

Citar como:

Sarmiento, G. 1996. Aspectos de la biodiversidad en las sabanas tropicales de Venezuela. En: Sarmiento, G., Cabid, M. (Eds). Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en América Latina, CYTED-CIELAT, Mérida, pp. 299-318.

ASPECTOS DE LA BIODIVERSIDAD EN LAS SABANAS TROPICALES DE VENEZUELA

GUILLERMO SARMIENTO

**CENTRO DE INVESTIGACIONES ECOLÓGICAS DE LOS ANDES TROPICALES
(CIELAT)
UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
MÉRIDA, VENEZUELA**

LAS ESCALAS DE LA BIODIVERSIDAD

Comentaremos en las páginas siguientes algunos resultados obtenidos en el CIELAT sobre la biodiversidad en sabanas y pastizales, y sobre las interrelaciones entre la estructura y la dinámica de estos ecosistemas con varios tipos de biodiversidades en diferentes escalas de análisis. Comenzaremos refiriéndonos a la diversidad de ecosistemas que aparece normalmente en la mayor parte de los paisajes de sabanas tropicales sudamericanas. Continuaremos con algunos resultados sobre biodiversidades al nivel de las comunidades y de los ecosistemas, considerando no solamente la biodiversidad específica sino también el conjunto de biodiversidades relacionadas con formas de vida, comportamientos fenológicos, estrategias adaptativas y patrones de funcionamiento de las poblaciones y las especies.

Analizaremos asimismo algunas relaciones entre estas biodiversidades y la estructura, el funcionamiento y la dinámica de los eco-

sistemas sabánicos, comparándolos con las respuestas de ciertos agroecosistemas pastorales y agrícolas, que cada vez más frecuentemente están reemplazando a las sabanas originales. Por último, dedicaremos algunos comentarios al difícil problema de establecer relaciones causales entre las distintas biodiversidades y los procesos funcionales de las sabanas.

LA ALTERNATIVA SABANA/BOSQUE

En los extensos llanos colombo-venezolanos predominan diferentes tipos de sabanas. Es normal, sin embargo, que coexistan varias formaciones vegetales, incluidas formaciones forestales, en las diferentes regiones ecológicas en que han sido divididas estas dilatadas planicies (Sarmiento 1983). Estos ecosistemas constituyen mosaicos de vegetación en diferentes escalas espaciales y según variados patrones estructurales, que a su vez traducen el distinto accionar de factores ambientales y de modalidades de uso de la tierra. Para simplificar en lo posible la discusión, vamos a considerar únicamente dos tipos contrastantes de selvas y tres tipos de sabanas. En las selvas agruparemos el conjunto de formaciones siempreverdes, o predominantemente siempreverdes, separándolas de las selvas decíduas dominadas por árboles caducifolios. En las sabanas distinguiremos los sistemas estacionales, que nunca presentan exceso de agua en el suelo, de los hiperestacionales y semiestacionales, donde el exceso de agua se constituye en factor operativo esencial (Sarmiento y Monasterio 1975, Sarmiento 1984, 1990).

Las dos preguntas claves que podemos plantear con respecto a estos mosaicos de ecosistemas son, en primer lugar ¿Qué factores determinan la existencia alternativa de selvas o de sabanas? En segundo término ¿Cuáles son las causas determinantes de la coexistencia de diferentes tipos de sabanas bajo el mismo clima?

Si nos referimos a una región plana como los llanos, con un clima relativamente uniforme sobre grandes extensiones, es obvio que los factores ambientales relevantes en la ocurrencia de uno u otro ecosistema deben estar ligados a variaciones topográficas o edáficas, a las que se añaden generalmente los factores derivados de la utilización social del suelo. También es posible que alguno de estos ecosistemas no esté en equilibrio con las condiciones actuales del medio, sino que por el

contrario represente formaciones relictuales desarrolladas bajo climas del pasado reciente y actualmente en vías de ser reemplazadas por el ecosistema correspondiente al clima actual.

Para separar conceptualmente el rol de agentes topo-edáficos de los relacionados con el manejo de los recursos naturales, consideraremos en primer lugar los ecosistemas primarios, es decir aquellos que mantienen una estabilidad en el largo plazo. Se ha postulado que las sabanas tropicales americanas responden fundamentalmente a dos ejes de variación ambiental, uno relacionado con el agua disponible, el otro con los nutrientes, a cuya acción debe agregarse como factor natural modificador la ocurrencia frecuente de incendios (Goldstein & Sarmiento 1987, Frost & Robertson 1987, Medina & Silva 1990).

Bajo climas fuertemente estacionales como los que nos ocupan, con un período seco de hasta 6 meses consecutivos, la alternativa selva / sabana reflejará en primer lugar diferencias en las respectivas condiciones hídricas (Sarmiento 1992). Debería esperarse que las selvas sólo pudiesen mantenerse en situaciones de estrés hídrico menos intenso y prolongado que los que toleran las sabanas, mientras que estas últimas serían capaces de sobrellevar las agudas restricciones de agua disponible prevalecientes durante la larga estación sin lluvias. La existencia de selvas en galería a lo largo de los ríos y cursos de agua refuerza esta interpretación de que el bosque puede instalarse únicamente donde existen condiciones más favorables y persistentes de agua disponible en el suelo.

Cuando se gráfica la distribución de los ecosistemas en el trópico americano de baja altitud, tomando como ejes la precipitación y la temperatura media anual (Fig. 16.1) una primera comprobación que surge es que las selvas siempreverdes predominan bajo climas más lluviosos, en tanto que las selvas decíduas y las sabanas se concentran en aquellas regiones con menores precipitaciones. Existe sin embargo una amplia franja de superposición climática entre sabanas y selvas siempreverdes, así como una superposición casi total entre sabanas y selvas decíduas. Si cambiamos ahora de ejes tomando la precipitación y el número de meses secos (en estas latitudes y elevaciones serían los que tienen menos de 50 mm de lluvias), vemos que las

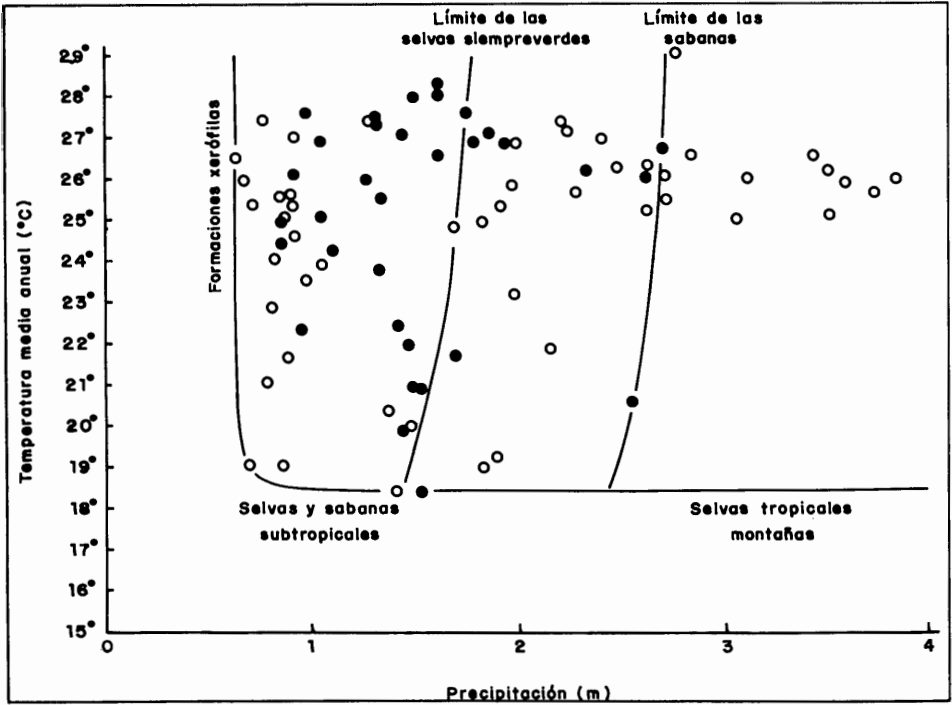


Figura 16. 1. Distribución de sitios del trópico americano con selvas (°) y con sabanas (●), en el plano climático representado por los ejes precipitación anual y temperatura media anual.

sabanas y las selvas decíduas ocupan prácticamente las mismas zonas de este plano climático, en tanto que las selvas siempreverdes se vuelven predominantes en los entornos de mayor precipitación y menor número de meses secos (Fig 16. 2).

Cuando el número de meses secos es superior a tres, la estrategia de los árboles siempreverdes mesófilos comienza rápidamente a ceder su lugar a las especies caducifolias por sequía, es decir la selva siempreverde es desplazada por la semidecídua primero y luego por la decídua en la que la mayoría de los árboles pierden sus hojas durante una parte o incluso durante toda la estación seca. En el norte de Sudamérica el umbral de sequía que limita las formaciones predominantemente siempreverdes de las decíduas se encuentra alrededor de los 1200 a 1400 mm anuales de precipitación y de 3 a 4 meses secos consecutivos.

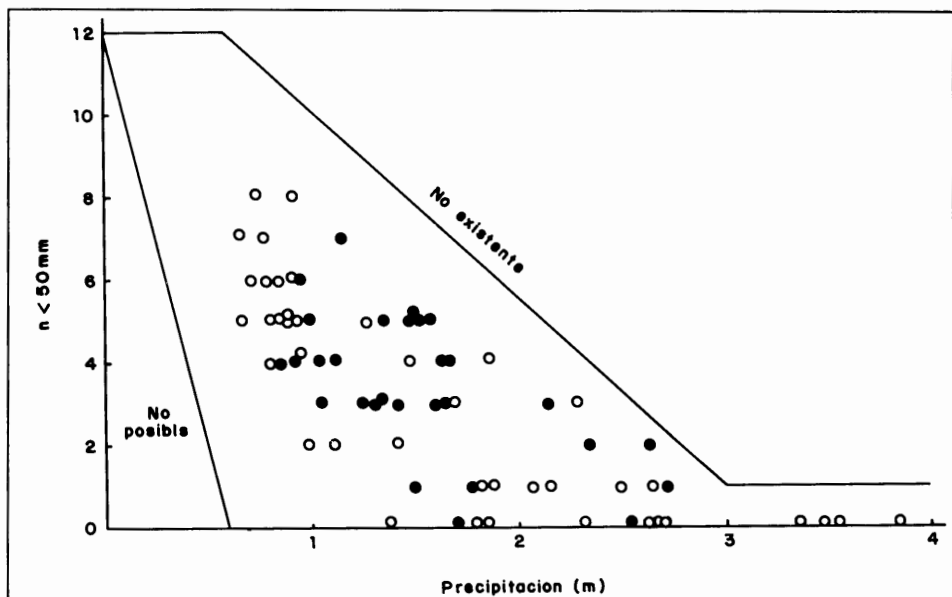


Figura 16. 2. Distribución de sitios del trópico americano con selvas (°) y con sabanas (●), en el plano climático representado por los ejes precipitación anual y número de meses secos (pp < 50 mm).

Recurriendo entonces al factor hídrico podemos separar bastante claramente selvas siempreverdes o subsiempreverdes de bosques deciduos y sabanas. Para tratar de encontrar diferencias de hábitat entre estos dos últimos tipos de ecosistemas deberemos recurrir a un segundo grupo importante de factores del hábitat que podríamos definir *grosso modo* como el factor fertilidad o *status* nutritivo del suelo (Sarmiento 1990, 1992). La fertilidad puede medirse mediante varias variables diferentes, hemos utilizado en este caso la suma de bases cambiables en el horizonte superior del suelo como un índice de fertilidad y graficado la distribución de los ecosistemas primarios en el plano determinado por ese eje y por el número de meses con posible déficit de agua, es decir con potenciales hídricos en la parte superior del perfil edáfico por debajo del punto de marchitamiento permanente (1.5 MPa) (Fig 16.3). En este plano se separan más nítidamente las áreas ocupadas por cada uno de los tres tipos de ecosistemas, con las selvas siempreverdes distribuidas en los sitios más lluviosos, independientemente de la fertilidad del suelo; las selvas deciduas en sitios más secos pero relativamente fértiles; en tanto que las sabanas ocupan

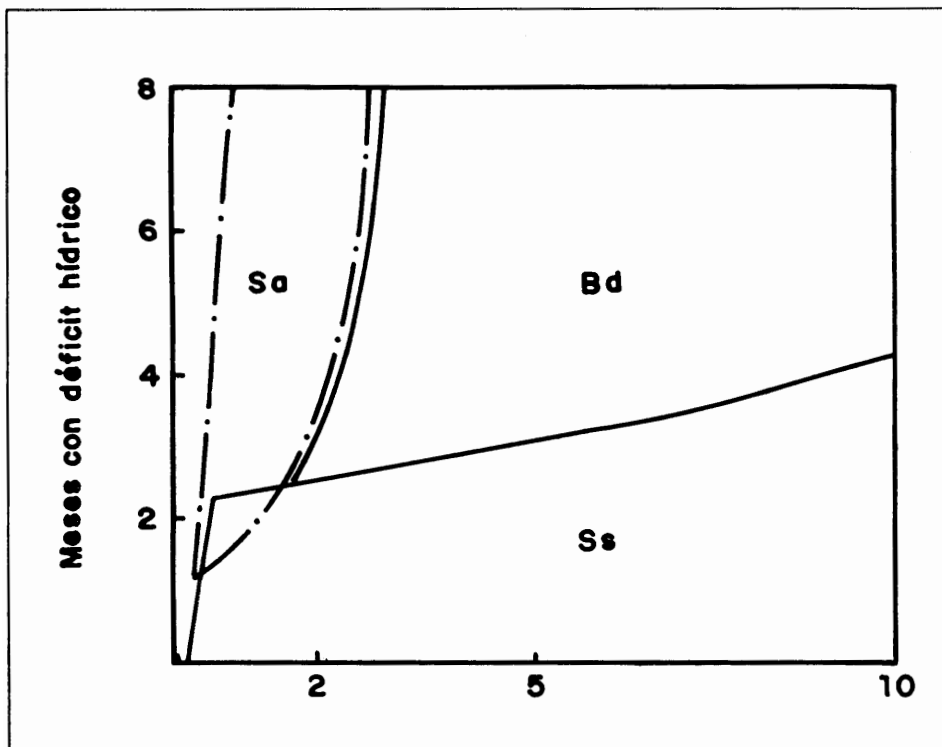


Figura 16. 3. Límites ecológicos de diferentes ecosistemas en el trópico de baja altitud en el plano determinado por los ejes Σ de bases y número de meses con déficit de agua. SS = Selvas siempreverdes; SD = Selvas deciduas; sE = Sabanas estacionales.

también como los bosques caducifolios sitios muy estacionales, pero quedan restringidas a los suelos de menor fertilidad. Es decir tanto los bosques decíduos tropicales como las sabanas pueden prosperar bajo climas fuertemente estacionales con una dilatada estación seca de hasta seis o siete meses consecutivos, pero el establecimiento del bosque decídúo depende de una mayor disponibilidad de nutrientes. La estrategia de las especies de árboles dominantes en este bosque es desprenderse totalmente del follaje, entrando en un período prolongado de reposo, lo que resuelve sus problemas de balance hídrico. Pero necesitan a su vez una alta disponibilidad de nutrientes para poder reconstituir rápidamente su follaje cuando retornan las condiciones hídricas favorables. Las especies dominantes en la sabana: árboles siempreverdes y pastos perennes, no tienen período de reposo sino

adaptaciones de tipo resistencia a la sequía más que de evasión a la misma (Goldstein & Sarmiento 1987), sobreviviendo bajo fuertes tensiones hídricas pero al mismo tiempo requieren menor disponibilidad de nutrientes para edificar aparatos asimilatorios de funcionamiento más lento aunque más constante a lo largo de todo el año.

En cuanto a la posible dinámica de ambos tipos de ecosistemas en la integración de los diferentes paisajes, resulta de interés constatar que en condiciones naturales sin intervención humana, pareciera ser la selva siempreverde el sistema que está avanzando sobre las sabanas estacionales como resultado de un rejuvenecimiento paulatino del paisaje que mejora las condiciones hídricas y nutricionales de los suelos (Sarmiento y Monasterio 1975).

LA DIVERSIDAD DE SABANAS EN LOS PAISAJES DE LAS TIERRAS BAJAS TROPICALES

Si pasamos a considerar la segunda pregunta planteada inicialmente, sobre los factores discriminantes en la distribución de los principales tipos ecológicos de sabanas, vemos cómo nuevamente el factor hídrico, desglosado ahora en períodos con déficit o con exceso de agua, separa los tres tipos de sabanas: estacionales, hiperestacionales y semiestacionales (Fig 16.4). Las sabanas estacionales ocupan sitios con fuerte y prolongado déficit hídrico pero sin exceso de agua en ningún momento del año; las hiperestacionales aparecen cuando ambos tipos de estrés hídrico se alternan durante el año; en tanto que las sabanas semiestacionales caracterizan hábitats con prolongado exceso de agua pero con poco o ningún déficit (Sarmiento 1984, 1990, 1992).

La intervención humana ha modificado, a menudo radicalmente, la distribución de los ecosistemas primarios, restringiendo por norma general las superficies bajo selva y expandiendo los pastizales secundarios y quizás las sabanas. El juego de factores que actualmente regulan la distribución de los ecosistemas originales y de los producidos por la acción humana en el trópico sudamericano reflejan entonces equilibrios y desequilibrios resultantes de diferentes tipos de uso del suelo superpuestos a las diferencias ecológicas primarias en las condicionantes ambientales (Fig 16.5).

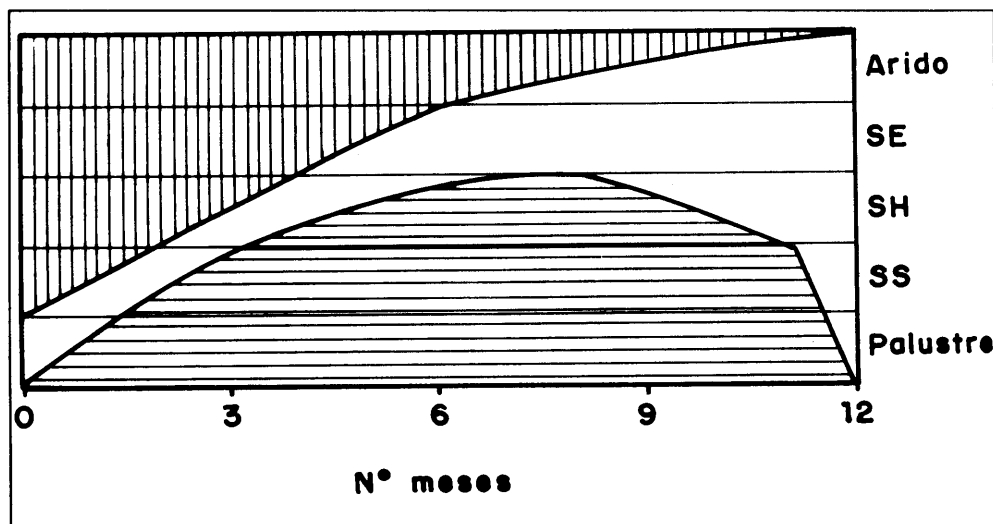


Figura 16. 4. Límites ecológicos entre sabanas estacionales (sE), hiperestacionales (SH) y semiestacionales (SS), según el número de meses con déficit o con exceso de agua en el suelo. El rayado horizontal indica acceso de agua, el rayado vertical déficit, la zona en blanco indica agua de la capacidad de campo.

GRUPOS FUNCIONALES Y ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS EN LAS SABANAS

Las sabanas neotropicales son sistemas con una diversidad específica relativamente importante aunque sin alcanzar por supuesto los altos valores de las selvas (Sarmiento 1983, 1996). Lo que resulta igualmente interesante es la alta diversidad en formas de vida (Sarmiento y Monasterio 1983) que traduce un conjunto sumamente variado de adaptaciones morfoestructurales que permiten a las especies sobrepasar los factores restrictivos del ambiente, particularmente la sequía y el fuego.

Por otra parte, uno de las primeras conclusiones que arrojó el análisis del comportamiento de las especies en las sabanas de los llanos y que resultó luego ser una característica muy general en todas las sabanas tropicales, fue la amplia diversidad de estrategias fenológicas

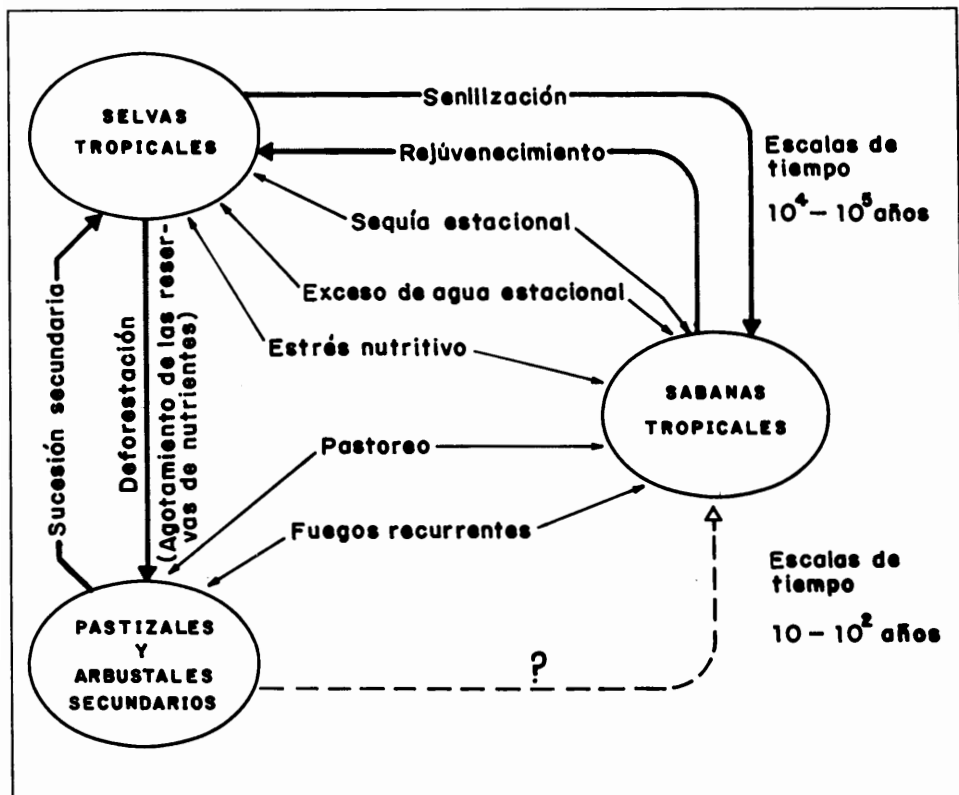


Figura 16. 5. Procesos de transformación entre ecosistemas del trópico de baja altitud.

exhibida por las floras sabánicas (Monasterio & Sarmiento 1976, Sarmiento & Monasterio 1983). Tomando en cuenta las épocas de crecimiento, asimilación, senescencia, mortalidad, reproducción y establecimiento, las posibilidades de expresión fenológica presentes en cada comunidad de sabana resultaron muy variadas a pesar de las severas restricciones impuestas por los condicionantes externos (Fig 16.6). Desde el punto de vista de la fenodinámica anual, la diversidad presente en la flora sabánica es sorprendente para ambientes donde actúan fuerzas limitantes y presiones selectivas tan duras como la sequía, el exceso de agua, las limitaciones nutricionales y las quemadas recurrentes.

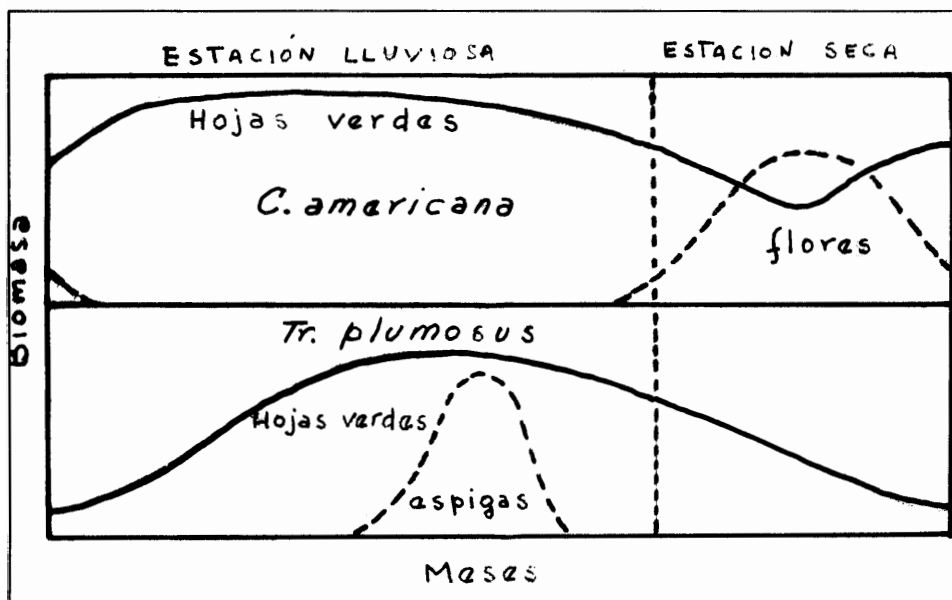


Figura 16. 6. Fenodinámica anual en los dos patrones fenológicos dominantes en las sabanas: leñosas siempreverdes (ejemplificada por *Curatella americana*) y gramíneas perennes (ejemplificada por *Trachypogon plumosus*).

Dentro de esta amplia diversidad de comportamientos, dos grupos de especies se destacan como más exitosos dominando respectivamente el estrato leñoso y el herbáceo de la sabana : los árboles siempreverdes y las gramíneas perennes sin una fase anual de reposo. Las leñosas siempreverdes de la sabana son especies cuya asimilación de carbono ocurre durante todo el año, pero el crecimiento y la renovación del follaje es estacional, coincidente con la época seca, con floración a fines de ese período y senescencia foliar paulatina a partir de finales de la estación húmeda (Fig 16.7). Las gramíneas perennes en cambio, crecen activamente y se reproducen durante toda la estación de lluvias, en tanto que su biomasa verde se reduce a un mínimo durante el período seco (Fig 16.7).

Si se analiza con mayor detalle el comportamiento fenológico de este grupo de gramíneas perennes se encuentra que tanto el crecimiento como la reproducción tienen lugar en diferentes momentos durante la estación húmeda, lo que condujo al reconocimiento de cuatro

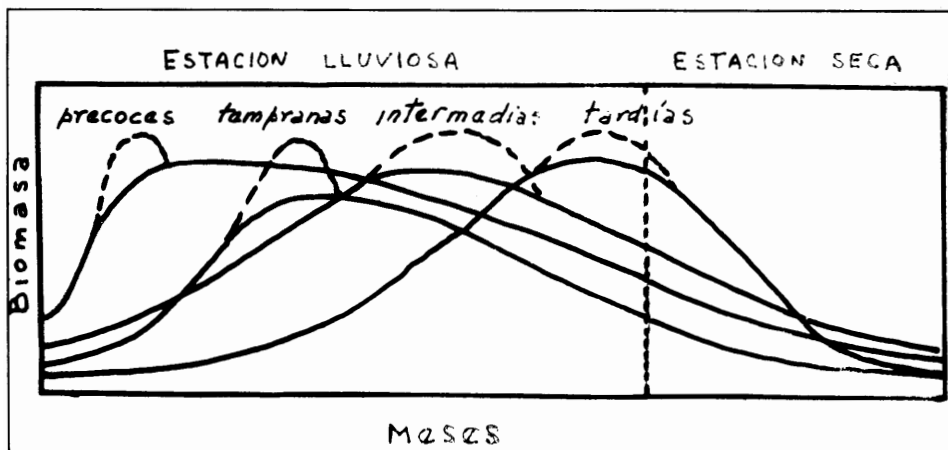


Figura 16. 7. Esquemática de los patrones de crecimiento aéreo y floración en gramíneas de las sabanas tropicales de los llanos venezolanos, con fenodimánicas contrastantes.

grupos fenológicos contrastantes que denominamos de especies precoces, tempranas, intermedias y tardías, según el momento en que se produce el pico de crecimiento vegetativo aéreo y de floración (Sarmiento 1983, 1984) (Fig 16.8). Resultó igualmente interesante comprobar que en la mayor parte de las comunidades de sabanas, el estrato graminoso presentaba una alta diversidad de estrategias fenológicas, la que interpretamos como respondiendo a una repartición temporal de los recursos conducente a minimizar la competencia interespecífica y a optimizar el uso de los recursos escasos: agua y nutrientes. También las leñosas siempreverdes muestran pequeñas diferencias entre especies en cuanto al momento de cambio del follaje y reproducción, aunque este grupo parece ser más homogéneo internamente que el de las gramíneas perennes.

El problema clave continúa siendo el de la competencia entre los dos estrategias estructuradoras del ecosistema sabana: gramíneas perennes y leñosas siempreverdes. Al analizar sus respectivas respuestas y comportamientos frente a los factores ambientales, es posible pensar también en una división del nicho entre ambas formas, en este caso una división tanto espacial como temporal. Del estudio del comportamiento hídrico a lo largo del año en árboles y gramíneas surgió claramente el hecho que, mientras las gramíneas exhibían un comportamiento hídrico fuertemente estacional con mecanismos dife-

renciales entre ambas estaciones climáticas, los árboles eran casi indiferentes a la estacionalidad hídrica en cuanto al comportamiento estomático y a la regulación de la transpiración (Sarmiento et al. 1985, Goldstein et al. 1986, Goldstein & Sarmiento 1987). Es posible entonces sostener que en cuanto al agua disponible en el suelo, los pastos perennes y otras hierbas del estrato herbáceo utilizan preferentemente el recurso disponible en los horizontes superiores del suelo en tanto que los árboles siempreverdes pueden mantener su follaje todo el año al utilizar el agua acumulada en los niveles más profundos (Sarmiento et al 1985, Goldstein & Sarmiento 1987). El fuego en cambio pareciera afectar en forma similar a ambas formas de vida, que escapan a su acción mediante diferentes adaptaciones morfológicas, fenológicas y funcionales (Sarmiento y Monasterio 1983).

ASPECTOS DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS SABANICOS

La estacionalidad de los ecosistemas de sabana se refleja claramente en su comportamiento productivo (San José y Medina 1975, Medina y Sarmiento 1979, Sarmiento y Vera 1979, Sarmiento 1984) (Fig 16.8), con un pico de acumulación de biomasa aérea verde a finales de la estación de lluvias, para luego disminuir esta biomasa verde al irse convirtiendo en necromasa en pie. También parece cumplirse en general la norma de que las sabanas estacionales tienen menor productividad que las hiperestacionales y estas que las semiestacionales. A este respecto parece evidente que el estrés a que están sometidas las sabanas estacionales limita más seriamente la productividad primaria de estas, que ambos estreses que se alternan a lo largo del ciclo anual en las sabanas hiperestacionales, al tiempo que las semiestacionales son las más productivas, sugiriendo que resulta menos traumático para las gramíneas superar el exceso de agua que poder funcionar plenamente durante las épocas de déficit hídrico.

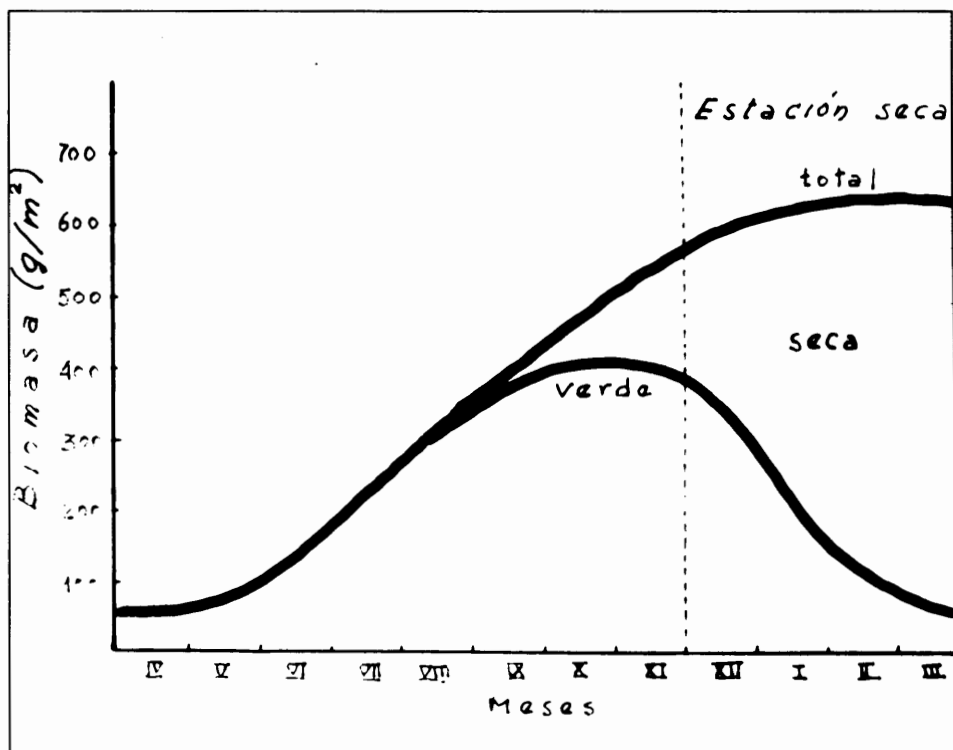


Figura 16. 8. Evolución de la biomasa aérea: verde y seca, en sabanas estacionales de los llanos venezolanos., sometidos a quemadas a finales de la estación seca.

Los procesos de descomposición y mineralización de los detritos vegetales tanto aéreos como subterráneos fueron analizados mediante bolsas de descomposición localizadas sobre el terreno y a 5 cm de profundidad dentro del suelo de una sabana estacional en los llanos occidentales de Venezuela (Maldonado 1991). La descomposición del material vegetal aéreo sobre el suelo es más rápida que la del material de raíces dentro del mismo (Fig 16.9), con una fase rápida que descompone casi el 90 % de la hojarasca en menos de tres meses, y una fase lenta que va mineralizando los materiales orgánicos más recalcitrantes. En el caso de las raíces ambas fases no aparecen tan claramente diferenciadas. Lo que es sin duda importante es el rápido reciclado de los nutrientes acumulados en la biomasa vegetal, sin embargo el principal proceso de mineralización continúa siendo la combustión instantánea de la biomasa aérea producto de los frecuentes incendios, aunque la biomasa subterránea, que en estos ecosistemas representa

frecuentemente más de la mitad de la biomasa total, se descompone lentamente por la acción del sistema biológico de descomposición natural.

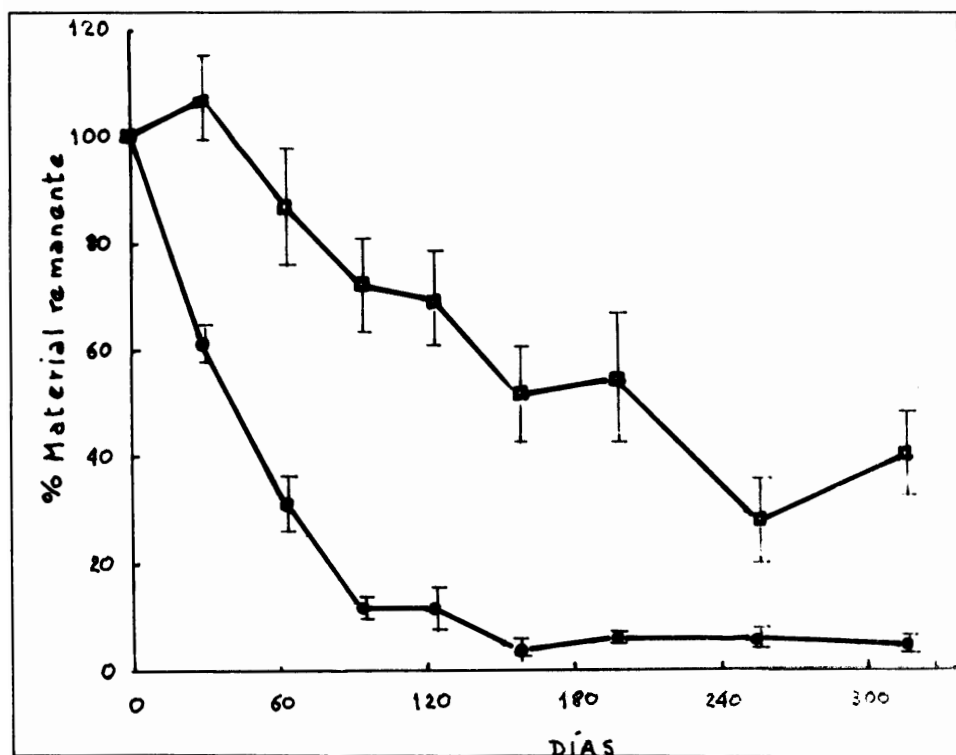


Figura 16. 9. Descomposición de material foliar (●) y radical (■) en una sabana de los llanos venezolanos. Se grafican los porcentajes de material remanente en las bolsas de descomposición, a lo largo del primer año.

La respiración edáfica provee otra indicación de la actividad de las raíces y del conjunto de la biota del suelo. Los valores obtenidos en incubaciones de laboratorio (Castillo 1995) sugieren que la microflora del suelo mineraliza rápidamente el carbono disponible (Tabla 16. 1) con un tiempo de reciclado en el suelo del orden de 10 a 15 años.

La economía de nutrientes es uno de los aspectos claves en los ecosistemas de sabanas, los que como hemos indicado ocupan suelos notablemente pobres (Sarmiento 1984, Medina 1987). Es de esperar que el funcionamiento de los ecosistemas tienda a mantener un balance favorable de los elementos críticos que explique la persistencia

Sabanas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
mgC/Kg suelo.día	5.2	4.6	1.6	14.7	2.5	1.8	5.0	3.5	2.8	3.9
mgC/g C suelo.día	0.5	0.5	0.2	0.2	0.3	0.2	0.4	0.4	0.3	0.4
mgC/g C suelo.año*	107	111	43	38	57	40	74	76	72	76

* 210 días en sabanas estacionales y 250 en hiperestacionales

Tabla 16. 1. Respiración edáfica en incubaciones en laboratorio en una sabana de los llanos venezolanos. Según Castillo 1995.

de las sabanas y de los sistemas de reemplazo en estos suelos. Uno de los aspectos más interesantes referentes al mantenimiento de un balance de nutrientes en el suelo es la gran capacidad de los mismos para retener nutrientes, tanto los liberados durante la descomposición como los agregados al suelo como fertilizantes químicos. En efecto, a pesar de las altas precipitaciones durante la estación de lluvias y a la alta proporción del agua infiltrada que se pierde por drenaje profundo (Acevedo y Sarmiento 1990), ni el nitrógeno ni los principales elementos minerales se exportan del ecosistema por esta vía del drenaje (Hétier et al 1989, Sarmiento y Acevedo 1996) (Tabla 16. 2).

Otro de los aspectos poco conocidos del funcionamiento de las sabanas y los pastizales tropicales es el de sus respuestas, a niveles poblacional y ecosistémico, a la defoliación periódica inducida por herbivoría o pastoreo. Aparentemente los pastos neotropicales han evolucionado sin fuertes presiones de pastoreo por grandes herbívoros, lo que se traduce en la escasa estabilidad de estos sistemas frente a la defoliación periódica o a un pastoreo intensivo y prolongado (Sarmiento 1992). En el caso de gramíneas africanas que invaden sitios perturbados en las sabanas de América tropical, el comportamiento frente a la defoliación o corte parece ser substancialmente diferente del de las gramíneas nativas. En el caso de *Panicum maximum*, una de estas gramíneas africanas ampliamente expandida en el neotrópico, los patrones de crecimiento y la producción primaria frente a diferentes fre-

cuencias de corte (Chacón-Moreno y Sarmiento 1995, Chacón-Moreno et al. 1995) indican que las plantas cortadas, si bien alcanzan menor biomasa y producción que las plantas testigo, muestran en cambio mayores tasas de producción foliar y de producción relativa (Tabla 16. 3) sugiriendo que la defoliación frecuente provoca rápidas respuestas metabólicas que se traducen en altas tasas de asimilación por parte de las hojas jóvenes, es decir un patrón de crecimiento compensatorio descrito en algunas gramíneas de las sabanas africanas (Mc Naughton 1979, 1983).

Días	R mm	D mm	Na	K	Ca mg / m ²	P	N
185	1192	420	827	706	2385	21	150

Tabla 16. 2. Drenaje profundo (D), Precipitación (R) y exportación de nutrientes en una pastura de *Digitaria decumbens* de reemplazo de una sabana estacional en los llanos de Venezuela, durante los 185 días del período de lluvia. Según Hétier et al. 1989, Acevedo y Sarmiento 1990, Sarmiento y Acevedo *en prep.*

Relaciones Biodiversidad / Funcionamiento / Manejo

Uno de los aspectos más controversiales de la diversidad biológica concierne su posible relevancia en el funcionamiento de los ecosistemas. Se ha postulado por una parte que los procesos metabólicos: productividad, ciclado de nutrientes, eficiencia en el uso del agua, y por otro parte los aspectos relacionados con la dinámica temporal: recuperación, elasticidad, resistencia, dependen de la diversidad, con la hipótesis no muy justificada de que una mayor diversidad específica incrementará la performance del ecosistema. No obstante estas relaciones distan mucho de estar claras y aun resulta aventurado hacer generalizaciones en un sentido o en otro (Schulze & Mooney 1993, Solbrig et al. 1996).

	Sin corte	Corte cada 30 días	Corte cada 60 días
Biomasa inicial (g)	121	121	121
Biomasa final (g)	3144	932	990
Producción (g/132 días)	3023	811	869
Producción diaria (g/d)	22.9	6.1	6.3
Producción relativa (mg/g.d)	27.9	67.2	34.0
Producción foliar diaria (g/d)	4.35	6.01	4.0
Producción foliar relativa (mg/g/d)	29.0	74.5	54.1

Tabla 16. 3. Biomasa y productividad área por planta de *Panicum maximum* bajo diferentes frecuencias de corte: sin corte, corte cada 30 días y corte cada 60 días. Obsérvese como el corte, particularmente con una frecuencia de 30 días, incrementa la producción relativa y la producción foliar relativa. Según Chacón-Moreno y Sarmiento 1995.

Para analizar estas relaciones entre biodiversidades y algunos aspectos funcionales de las sabanas, se escogieron 10 ecosistemas diferentes en una misma región de los Llanos Occidentales de Venezuela (Castillo 1995). Las diferencias florísticas y ecológicas entre los mismos derivaban tanto de la fertilidad de los suelos y la disponibilidad de agua a lo largo del año, como de los sistemas de manejo; intensidad del pastoreo, frecuencia de quemas, aplicación de fertilizantes,

reemplazo por cultivo y posterior recuperación, etc. Aunque las distintas comunidades diferían en diversidad específica y funcional, y aunque estas dos diversidades estaban claramente relacionadas entre sí y con las condiciones del hábitat y las formas de utilización de las sabanas, no apareció en cambio ninguna relación evidente entre las biodiversidades (ya sea en términos de riqueza o de equitabilidad) y los principales procesos funcionales relacionados con el ciclado del carbono y del nitrógeno: la respiración edáfica, la mineralización y nitrificación. Resultó evidente que sabanas con bajísima diversidad producto de la dominancia absoluta de una especie, *Hyparrhenia rufa* por ejemplo, presentaban patrones funcionales más eficaces y reciclado más rápido que sabanas mucho más diversas (Tabla 16. 1). Sin embargo el análisis multivariable (PCA) permitió vislumbrar la posible existencia de una relación entre las biodiversidades y los patrones de funcionamiento indicándonos que también en estos ecosistemas las interrelaciones entre estructura y función son más complejas de lo que una simplificación excesiva pudiera sugerir.

BIBLIOGRAFIA

- Acevedo, D. y Sarmiento, G. 1990. Intercepción de la lluvia, escorrentía superficial y drenaje profundo en una pastura tropical y un cultivo de maíz en Barinas, Venezuela. *Ecotrópicos* 3:12-32.
- Castillo, A. 1995. *Funcionamiento y diversidad de ecosistemas de sabanas en los Llanos Occidentales de Venezuela*. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical, CIELAT, ULA, Mérida.
- Chacón-Moreno, E. y Sarmiento, G. 1995. Dinámica del crecimiento y producción primaria de una gramínea tropical, *Panicum maximum* (Tipo común) sometida a diferentes frecuencias de corte. *Turrialba* 45: 8-18.
- Chacón-Moreno, E., Rada, F. y Sarmiento, G. 1995. Intercambio gaseoso, nitrógeno foliar y optimización en el manejo de *Panicum maximum* (tipo común) sometido a diferentes frecuencias de corte. *Turrialba* 45: 19-26.
- Frost, P.G.H., Medina, E., Menaut, J.C., Solbrig, O., Swift, M. and Walker, B.H. 1986. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International, Special Issue* 10.
- Frost, P.G.H. and Robertson, F. 1987. Fire. The ecological effects of fire in savannas. En B.H. Walker (Ed.): *Determinants of Tropical Savannas* 93-140. IRL Press, Oxford.
- Goldstein, G., Sarmiento, G. and Meinzer, F. 1986. Patrones diarios y estacionales en las relaciones hídricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta oecologica, Oecologia Plantarum* 7: 107-119.

- Goldstein, G. and Sarmiento, G. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. En B.H. Walker (Ed.): *Determinants of Tropical Savannas*, 13-38. IRL Press, Oxford.
- Hétier, J.M., Sarmiento, G., Aldana, T., Zuvia, M., Acevedo, D. y Thiery, J.M. 1989. The fate of nitrogen under maize and pasture cultivated on an alfisol in the western Llanos savannas, Venezuela. *Plant and Soil* 114: 295-302.
- Mc Naughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist* 113: 691-703.
- Mc Naughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- Medina, E. 1987. Nutrients. Requirements, conservation and cycles of nutrients in the herbaceous layer. En B.H. Walker (Ed.): *Determinants of Tropical Savannas*, 39-65. IRL Press, Oxford.
- Medina, E. and Sarmiento, G. 1979. Ecophysiological studies in the Trachypogon savanna (central Llanos). En *Tropical Grazing Land Ecosystems*, 612-619. UNESCO, Paris.
- Medina, E. and Silva, J. 1986. Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.
- Monasterio, M. and Sarmiento, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-356.
- Sarmiento, G. 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelan tropical savannas. *Journal of Biogeography* 10: 373-391.
- Sarmiento, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge, Ma.
- Sarmiento, G. 1990. Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur. En G. Sarmiento (Ed.): *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Manejo*, 15-56. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Sarmiento, G. 1992. A conceptual model relating environmental factors and vegetation formations in the lowlands of tropical South America. En P.A. Furley, J. Proctor & J.A. Ratter (Eds.): *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, 583-601. Chapman & Hall, London.
- Sarmiento, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- Sarmiento, G. 1996. En O.T. Solbrig, E. Medina & J. Silva (Eds.): *Biodiversity and Savanna Ecosystem processes. A Global Perspective*. Springer Verlag, Berlin.
- Sarmiento, G. y Acevedo, D. 1991. Dinámica del agua en el suelo, evaporación y transpiración en una pastura y un cultivo de maíz sobre un alfisol en los Llanos Occidentales de Venezuela. *Ecotropicos* 4: 27-42

- Sarmiento, G. and Acevedo, D. 1996. Water budget and leaching losses of a managed grassland in a tropical savanna environment. *En prep.*
- Sarmiento, G., Goldstein, G. and Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews* 60: 315-355.
- Sarmiento, G. and Monasterio, M. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. En F.B. Golley and E. Medina (Eds.) : *Tropical Ecological Systems*, 223-250. Springer Verlag, New York.
- Sarmiento, G. and Monasterio, M. 1983. Life forms and phenology. En F. Bourliere (Ed.) : *Tropical Savannas*, 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Sarmiento, G. y Vera, M. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los llanos de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 136: 5-41.
- Schulze, E.D. and Mooney, H.A. 1993. (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Verlag, Berlin.
- Solbrig, O.T., Medina, E. and Silva, J. (Eds.). 1996. *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective*. Springer Verlag, Berlin.