual, con predominio indiscutido de sabanas mientras las selvas quedaban refugiadas en unas pocas áreas húmedas. A medida que el clima se iba calentando y las precipitaciones aumentaban se produjo el movimiento inverso, las selvas recuperaron su primitiva extensión y las sabanas se redujeron a los llanos, los planaltos del interior del Brasil y otras zonas de clima fuertemente estacional.

Las teorías más aceptadas actualmente sobre el origen de las sabanas sostienen que éstas son un bioma que evolucionó en las llanuras y altiplanicies cálidas del trópico como respuesta de sus especies a condiciones de alta precipitación pero con una fuerte alternancia estacional de las lluvias, y en consecuencia del agua disponible para plantas y animales, dando lugar a largos

períodos de sequía y/o de exceso de agua. Además estos ambientes propicios para la evolución de las sabanas mostraban altas temperaturas, alta insolación y fuerte evaporación durante todo el año; así como una larga historia de lavado de los suelos que condujo a la eliminación paulatina de los nutrientes minerales, y finalmente, pero no lo menos importante, tanto el ambiente como la vegetación que se iba diferenciando en el mismo, favorecía la ocurrencia frecuente de incendios naturales.

De esta manera podemos catalogar a las sabanas tropicales como ecosistemas de acentuada estacionalidad en su funcionamiento a lo largo del año, inducida en particular por la estacionalidad en la oferta de agua. Esta estacionalidad funcional se traduce en la concentración de la actividad biológica en la estación de lluvias, en una drástica disminución de la misma en la estación seca, con la consiguiente mortalidad de buena parte de la biomasa aérea producida por las hierbas y los pastos. Esta acumulación de materia vegetal muerta, en pie o sobre el suelo como hojarasca, provee el combustible que hace posible la propagación periódica del fuego, de manera que la sabana es asimismo un ecosistema pirófilo, formado por especies que se han adaptado a las quemadas y son capaces de convivir con los incendios periódicos. Finalmente, la sabana es también un sistema oligotrófico o distrófico, es decir, con una extrema pobreza en nutrientes minerales tanto en el suelo como en la vegetación, y también en este caso sus especies se han adaptado a vivir bajo estas limitaciones nutricionales.

Por consiguiente se considera a las sabanas tropicales como ecosistemas primarios u originales, resultantes de procesos naturales de evolución y selección bajo condiciones ambientales y bióticas muy específicas que han determinado las características y el comportamiento de sus especies, diferenciando una flora y una fauna peculiar y exclusiva. Por supuesto los incendios de selvas y bosques conducen al establecimiento de formaciones herbáceas secundarias, que bajo un régimen de pastoreo intensivo y de quemadas frecuentes se mantienen sin permitir la recuperación de los sistemas forestales primitivos. Pero estos pastizales secundarios, aunque pueden tener convergencias estructurales y funcionales con las sabanas, inclusive compartir cierto número de especies, no deben confundirse con ellas.

Asimismo parece probable que en áreas de transición entre selvas y sabanas, donde el equilibrio entre ambos tipos de biomas es frágil frente a cambios menores del ambiente, la acción humana puede desplazar este equilibrio favoreciendo el avance de las sabanas sobre las selvas. En este caso tendríamos una expansión antrópica del área sabánica o una sabanización secundaria, pero esto no altera la interpretación precedente de considerar a las sabanas tropicales como ecosistemas producto de causas naturales ajenas a la acción premeditada o involuntaria del hombre.

Las sabanas naturales son biomas que han evolucionado en las llanuras cálidas del trópico, como respuesta de sus especies a condiciones de alta precipitación pero con una fuerte alternancia estacional de las lluvias





Las sabanas tropicales ocupan un lugar muy destacado entre los paisajes vegetales del norte de nuestro continente. La mayor extensión continua de sabanas se encuentra en los llanos del Orinoco, compartidos por Colombia y Venezuela. En este caso, la frontera internacional divide una gran unidad natural esencialmente similar a ambos lados de esta línea imaginaria.

Además de esta dilatada región de sabanas que abarca casi 50 millones de hectáreas, desde inmediaciones del Guaviare en el suroeste, hasta el mismo delta del Orinoco (Delta Amacuro) en el noreste; existen otras áreas importantes donde predominan las sabanas en sus diferentes tipos ecológicos, frecuentemente interdigitadas con otras formaciones bióticas formando mosaicos más o menos complejos según varían las condiciones de humedad, de inundación, de fertilidad y otras características del suelo.

Las sabanas del bajo Magdalena son un buen ejemplo de estas zonas en mosaico desde el punto de vista de sus condiciones ambientales y de sus ecosistemas primarios. Otra extensa área dominada por sabanas se encuentra en el interior del macizo guayanés en los tres lados de la frontera entre Brasil, Guyana y Venezuela. Otras áreas muy peculiares de sabanas, donde las mismas aparecen como islas herbáceas dentro de un mar casi ininterrumpido de selvas, es en la Amazonia, tanto en Colombia como en Venezuela y Brasil. Finalmente, una estrecha y larguísima franja litoral de sabanas se extiende paralela a la costa Atlántica del norte de Suramérica desde Guyana hasta la boca del río Amazonas y la isla de Marajó, ya sobrepasando la línea ecuatorial.

Para discutir las características comunes entre estas diferentes sabanas, así como sus indudables similitudes, consideraremos sucesivamente cada una de estas cinco regiones analizando sus peculiaridades y resaltando tanto sus semejanzas como sus diferencias con las restantes áreas.

Comenzaremos por los llanos por ser el núcleo más extenso de sabanas del norte de América del Sur. Como región natural, los llanos del Orinoco constituyen una

inmensa hoya hidrográfica que reúne las aguas fluviales que bajan de la Cordillera Oriental en Colombia, así como de los Andes de Mérida y de la Cordillera de la Costa en Venezuela. Estas aguas confluyen en el Orinoco formando todos los afluentes de su margen izquierda. Resulta impensable referirnos a los llanos sin la imagen de sus ríos majestuosos: Vichada, Meta, Casanare, Arauca, Cinaruco, Capanaparo, Apure, así como de la miríada de afluentes menores, de difluentes y de caños que surcan la llanura determinando en gran medida la distribución de sus ecosistemas, separando áreas boscosas de zonas de sabanas y dentro de éstas diferenciando sus variados tipos ecológicos y sus distintas asociaciones florísticas.

Otro punto fundamental por tener en cuenta para interpretar la ecología de los llanos y de sus sabanas es el origen y la antigüedad geológica de esta gran unidad natural. El geosinclinal llanero, es decir, la inmensa fosa geológica situada entre los dos grandes macizos montañosos que la delimitan, las Cordilleras Andina y Caribe por el Norte y Oeste y las sierras y altiplanicies del Escudo de Guayana por el Sur y el Este, se fue rellenando de sedimentos acarreados y depositados por los ríos que descendían caudalosos por las vertientes andinas, así como en menor extensión por los que bajaban en su frontera meridional desde las serranías y mesas que están asociadas al Escudo de Guayana.

El paroxismo orográfico andino (iniciado durante el Plioceno Superior en la Cordillera Oriental de Colombia, y que se prolongó hasta el Pleistoceno), determinó la elevación actual de las cordilleras; es en este período de activa erosión cuando terminan de rellenarse las planicies sedimentarias modelando en sus rasgos esenciales el relieve actual. Como el levantamiento de los Andes se produjo aparentemente en diferentes oleadas tectónicas sucesivas interrumpidas por períodos de relativa calma, los depósitos sedimentarios que conformaron el paisaje llanero se estructuraron en deposiciones sucesivas que dejaron su impronta en el relieve en forma de superficies planas de diferente altura relativa, edad de formación y a menudo también de diferente composición mineral.



La más antigua y más elevada es la que conforma la Altillanura del Meta y Vichada situada al sur del río Meta, que tiene su correlato en las Mesas Orientales de los Llanos venezolanos. La evolución geomorfológica posterior dejó estas altillanuras y mesas como superficies elevadas, separadas entre sí por los valles de los grandes ríos. Otras acumulaciones sucesivas formaron luego hasta cuatro niveles de terrazas o de depósitos que configuran el paisaje actual del conjunto de los llanos. Donde se conservaron las deposiciones más antiguas, en general más elevadas, sin que fueran posteriormente erosionadas en los ciclos subsiguientes de erosión-deposición, predominan totalmente las sabanas, particularmente las sabanas estacionales. En cambio, cuando el paisaje fue labrado sobre deposiciones más modernas, en áreas más bajas e inundables, se produjeron mosaicos intrincados de bosques en galería, selvas y todos los tipos de sabanas, como ocurrió en los Llanos del Casanare o del Arauca.

Con base en su historia geológica, su evolución geomorfológica y las consecuencias de ambas para la ecología de los ecosistemas, pueden diferenciarse, a grosso modo, cuatro subregiones ecológicas dentro de los llanos: el piedemonte, las altillanuras, las llanuras aluviales y el relieve eólico.

El piedemonte, adosado a las vertientes andinas y en transición climática con las mismas, es la zona de mayores lluvias y de mejores suelos. Hasta hace unas décadas ésta era una región de selvas que prolongaban las selvas andinas sobre las terrazas altas de los grandes ríos, como también de sabanas estacionales en suelos arenosos y de galerías forestales a lo largo de los cauces fluviales. Hoy en día el piedemonte ha sido casi totalmente transformado por el avance impetuoso de la agricultura en campos de cultivos anuales, permanentes o de pastos mejorados, creando un pujante paisaje agrícola sobre éstos, los mejores suelos de los llanos.

Altillanura disectada o serranía en época lluviosa. En las depresiones la escorrentía y un drenaje menos eficiente favorece la formación de suelos orgánicos e "islas" de selva de morichales. En las laderas de los pequeños cerros aparecen suelos a menudo esqueléticos más o menos erosionados y con plaeners o nódulos de plintita.

Las altillanuras son las tierras de sabana por excelencia. En estas superficies elevadas, planas o disectadas formando suaves serranías, predominan las sabanas estacionales sólo interrumpidas por morichales o por angostas galerías a lo largo de los caños y ríos muy encajonados entre estas altiplanicies. Los suelos lixiviados de las altillanuras, a menudo incluso con formación de duras corazas ferruginosas, ofrecen un obstáculo mayor a la ocupación agrícola. La llanura aluvial agrupa las restantes zonas llaneras de sedimentación más moderna que las altillanuras, con relieve muy plano, donde los ríos y caños continúan divagando por una planicie que no parece ofrecer mayores obstáculos a estos cambios frecuentes de curso.

Con una dinámica aluvial tan activa se forma cantidad de ambientes de variadas condiciones de humedad y de inundación, muchos de ellos en activos procesos de cambio en pocos años, constituyendo el paisaje más dinámico de los llanos pero también quizás el más difícil de manejar por el hombre. En áreas más antiguas ya

estabilizadas y menos cambiantes de esta llanura aluvial, se encuentran dilatadas sabanas hiperestacionales que muchas veces se extienden desde un caño y su galería boscosa hasta el siguiente distante muchos kilómetros. Finalmente, la unidad conocida como llanura eólica, refleja justamente los avatares climáticos del pasado comentados anteriormente. En efecto, distingue a esta región la presencia de vastas agrupaciones de dunas o médanos producto de un modelado por el viento que arrastró las arenas fluviales formando campos de dunas.

Este proceso sólo es posible bajo un clima árido, cuando la cubierta vegetal muy abierta resulta totalmente insuficiente para retener las partículas del suelo, que son así dispersadas por el viento. Las más finas, limos y arcillas, son transportadas a grandes distancias, mientras que las más gruesas o arenas, arrastradas por el viento cerca de la superficie, se depositan en cortas distancias formando médanos, en un proceso equivalente al que ocurre actualmente en los litorales marítimos arenosos. Es decir, el relieve labrado por el viento o paisaje eólico



constituye en los llanos un relicto de un período climático mucho más seco, quedando como un testimonio flagrante de los profundos cambios climáticos ya mencionados. Este relieve de médanos separados por intermédanos anegables resulta sin duda uno de los paisajes más hermosos del llano, con un variado mosaico de sabanas y ambientes inundados, surcado por caños y salpicado por lagunas y raudales que albergan una de sus mayores riquezas faunísticas.

Las sabanas del Magdalena y en general de la planicie del Caribe comparten las características de llanura aluvial con los Llanos, ya que en efecto su origen geológico y el modelado de sus ambientes actuales han sido muy similares en las dos regiones. Dependiendo de la duración y del nivel de las inundaciones, predominan en una u otra área las sabanas hiperestacionales, semiestacionales o bien las ciénagas y demás formaciones acuáticas de ambientes permanentemente inundados.

Llanura aluvial mal drenada sujeta a inundaciones durante la época de lluvias. Obsérvese la amplitud de la sabana abierta contrastada con las matas de monte que se aprecian en el horizonte.





La tercera gran unidad de sabanas del norte de América del Sur ocupa las altas mesetas de la región guayanesa, las que si bien alcanzan su mayor expresión geográfica en Venezuela, Guyana y Brasil, se extienden por el oriente hasta Surinam y la Guayana Francesa y por el occidente por las serranías bajas donde afloran las rocas antiguas del Escudo Guayanés en medio de la Amazonia colombiana. La Gran Sabana en el Estado Bolívar de Venezuela es uno de los ejemplos más espectaculares de estas altiplanicies recubiertas de sabanas, pero también las sabanas de Rupununi en Guyana y de Río Branco en el Estado Roraima de Brasil, conforman vastas extensiones de este bioma aunque ya a altitudes más bajas.

La característica más importante desde el punto de vista ecológico y biogeográfico de estas mesetas guayanesas es que están constituidas por areniscas sumamente antiguas, del período Precámbrico, la llamada por los geólogos Formación Roraima. Estas areniscas duras están compuestas casi exclusivamente por cuarzo, lo que les confiere una excepcional carencia de elementos nutritivos como calcio, fósforo y magnesio entre otros.

Bajo estas condiciones de pobreza extrema en nutrientes, tan limitativas para la vida vegetal y animal, han evolucionado en los sustratos relativamente menos extremos, bajo climas algo estacionales con dos o tres meses secos, sabanas herbáceas con similitudes en las que predominan en las altillanuras y mesas de los Llanos, mientras que en los ambientes de máxima pobreza nutricional, que corresponden con los climas más lluviosos y las mesetas más altas, como el Roraima y el Pico de la Neblina en la frontera entre Venezuela, Guyana y Brasil el primero, y entre estos dos últimos países el segundo y un número apreciable de otras cuyas elevaciones sobrepasan los 1.700 m.s.n.m. en territorio venezolano como son el Auyan-Tepui y Chimanta-Tepui, que conforman el Pantepui, aparecen formaciones vegetales sumamente originales, a las que es difícil

clasificar como bosques bajos, arbustales o sabanas. Están dominadas por especies herbáceas, algunas gramíneas, muchas ciperáceas y sobre todo por especies herbáceas no graminosas de familias como las *Rapataceas*, *Bromeliáceas*, *Eriocauláceas* y *Xyridáceas*, juntamente con gran número de subarbustos y arbustos bajos de una gran diversidad de familias, pero a menudo con muchas de sus especies o aun de géneros endémicos.

La Serranía de Chiribiquete, en medio de la Amazonia colombiana, aunque de menor altitud, constituye uno de los ejemplos más destacados de predominancia de estos ecosistemas distróficos sobre areniscas, pero muchos otros afloramientos de menor extensión y altitud salpican la Amazonia. Las formaciones geológicas, en su mayoría constitutivas de estas mesas en Colombia, son de edad más reciente como se indica más adelante en esta obra.

Ecológicamente la similitud esencial entre las sabanas guayanesas y las llaneras es producto de la acentuada pobreza de los suelos en ambas regiones, aunque por supuesto en esta comparación las areniscas no tienen parangón pues albergan quizás los suelos más pobres del planeta. Por otra parte, hay una diferencia básica entre ambas regiones desde el punto de vista de su antigüedad y evolución. Mientras que los Llanos en cuanto a su modelado y gran parte de su cobertura sedimentaria son ambientes formados durante el Cuaternario, las mesetas guayanesas son antiquísimas y sus biomas han sufrido una de las historias evolutivas más prolongadas al nivel de toda la biosfera. Esto explica la asombrosa riqueza en especies endémicas que distingue a los ecosistemas de las altiplanicies guayanesas.

Las islas relativamente reducidas de sabanas que interrumpen de cuando en cuando la imponente continuidad de la selva amazónica constituyen también, al igual que los que acabamos de considerar sobre las areniscas Precámbricas, o Cambro-ordovíceas para el caso de Colombia, ecosistemas sumamente peculiares y con bastantes semejanzas con estos últimos. En efecto las sabanas amazónicas, dondequiera que aparezcan, ya sea en Colombia, Venezuela o Brasil, invariablemente

Sabana de Tibeyes, Caquetá; descuellan las rosetas de bromeliáceas en cuyas axilas foliales se acumula agua; predominan plantas gramínoideas entremezcladas con pequeños arbustos o arbolitos enanos.

ocupan suelos muy arenosos desarrollados sobre arenas gruesas de cuarzo casi puro que se conocen en la literatura ecológica sudamericana como arenas blancas.

Si bien aún no está totalmente claro el origen de estas arenas blancas amazónicas, su relación con las mesetas guayanesas parece evidente y esta afinidad se refleja indudablemente en muchas características de la vegetación en ambos casos. Al igual que lo que sucede en las altas mesetas rocosas, también en las arenas blancas amazónicas y los suelos pobrísimos que sobre ellas se han desarrollado, se presenta una amplia diversidad de ecosistemas desde bosques bajos y abiertos: las *caatingas* amazónicas, hasta sabanas gramíneas o formaciones herbáceas no gramíneas.

Las sabanas litorales de las Guayanas desde Guyana hasta la isla de Marajó en Brasil, también ocupan depósitos arenosos costeros de edad Plio-Pleistocena muy similares a las arenas blancas amazónicas. Estas sabanas, por sus características de composición, estructura y ecología, son intermedias entre las sabanas llaneras y las amazónicas.

Existen dentro de esta extensa franja litoral diferentes formaciones vegetales, desde pastizales arbolados con evidentes afinidades con las sabanas llaneras, hasta bosques bajos y matorrales más relacionados florísticamente con las *caatingas* amazónicas. Esta diversidad de ecosistemas es un reflejo de las variadas condiciones de humedad, de sequía estacional y de pobreza de los suelos que derivan de las condiciones del clima o de las características físicas y químicas del sustrato arenoso.

Resumiendo entonces las principales características de las diferentes sabanas del norte de Sudamérica en cuanto a su composición, funcionamiento y ecología, podemos enunciar varias generalizaciones interesantes. En primer lugar, el tipo más extendido de sabanas en esta vasta región, el que ocupa la mayor parte de los llanos en Colombia y Venezuela y se interdigita con otros tipos en las zonas anegadizas del Magdalena o en las altas mesetas guayanesas, es la sabana estacional dominada por gramíneas, frecuentemente con árboles o arbustos dispersos. Todo viajero que haya recorrido curioso las

altillanuras del Meta y Vichada se habrá deleitado con la belleza de estas sabanas extendiéndose hasta el horizonte infinito.

Estos ecosistemas representan el tipo de sabana sometido a condiciones más fuertes y prolongadas de sequía, hasta cinco o seis meses consecutivos; a la mayor frecuencia de quemadas, en ocasiones más de una por año, frecuentemente una cada año o cada dos años; y también a menores presiones de pastoreo por herbívoros domésticos debido a la baja calidad de sus pastos dominantes y a sus suelos poco fértiles, pero aún así los menos pobres de todas las sabanas. *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Bowdichia virgiliodes*, esas tres especies de arbolitos achaparrados que mantienen una pincelada verde en el paisaje quemante por sus tonos amarillos de las sabanas en el largo verano llanero, podrían ser considerados como los árboles arquetípicos de estos ecosistemas. Por otra parte, su estrato herbáceo aparece siempre dominado por especies de gramíneas de los géneros *Andropogon*, *Aristida*, *Axonopus*, *Elyonurus*, *Leptocoryphium*, *Panicum*, *Sporobolus*, *Trachypogon* y *Thrasya*, en diferentes combinaciones y proporciones en cada una de las asociaciones florísticas que reproducen las menores diferencias de hábitat o de manejo de la sabana.

Las sabanas hiperestacionales sobre suelos inundables durante varios meses y que se desecan totalmente durante otros tantos, caracterizan los regímenes hídricos más extremos, son barridas por el fuego tan frecuentemente como las precedentes, pero normalmente están sobre suelos mejores en lo que respecta a fertilidad, aunque muy impermeables y casi imposibles de aprovechar para un uso diferente al ganadero, pero como recurso forrajero estos pastizales son superiores a las sabanas estacionales. Estas sabanas hiperestacionales conjuntamente con las semiestacionales, que nunca se secan totalmente, constituyen los dos ecosistemas de sabanas dominantes en las grandes depresiones donde se acumulan las aguas de lluvia y de drenaje, como el bajo Magdalena o la depresión del Arauca-Casanare.

La mayor parte de estas formaciones son herbáceas, dominadas por una rica flora gramínea con géneros



como *Andropogon*, *Axonopus*, *Leersia*, *Mesosetum*, *Panicum*, *Paspalum*, *Soghastrum*, así como muchísimas ciperáceas, hierbas latifoliadas y subarbustos. En cambio tiene muy pocas especies leñosas, entre las que se destacan algunas palmas como *Copernicia tectorum* para el caso del norte de Colombia y los llanos de Venezuela, o árboles como el saladillo *Caraipa llanorum*. Igualmente son herbáceas las sabanas semiestacionales, donde destacan gramíneas como la lambedora *Leersia hexandra* o la paja chigüirera *Hymenachne amplexicaulis*, aunque a menudo la austera belleza de la palma moriche o muriti *Mauritia flexuosa*, interrumpe la llanura formando palmares abiertos siguiendo depresiones o nacientes de caños. Estas sabanas semiestacionales, conjuntamente con las formaciones palustres y las lagunas, son el hábitat de animales típicos del llano como el chigüiro o la baba, así como del sinnúmero de aves acuáticas que han hecho legendaria la diversidad de su fauna aviaria.

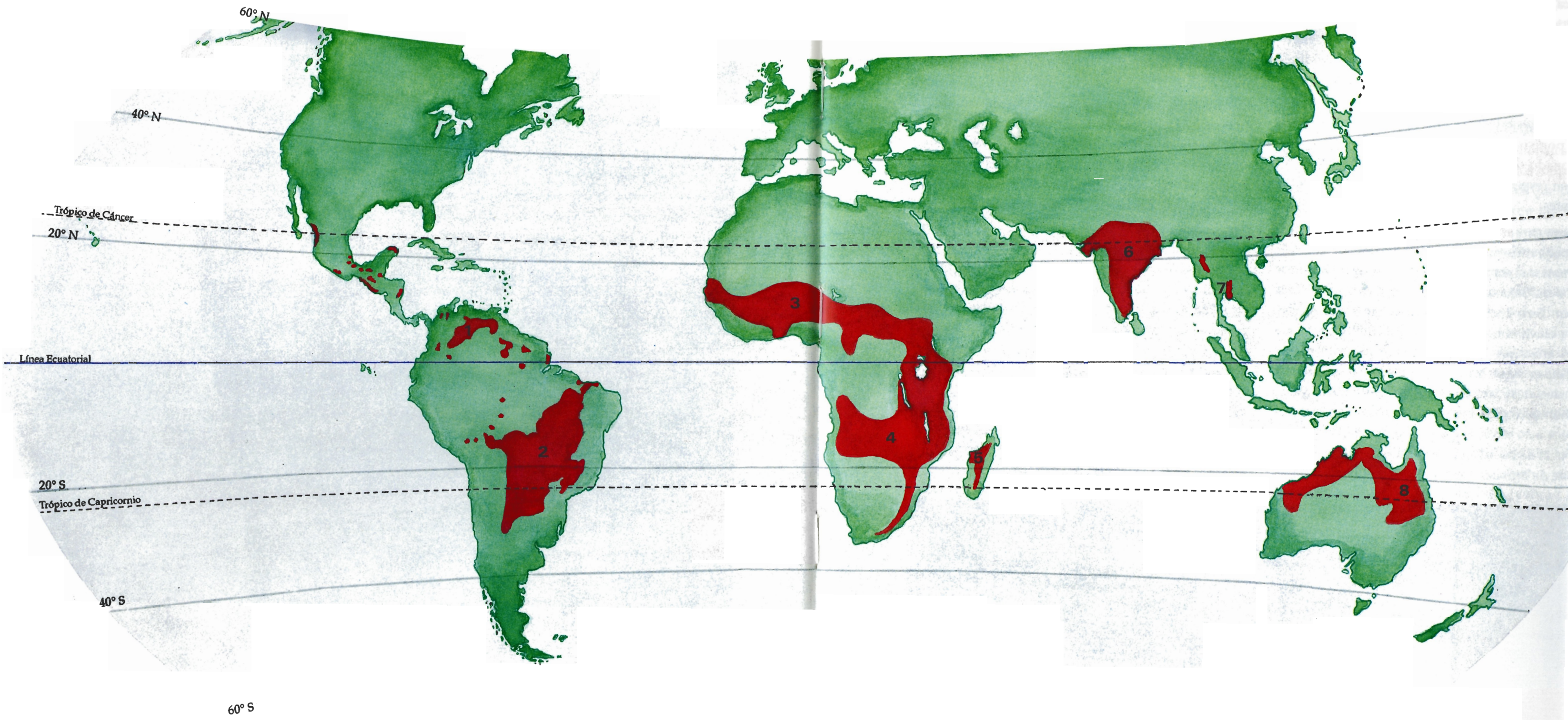
La Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela.



Finalmente en los sustratos rocosos más pobres, como las areniscas o las arenas blancas, aparecen formaciones herbáceas y arbustivas donde en contraste con las demás sabanas las gramíneas son muy poco importantes, mientras que dominan hierbas y arbustos de muy variadas familias botánicas. Estas seudosabanas, ya que no pueden llamarse sabanas por no ser pastizales, caracterizan entonces los suelos más pobres asociados también a los climas más lluviosos, donde puede no haber estación seca o ésta durar apenas unas semanas. Además tienen baja frecuencia de incendios ya que no existen las condiciones de ambiente y de acumulación de combustible vegetal que favorezcan la propagación natural del fuego. Desde el punto de vista de su posible utilización económica, estos ecosistemas son los más difíciles y los que ofrecen menos opciones, lo que refuerza por supuesto la idea de que debieran ser conservados, no solamente por su deslumbrante atractivo sino que además su formidable diversidad biológica y la extraordinaria riqueza de formas y adaptaciones originales los transforman en excitantes laboratorios biológicos y en verdaderos documentos vivientes de las formas de actuar y de los resultados de la evolución biológica.

Auyan-tepuy, estado Bolívar, Venezuela.

SABANAS NATURALES EN EL MUNDO




Sabanas Naturales

1	Sabanas de la Orinoquia	5	Sabanas de Madagascar
2	Complejo de sabana-cerrado y sabanas del Chaco	6	Sabanas de India y Nepal
3	Sabanas de Guinea	7	Sabanas de Myanmar y Tailandia
4	Sabanas de África Oriental	8	Sabanas del norte de Australia

LAS SABANAS AFRICANAS Y AUSTRALIANAS

Africa, a un grado de desarrollo aún más alto que el de América, es el continente de las sabanas, ya que es allí donde estos ecosistemas han alcanzado mayor extensión geográfica. Resulta muy ilustrativo entonces comparar las características de las sabanas africanas con las nuestras. Por otra parte, Australia es un continente-isla con grandes extensiones de sabanas tropicales, pero donde por su mismo carácter insular éstas han evolucionado durante largo tiempo de manera autónoma con respecto a los biomas similares de los otros continentes.

En el continente africano un dilatado cinturón sabánico se interpone entre una región relativamente reducida de selvas húmedas sobre el golfo de Guinea y los extensos desiertos del Sahara en el norte y de Kalahari-Namibia en el sur. Este hecho geográfico ya nos aporta una primera clave sobre el significado ecológico de las sabanas africanas, que representan un gran bioma intermedio en sus condiciones ambientales y sus rasgos funcionales entre las selvas que lo reemplazan en los climas húmedos y los desiertos que lo suceden hacia los ambientes más secos. En el caso africano este carácter transicional de las sabanas entre ambos extremos de un gradiente de humedad ambiental, es mucho más claro

que en Sudamérica debido principalmente al hecho de que en aquel continente faltan grandes sistemas montañosos que como los Andes modifiquen sustancialmente los patrones de distribución de los grandes climas y sus correspondientes biomas.

Por otra parte, para entender adecuadamente las sabanas africanas, debemos distinguir dos grandes tipos de ecosistemas con una similaridad superficial en su fisonomía de pastizales con árboles o arbustos, pero con grandes diferencias funcionales. Por un lado existen en Africa sabanas muy similares a las de nuestros llanos y que al igual que las mismas caracterizan suelos relativamente pobres, desarrollados sobre relieves antiguos y bajo climas fuertemente estacionales, con una estación de lluvias intensas y otra prolongada estación seca. Este tipo de sabanas húmedas, llamadas en Africa guineanas, forma una gigantesca media luna sabánica desde Guinea sobre el Atlántico hasta Camerún en el fondo del golfo de Guinea, para continuar luego hacia el sur por Zaire hasta Sudáfrica. En contraste con las sabanas guineanas, en Africa oriental, a través de Kenya, Mozambique, Zimbabwe hasta Sudáfrica, bajo climas mucho más secos, ya limitando con las formaciones semiáridas subsaharianas o del Sahel, existen grandes



extensiones de sabanas secas o *sudanesas*, de un tipo desconocido en las Américas.

Estos ecosistemas herbáceos con árboles o sin ellos, se distinguen por varios rasgos importantes de las sabanas guineanas. Aparte por supuesto de una composición específica diferente, las sabanas secas africanas están dominadas por especies de gramíneas anuales en tanto que las perennes desempeñan un papel secundario, mientras que las sabanas guineanas, al igual que las americanas, están caracterizadas por la total dominancia de gramíneas perennes.

Otro contraste significativo entre ambos tipos de sabanas consiste en que los árboles de las sabanas secas son frecuentemente caducifolios, es decir, pierden las hojas totalmente durante la estación seca, y frecuentemente espinosos, semejándose en estos rasgos a las formaciones vegetales de climas áridos; en las sabanas húmedas, por el contrario, predominan los árboles perennifolios (siempre verdes), de hojas grandes, coriáceas y sin espinas. Un tercer punto crucial que las diferencia es que las sabanas secas se encuentran sobre suelos relativamente ricos, en total contraposición con los suelos pobres de las sabanas húmedas.

Este último factor nutricional influye por supuesto en el valor nutritivo de los pastos, que reflejan fielmente las condiciones de fertilidad de los suelos, de manera que los pastos de las sabanas secas son relativamente ricos en nutrientes y por lo tanto más palatables y de mucho mayor valor forrajero para los herbívoros. Este hecho es la base de una cuarta y fundamental diferencia entre ambos tipos de sabanas: la existencia de grandes rebaños de grandes herbívoros silvestres de una gran diversidad de especies. La imagen de esta riqueza extraordinaria de grandes mamíferos herbívoros es la que se nos viene

Sabana natural sujeta a quemadas estacionales en altillanura, cerca del volcán del Ngorongoro, al norte de Tanzania. Existe escasez del arbolado aun cuando en la línea del horizonte se observan bosques de galería caracterizados por *Acacia xanthophloea*, a la cual le corresponde el árbol más alto en la figura. Los suelos son comparativamente ricos en nutrientes debido a depósitos de ceniza volcánica, lo cual permite una alta productividad de biomasa animal, principalmente relacionada con la gran diversidad de mamíferos herbívoros. Se aprecia una jirafa *Giraffa camelopardalis*.

a la mente cada vez que evocamos el concepto de sabanas tropicales; sin embargo, ella sólo es correcta en el caso de las sabanas secas del oriente africano.

En el caso de Australia, las sabanas dominan los paisajes tropicales del norte de la isla, y por sus características estructurales y funcionales pueden ser comparadas con las sabanas americanas o con las guineanas de Africa, apareciendo bajo climas tropicales estacionales y sobre suelos pobres. En Australia, la gran sequía que caracteriza todo el centro de la isla hace que no exista una franja de sabanas secas sino que las sabanas húmedas limitan directamente con los matorrales espinosos de los climas semidesérticos. Paradójicamente, sobre suelos muy arcillosos de depresiones inundables, pero que se desecan muy fuertemente en la estación sin lluvias, aparecen sabanas similares a las de climas secos, con árboles caducifolios y espinosos. Veremos luego esta convergencia entre adaptaciones a la inundación y a la sequía. Por otra parte la flora y la fauna australiana tienen tanto un altísimo grado de endemismo como una relativa pobreza en comparación con otras regiones tropicales, de manera que unos pocos géneros de plantas caracterizan una amplia diversidad de sabanas, particularmente los géneros *Eucalyptus* y *Acacia*. Igualmente la fauna de grandes herbívoros, aún en hábitat con pastos abundantes, se ha diversificado mucho menos que en Africa, estando representada fundamentalmente por las numerosas especies de canguros.

En Asia las sabanas naturales aparecen representadas principalmente en India, desde la periferia del desierto del Indo o Thar y las llanuras del Terai (situada al sur de la cordillera de los Himalayas) en el sur de Nepal y sectores adyacentes de India que se prolongan hacia el sur por la península del Deccán, excepto en la faja costera suroccidental. Además sectores de sabana natural existen en Tailandia y Myanmar (Birmania).

La delimitación de la sabana en Asia ha sido un tanto controvertida por los autores, debido a factores antrópicos; por esta razón el texto subsiguiente hace referencia particularmente a las sabanas de Africa y Australia.

El cuadro biogeográfico del mundo presenta tres tipos fundamentales de biomas que se caracterizan por la dominancia de gramíneas acompañadas o no por especies leñosas: las sabanas, las praderas y las estepas. Resulta sumamente ilustrativo, para la interpretación de las condiciones que han originado la aparición y la persistencia de estos tres grandes tipos de ecosistemas naturales, realizar una somera comparación tanto de sus características como de las condiciones ambientales bajo las cuales estos sistemas llegan a predominar.

La pradera es a la zona templada lo que la sabana al trópico de baja altitud: el bioma que rompe totalmente la continuidad de los bosques, pero en este caso de una forma si se quiere aún más contundente, ya que la pradera es esencialmente un ecosistema herbáceo carente de arbustos y de árboles. Tanto la imagen de las grandes praderas norteamericanas que se extienden como una franja de magnitud continental desde Canadá hasta México, como la del gigantesco semicírculo que forman las pampas sudamericanas en el sur de Brasil, Uruguay y Argentina, es la de una llanura sin límites donde un mar ininterrumpido de hierbas conforma un horizonte totalmente abierto.

Para un observador desprevenido la imagen de las praderas norte y sudamericanas se asemeja asombrosamente a las de aquellas sabanas llaneras que no tienen árboles. Sin embargo, las diferencias entre ambos biomas son profundas y altamente significativas desde el punto de vista de su posible utilización por el hombre.

En primer término el clima de la pradera, templado por supuesto, no presenta limitaciones drásticas para la vida de plantas y animales. Las lluvias están relativamente bien repartidas durante todo el año, en tanto que las temperaturas, aunque descienden en el invierno con frecuente ocurrencia de heladas, no asumen el fuerte carácter limitativo de los inviernos de los climas más australes o más boreales. De modo que las praderas tienen un invierno más bien moderado y un verano cálido en que puede producirse alguna limitación hídrica, pero ni muy terrible ni muy prolongada. Por otra parte, los suelos de la pradera podrían considerarse como la antítesis de los de la sabana tropical. En efecto, las famosas tierras negras de las praderas norte y

sudamericanas han sido legendarias por su fertilidad y son asiento de algunos de los sistemas agrícolas más ricos y productivos del mundo. Finalmente, al igual que la sabana tropical, la pradera, antes del avance de la agricultura cuando ella se dilataba sin solución de continuidad, era barrida periódicamente por vastos incendios naturales que no sólo no impedían su persistencia sino que muy probablemente contribuían decisivamente a su mantenimiento.

El debate del origen de la pradera ha sido aún más controversial que el de la sabana, pues en este caso los argumentos para explicar la total ausencia de árboles bajo condiciones ambientales aparentemente tan favorables para cualquier tipo de vida vegetal resultaban aún menos evidentes. Pero dejando de lado este debate, lo interesante desde el punto de vista de la comprensión de la dinámica de los ecosistemas dominados por gramíneas perennes, es que una vez que han evolucionado bajo determinadas condiciones ambientales, se han adaptado a las mismas e instalado en una área geográfica dada excluyendo cualquier otro bioma y pueden mantenerse indefinidamente mientras no cambien por supuesto esas condiciones externas.

El caso de las estepas es bastante diferente, ya que las mismas representan el bioma en equilibrio con condicionantes externos mucho más severos que los de la sabana o la pradera, derivados fundamentalmente de una larga y acentuada estación fría y seca que impone limitaciones drásticas a la actividad biológica. Las estepas aparecen en latitudes más altas y bajo condiciones de climas continentales más extremos, como en Canadá o la Patagonia, así como en las cimas de los Andes centrales semiáridos desde Perú hasta Argentina, formando parte del mundo apasionante de la puna. Resulta interesante comprobar cómo también bajo estas condiciones de sequía y frío prolongados, han sido las gramíneas perennes las que han tenido más éxito ecológico para conquistar totalmente estos espacios.

Si comparamos el funcionamiento estacional de las estepas con el de los otros dos biomas, resalta como diferencia esencial que la pradera es un sistema levemente estacional, en que la ausencia de factores limitantes decisivos a lo largo de todo el año determina

un funcionamiento continuo y sostenido de sus especies; en tanto la sabana tropical es estacional, con dos épocas bien contrastantes, pero que a pesar de las severas imposiciones del ambiente, el funcionamiento del sistema como un todo se resiente pero no se detiene. La estepa, por el contrario, pasa por un período obligado de reposo casi total, como si fuera imposible enfrentar simultáneamente sequía y frío, continuando la actividad normal de los organismos.

Las estepas presentan asimismo ciertas semejanzas estructurales con los páramos andinos, otro bioma peculiar al que los árboles, en el sentido tradicional del término, no han podido conquistar. Los páramos de las altas montañas andinas en Colombia, Venezuela y Ecuador, son sistemas muy variados y con gran riqueza de especies, de formas y de mecanismos adaptativos. En ellos, las gramíneas perennes, emparentadas florísticamente con las especies de las estepas australes y boreales, son una entre las muchas formas características de su vegetación, conjuntamente con hierbas, arbustos, musgos, líquenes y sobre todo con esas formas tan sorprendentes y únicas que constituyen las rosetas gigantes de los frailejones del género *Espeletia*. Pero resulta interesante sin embargo comparar dos biomas sometidos a condiciones externas tan absolutamente diferentes como las sabanas de las tierras bajas y los

páramos altimontanos para dilucidar qué es lo que realmente tienen en común. La respuesta en última instancia es simple: ambos representan ecosistemas del trópico sometidos a presiones ambientales fuertes que excluyen o limitan a ciertas formas dominantes bajo otras condiciones, en este caso a los árboles.

En las sabanas los árboles, cuando existen, no alcanzan nunca a formar un dosel que excluya la competencia de los pastos, y esto ocurre por una compleja constelación de factores ambientales y bióticos que favorecen a las gramíneas y a otras formas herbáceas. En el páramo, la limitante esencial es el frío, combinado a veces con cierta sequía estacional. Pero el frío del páramo es un frío tropical, es decir, es el frío de cada noche seguido del calor diurno y así durante todo el año; muy diferente a las bajas temperaturas concentradas en el largo invierno de las estepas. El trópico frío de altura encuentra al páramo como su respuesta ecosistémica, y en este rico bioma su flora y su fauna se han adaptado rápidamente a condiciones muy peculiares bajo las cuales especies tropicales de baja altitud son incapaces de persistir.

Pajonal de páramo en el volcán Chimborazo, Ecuador, con dominio de macollas de *Calamagrostis* spp.



Uno de los aspectos más sorprendentes de las sabanas tropicales es la forma como estos ecosistemas toleran las quemaduras recurrentes. Para todo observador que haya contemplado alguna vez una sabana barrida por las llamas y visto el panorama desolado que presenta inmediatamente después de una quema, le resulta difícil imaginarse que sus poblaciones: plantas, animales, microorganismos, puedan sobrevivir a un efecto destructivo tan súbito y brutal. Sin embargo, en sólo algunos días, las hierbas comienzan a brotar, los árboles a formar un nuevo follaje, miríadas de insectos se activan y pululan entre las hierbas, de manera que al cabo de unas pocas semanas la sabana en su conjunto ha adquirido brillantes tonalidades verdes, la cubierta vegetal se ha recuperado y todo el ecosistema retoma la actividad que lo caracteriza en sus momentos de mayor apogeo.

No es la sabana tropical el único ecosistema que tolera la acción destructiva de incendios frecuentes, otras formaciones vegetales, entre las que se destacan los bosques y matorrales en los climas mediterráneos, las praderas y estepas y buena parte de los bosques de coníferas, también sobreviven a quemaduras periódicas; sin embargo, la sabana tropical es sin duda el ecosistema capaz de convivir con quemaduras más frecuentes, cada pocos años, cada año, o aun y excepcionalmente dos quemaduras al año. Esta capacidad de sobrevivir a los incendios o piroresistencia ha conducido incluso, como ya hemos mencionado, a considerar el ecosistema como pirógeno, es decir, como una formación secundaria inducida por la acción del fuego sobre otros tipos de vegetación y que se mantiene estabilizada como tal por las quemaduras frecuentes, lo que en términos ecológicos se denomina piroclímax, es decir, un sistema en equilibrio estable mientras se mantengan las quemaduras recurrentes. Todo esto ya lo hemos discutido, llegando a la conclusión que en efecto el fuego es uno de los varios factores externos responsables de la ocurrencia de sabanas en los trópicos.

Resulta sumamente instructivo analizar cómo la evolución de las especies, bajo la presión selectiva de incendios recurrentes, ha conducido a una variedad de

respuestas de valor adaptativo que les ha permitido a las especies de la sabana resistir las quemaduras desplazando del ecosistema a cualquier componente que no esté adaptado a las mismas. Es más, como veremos en seguida, esta adaptación al fuego se ha transformado en algunos casos en una verdadera dependencia, de manera que la especie es incapaz de mantenerse sin fuego.

Un conjunto de rasgos morfológicos confieren resistencia a las quemaduras. Podemos mencionar en particular el hecho de colocar las yemas de renovación en sitios bien protegidos del alcance de las llamas. Esto puede lograrse envolviendo estas estructuras que aseguran el crecimiento de la planta y la renovación del follaje, entre envolturas superpuestas que las aíslan del efecto destructivo de las altas temperaturas. Este es el caso de muchas gramíneas en las que las yemas quedan encerradas dentro del manto protector de las viejas vainas foliares. Pero una protección aún más eficiente se logra si los órganos de renovación, de cualquier tipo que sean: yemas, semillas, estructuras de reproducción vegetativa, se disponen en el lugar más protegido de la acción del fuego. Este sitio de máxima seguridad es sin duda la profundidad del suelo, y efectivamente un gran número de especies de las sabanas son capaces de rebrotar inmediatamente después de una quema gracias al desarrollo de yemas adventicias situadas en órganos o estructuras subterráneas.

Un órgano que esté situado por debajo de unos pocos centímetros de la superficie del terreno tiene su sobrevivencia asegurada frente al paso rápido de las llamas, que apenas llegan a calentar el suelo más superficial. De esta manera, semillas o yemas, huevos o larvas de animales, o esporas de microorganismos, atraviesan sin dificultad el paso del fuego. A este respecto es interesante señalar que la sabana es así mismo uno de los biomas que demuestran una mayor tendencia hacia la subterranización de su biomasa, es decir, en las condiciones que enfrenta la sabana tiene un premio en términos de sobrevivencia de una especie el disponer la mayor parte posible de sus estructuras por debajo del nivel del suelo.



Resultados de una quema reciente en sabana de llanura aluvial durante temporada lluviosa. La extensión de los incendios es controlada por la cantidad de materia vegetal seca que exista localmente, por lo cual durante las temporadas de sequía un incendio puede llegar a abarcar centenares de hectáreas.

Otras adaptaciones morfológicas para evitar las altas temperaturas letales son el desarrollo de gruesas cortezas en los árboles, que constituyen un aislante térmico sorprendente que asegura la persistencia de los delicados tejidos de recambio, el *cambium*, situado sólo a escasos centímetros por debajo de la corteza. Del mismo modo toda estructura que facilite el enterramiento natural de las semillas que caen al suelo tiene indudable ventaja para su supervivencia. Así muchas gramíneas que dispersan sus semillas antes de las quemadas presentan aristas que contribuyen a hundir la semilla bajo algunos milímetros de suelo, suficientes sin embargo para impedir el choque térmico.

Pero seguramente, por notables que sean, no son las adaptaciones morfológicas los rasgos más sorprendentes



que han desarrollado las especies de las sabanas para enfrentar o para evitar los daños que pudiera provocarles el fuego. Los mecanismos funcionales evidencian una adaptación mucho más espectacular. En primer lugar, la sincronización de períodos de actividad o de reposo con las épocas en que las probabilidades de ocurrencia de incendios naturales son mínimas o máximas respectivamente. Como la época de mayor probabilidad de ocurrencia de incendios naturales es entre mediados y finales de la estación seca, cuando se ha acumulado más combustible fácilmente inflamable en forma de hojas y restos secos sobre el suelo, toda actividad que se haga durante la época de lluvias tiene muy alta probabilidad de evadir el fuego, y por el contrario si una actividad tiene lugar en la época de mayor riesgo, sufrirá más frecuentemente la acción del fuego.

A este respecto es muy ilustrativa la sincronización precisa de las actividades reproductivas, que siempre en las plantas llevan cierto tiempo desde la floración hasta la dispersión de las semillas, así como una considerable inversión de energía que de ninguna manera puede ser desaprovechada sin sufrir de inmediato efectos negativos sobre la población. La fenología de una especie, es decir, el cronograma anual de sus actividades, siempre está bien sincronizada con eventos externos favorables o desfavorables, lo que aparece muy claramente en las plantas de las sabanas. Con respecto al fuego hay dos estrategias básicas tendientes a minimizar su efecto deletéreo sobre una población. La primera sería germinar inmediatamente después del fuego de manera de tener disponible el mayor tiempo de crecimiento antes del siguiente incendio. Para poder germinar después del fuego, la semilla debe estar convenientemente protegida dentro del suelo, o en algún otro microhábitat fuera del alcance de las llamas, lo que implica que la especie cumplió previamente todos sus eventos reproductivos conducentes a la formación y la dispersión de sus semillas.

Detalle de la corteza de un chaparro, *Curatella americana*, en la cual se observan trazas de quema. El engrosamiento de la corteza es una adaptación preventiva contra los efectos del fuego que se evidencia en diversas especies de árboles de las sabanas.

Como una planta no podría florecer bajo condiciones de fuerte estrés hídrico, esto conduce a que las hierbas de la sabana sólo puedan florecer durante la estación de lluvias, para dispersar luego sus semillas al suelo, donde tienen que permanecer muchos meses, lo que implica por supuesto un alto riesgo de depredación por insectos, hongos u otros patógenos o granívoros. Una segunda alternativa para sincronizar la reproducción de manera de evitar el fuego es precisamente que sea el mismo incendio el factor disparador de la floración. Si la quema es capaz de alguna manera de inducir la floración, y además todo el proceso de maduración y dispersión de las semillas se puede hacer en el tiempo más breve posible, las probabilidades de sobrevivencia de las plántulas también aumentan. Esta alternativa aparece efectivamente en la sabana: muchas especies sincronizan su reproducción con el paso del fuego, logrando luego madurar en un corto tiempo muchas semillas de pequeño tamaño que pueden germinar inmediatamente, encontrando de este modo condiciones favorables para la germinación y el establecimiento de las plántulas durante toda la estación de lluvias.

Especies muy frecuentes en nuestras sabanas como la gramínea *Elyonurus adustus* o la Ciperácea, *Bulbostylis paradoxa* muestran este paradójico comportamiento frente a las quemadas, floreciendo pocos días después de las mismas.

Pero quizás lo más sorprendente es que esta sincronización se ha transformado para muchas especies en estricta dependencia: son incapaces de reproducirse si no son quemadas. Vemos así cómo el accionar de la evolución puede transformar un severo y mortífero filtro ambiental: el fuego, en un factor absolutamente necesario para la sobrevivencia de una especie. Casos parecidos se encuentran en arbustos y árboles que para poder completar su ciclo reproductivo el fuego debe provocar la apertura de sus frutos indehiscentes, asegurando de este modo la propagación y la germinación de las semillas.

Incendio provocado en la sabana durante la temporada seca. La magnitud de las llamas, favorecida por el viento, puede llegar a permitir que el incendio afecte considerablemente los márgenes de las selvas de galería. Quemadas reiteradas conducen incluso a la supresión progresiva de aquéllas.



ADAPTACIONES A LA SEQUÍA, EL EXCESO DE AGUA Y LA POBREZA EN NUTRIENTES

Todas las especies de las sabanas, además de estar adaptadas a las quemas recurrentes, deben ser capaces de enfrentar de alguna manera el estrés hídrico ocasionado por un largo período con poca agua disponible en el suelo. En el reino vegetal han evolucionado tres estrategias básicas para enfrentar problemas de sequía, que son evitarla, evadirla o resistirla. Evitan la sequía aquellas plantas que entran en fases de latencia durante la misma y cumplen sus actividades cuando hay suficiente humedad en el suelo. El caso típico de mecanismos para evitar la sequía es el de los árboles que pierden sus hojas durante la estación seca reduciendo así casi totalmente sus necesidades de agua, o el de las plantas anuales que pasan la sequía reducidas a sus órganos más indiferentes a su acción: las semillas. Ambas formas de evitar la sequía, árboles que pierden sus hojas y especies anuales, existen en la flora de las sabanas pero ninguna de ellas es muy frecuente. Una estrategia que se aproxima a la de evitar la sequía es la de la mayoría de las gramíneas perennes cuyo follaje se seca casi totalmente en el verano pero manteniendo, sin embargo, una pequeña proporción de follaje verde que les permite seguir fotosintetizando si bien les exige extraer agua del suelo.

La estrategia de evasión, combinada en parte con la de resistencia, es característica de los árboles siempreverdes de la sabana, que gracias al desarrollo de un sistema radical muy extensivo y profundo, pueden utilizar durante la estación seca las reservas de agua que se acumulan durante la estación de lluvias en los horizontes más profundos del suelo. Sin embargo, estas especies también resisten la sequía recurriendo a mecanismos fisiológicos que reducen las pérdidas de agua, como cerrar los estomas durante las horas del mediodía cuando la demanda evaporativa de la atmósfera es mayor.

Las gramíneas y otras hierbas perennes, que sólo disponen de raíces en los niveles superiores del suelo que se secan casi totalmente durante la estación sin lluvias, no pueden ni evitar ni evadir la sequía, de modo que sólo les queda enfrentarla. Los mecanismos para resistir el déficit hídrico son de índole fisiológica y su comprensión requiere conocer los diferentes procesos responsables de la economía del agua en una planta, pero

en términos simples se reducen a minimizar las pérdidas de agua y a tratar de mantenerse activas aún con muy poca agua disponible. Para reducir las pérdidas de agua cierran sus estomas o limitan su transpiración de diferentes maneras; en tanto que para poder sobrevivir en suelos casi sin agua desarrollan la capacidad de extraer la poca agua existente en el suelo y de funcionar bajo fuertes potenciales hídricos en los que otras especies se marchitarían irreversiblemente.

En las sabanas hiperestacionales, las especies además de la sequía deben superar un cierto tiempo con exceso de agua en el suelo, mientras que en las sabanas semiestacionales el único estrés es precisamente el de un exceso prolongado de agua. Resulta aparentemente paradójico que muchas especies que crecen en suelos anegados muestran los mismos síntomas que las que sufren de deficiencia de agua. Esto se explica porque cuando el suelo está saturado de agua no tiene aire en sus poros, de manera que las raíces no pueden cumplir su función de absorber agua por falta precisamente de

Ceiba o majagua, *Pseudobombax septenatum*, durante la temporada seca, completamente defoliada y con algunos frutos que aún no se han abierto. Al comenzar la temporada seca, como muchas otras especies caducifolias, pierden el follaje e inician la floración de manera que, hacia el comienzo de la primera temporada lluviosa o "primavera", los frutos han madurado e inclusive las semillas pueden haberse dispersado, favoreciendo la propagación de estas especies.



oxígeno. La adaptación más común en las plantas a esta deficiencia de oxígeno en el suelo es desarrollar tejidos muy esponjosos en sus raíces, con muchos espacios llenos de aire, que se comportan como reservorios de oxígeno permitiendo así un metabolismo normal de la raíz y por ende la absorción de agua. Este es el caso de la mayor parte de las especies de las sabanas inundables que presentan raíces con un gran desarrollo de este aerénquima o tejido conductor de aire desde las hojas hasta las raíces.

Finalmente, las especies de las sabanas también deben adaptarse a suelos extremadamente pobres en nutrientes minerales esenciales. Varios son los mecanismos que les permiten hacerlo. El primero es realmente adaptarse a vivir con un mínimo de nutrientes. En efecto, la gran mayoría de las especies de la sabana tropical muestran en sus estructuras una concentración de elementos esenciales: nitrógeno, fósforo, potasio, etc., anormalmente baja en comparación con las de especies en otros ecosistemas sobre suelos más fértiles. Por supuesto disponer de pocos nutrientes tiene sus desventajas, ya

Detalle de la corteza de majagua *Pseudobombax septenautum*. Esta corteza tiene una coloración más o menos verde debido a la presencia de clorofila, lo cual permite realizar fotosíntesis inclusive durante el período de defoliación. Además, el considerable grosor de la corteza representa una protección contra los incendios.



que entre otras consecuencias su asimilación de carbono será menor o más lenta y por lo tanto la acumulación de biomasa o producción será baja. Pero en todo esto hay un compromiso entre, por ejemplo, economizar nutrientes y producir poco y el poder sobrevivir de esta manera en un medio oligotrófico donde especies más productivas no podrían hacerlo.

Otras varias alternativas para economizar nutrientes se han encontrado en especies de la sabana, quizás una de las más interesantes sea la de reutilizar durante largo tiempo los elementos minerales que han sido absorbidos. Estas plantas se comportan como verdaderas trampas de nutrientes, ya que una vez que un elemento entra en la planta, el mismo es utilizado una y otra vez durante muchos ciclos de crecimiento consecutivos. Para lograr esto, el elemento limitante por su escasez en el suelo, por ejemplo nitrógeno o fósforo, es conducido primero a las hojas, donde cumple funciones imprescindibles en la síntesis de los compuestos orgánicos necesarios para la vida del organismo.

Pero cuando las hojas envejecen y antes de que se sequen totalmente y se desprendan, los nutrientes son conducidos hacia otros órganos permanentes, por ejemplo, rizomas en pastos y hierbas, o troncos y ramas en los árboles y arbustos, para volver a ser utilizados en la siguiente fase de activo crecimiento. Esta recuperación de los nutrientes foliares hace que la especie pueda vivir en suelos muy pobres manteniendo un capital interno de elementos que son reutilizados cada vez que se requieren. Por supuesto que este reciclado interno no llega nunca a ser total, de manera que siempre se necesita la absorción de nuevas cantidades a partir de los elementos disueltos en el agua del suelo, pero de todas maneras es un mecanismo que permite sobrevivir en medios de pobreza extrema.

Vemos así cómo la vida en su devenir evolutivo ha permitido a toda una flora y una fauna ocupar y mantener un ambiente que a primera vista pudiera ser considerado como totalmente inadecuado para ella, superando mediante formas y mecanismos sumamente originales los obstáculos aparentemente insalvables provenientes de la sequía, las inundaciones, el fuego y la carencia de nutrientes.

