

UN MODELO DE ESTADOS Y TRANSICIONES DE LA SABANA ESTACIONAL DE LOS LLANOS VENEZOLANOS

A MODEL OF STATES AND TRANSITIONS FOR THE SEASONAL SAVANNA OF THE
VENEZUELAN LLANOS.

Guillermo Sarmiento y Juan F. Silva

*Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT), Facultad de
Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. E-mail: gsarmi@cantv.net*

RESUMEN

Se analiza el efecto de diferentes frecuencias de quemas sobre la sabana estacional mediante un modelo de 4 estados y 12 transiciones. El Estado I, el que ocupa actualmente una mayor extensión, responde a la frecuencia de fuego más alta: $F \approx 1$, el Estado II representa un segundo equilibrio estable con una mayor densidad de leñosas, el que se alcanza con $F = 0,20 - 0,33$. El Estado III, con $F < 0,20$, no está en equilibrio ya que la densidad de leñosas va aumentando continuamente a lo largo de ciclos sucesivos hasta alcanzarse el Estado IV, en el que el ecosistema sabana es reemplazado por una selva esclerófila.

Palabras clave: sabana, modelo, fuego, Llanos, leñosas.

ABSTRACT

By means of a model of 4 states and 12 transitions, we discuss the effects of different fire frequencies on the characteristics and the stability of the seasonal savannas in the Venezuelan Llanos. The State I, the most widespread nowadays, occurs under the highest fire frequency: $F \approx 1$; State II, reached when the fire frequency decreases to $F = 0.33-0.20$, represents another steady state system, with higher density of woody species. If fire frequency is maintained below 0.20, the system will not reach a new equilibrium since the density of woody species increases continuously along the fire cycles, until the point when a closed tree canopy causes the replacement of the original savanna by an sclerophyllous forest.

Key words: savanna, model, fire, llanos, woody species.

INTRODUCCIÓN

La sabana tropical estacional parece ser el ecosistema terrestre que tolera una mayor frecuencia de quemas. En efecto, tanto en las Américas como en Africa o en Australia, estos ecosistemas son quemados con frecuencias apenas menores de un año (Gillison 1983, Gillon 1983,

Solbrig, Medina y Silva 1996), sin que el fuego bajo estas condiciones modifique substancialmente la composición o la estructura de los estratos herbáceo y leñoso. Por el contrario, el sistema permanece en un estado de equilibrio dinámico que unicamente se altera cuando se modifica radicalmente la frecuencia de quemas o sufre alguna intensa perturbación natural o antrópica.

Las quemadas casi anuales son en su mayor parte deliberadas, ya que el fuego es usado como una herramienta de manejo de la vegetación para eliminar la gran acumulación de necromasa aérea que ocurre desde comienzos de la estación seca y promover el rebrote de los vástagos en las gramíneas perennes, de modo de obtener así una

oferta de forraje verde y palatable para el ganado. En los Llanos de Venezuela en particular, las sabanas estacionales todavía hoy son utilizadas como tierras de pastoreo de bovinos, en un sistema de cría extensivo, con capacidades de carga medias del orden de 1 UA/6-8 ha. Dado que esta capacidad de carga difícilmente puede ser aumentada, la intensidad del pastoreo rara vez opera como factor regulador de las características estructurales y funcionales de la sabana estacional. El fuego actúa entonces como factor regulador clave en la dinámica del ecosistema. En este trabajo se analizan y discuten los efectos de diferentes frecuencias de quema sobre la dinámica de la sabana estacional, utilizando como herramienta analítica un modelo de estados y transiciones (Milchunas *et al.* 1988, Westoby *et al.* 1989). El sistema objeto de la modelización es la sabana estacional de los Llanos venezolanos, muchas de las conclusiones pueden, sin embargo, ser extrapolables a las sabanas estacionales en general.

Consideramos tres estados como los esenciales en el análisis de la dinámica de cambios inducida por la acción del fuego (Figura 1). El primero, que llamamos **Sabana Normal**, representa el tipo de sabana más extendido sobre suelos no inundables de los Llanos, en equilibrio con las frecuencias casi anuales de quema prevalecientes actualmente en la región ($F \gg 1$). Los otros dos estados: II y III, son el resultado de disminuir esta frecuencia hasta valores muy bajos. Finalmente consideramos un sistema de bosque, no analizado en detalle en este trabajo, porque representa un cambio ecosistémico total que ocurre cuando la perturbación antrópica (la casi completa exclusión del fuego), ya no puede ser absorbida y la sabana cede su lugar a otro ecosistema con diferentes condiciones de equilibrio.

Hemos caracterizado cada uno de los tres Estados mediante un conjunto de parámetros, cuali o cuantitativos, obtenidos de la literatura o del conocimiento directo del ecosistema (Tabla 1).

ECOSISTEMA SABANA ESTACIONAL

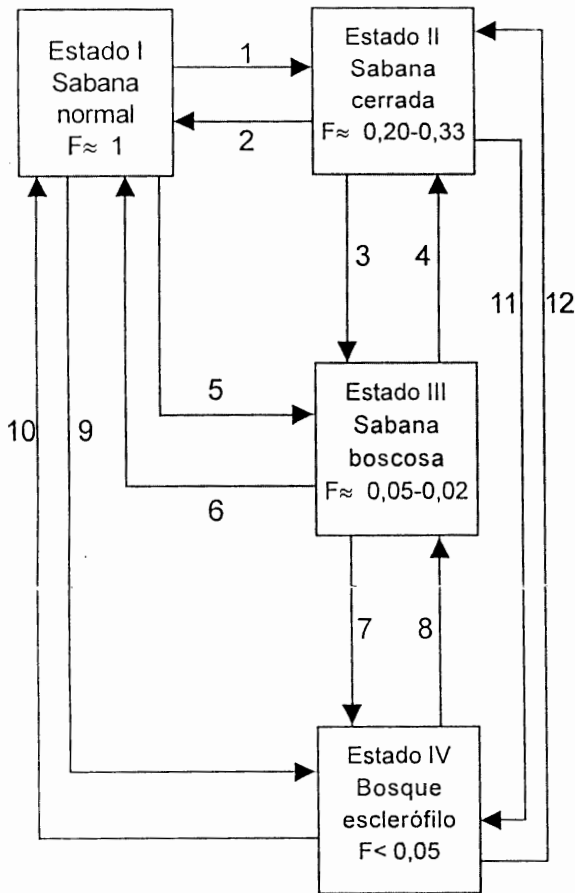


Figura 1. Modelo de estados y transiciones de la sabana estacional. Las doce transiciones entre los cuatro estados son reversibles y solamente dependen de cambios en la frecuencia del fuego. El estado I (o Sabana Normal) es el que está sometido a la frecuencia de quemadas actualmente predominante en los llanos venezolanos ($F \approx 1$), el Bosque Esclerófilo sólo puede existir cuando $F < 0,05$. Los estados II y III presentan frecuencias intermedias, pero el Estado II es estable, en tanto que el III se vá desplazando hacia el IV, con un cambio total de ecosistema de sabana a bosque.

Tabla 1. Algunas características de los tres estados posibles en la sabana estacional de los Llanos venezolanos, como respuesta a diferentes frecuencias de quemas. H: herbáceas y L: leñosas.

Características	Forma de vida	ESTADO I: Frecuencia de quemas ≈ 1,00	ESTADO II: Frecuencia de quemas 0,33 – 0,20	ESTADO III: Frecuencia de quemas 0,20 – 0,05
Especies dominantes	H	Gramíneas nativas	Gramíneas nativas (cambio en la frecuencia de las spp.)	Gramíneas invasoras
	L	Arboles nativos	Arboles nativos (cambios en la frecuencia)	Arboles nativos
Grupos Funcionales Dominantes	H	Gramíneas perennes de fenología diversa	Gramíneas perennes de fenología diversa	Gramíneas perennes tardías
	L	Arboles siempreverdes esclerófilos	Arboles siempreverdes esclerófilos	Arboles siempreverdes esclerófilos Arboles deciduos mesófilos
Densidad ind/ha	L	Baja (10 – 100)	Incrementa entre quemas, estable a largo plazo.	Aumenta
Riqueza específica spp/100m ²	H	Alta (10 – 100)	Alta (30 – 40)	Disminuye
	L	Baja (1 – 10)	Baja (1 – 10)	Aumenta
Riqueza funcional	H	Alta	Alta	Disminuye
	L	Baja	Baja	Aumenta
Pico anual de biom. Aérea (g m ⁻²)	H	Verde: alta (500) Seca: alta (600)	Verde: disminuye Seca: aumenta	Verde: disminuye Seca: aumenta
PPN aérea (g m ⁻² a ⁻¹)	H	Alta: > 600	Disminuye	Aumenta
	L	Baja: < 200	Aumenta	Aumenta
Banco de semillas	H	Transiente	Disminuye en tamaño	Disminuye en diversidad
	L	Variable según la especie	Variable según la especie	Variable según la especie
Oferta forrajera Cantidad Calidad	H	Alta	Aumenta	Aumenta
		Baja	Disminuye	Disminuye
Nº especies invasoras		Bajo	Bajo	Aumenta
MOS, N, CIC (0 – 10 cm)		1 – 2%; 0,07 – 0,2%; 3 – 8 meq/ 100g suelo.	Aumenta	Aumenta
PH, tasa de saturación y suma de bases (0 – 10 cm)		5,0 – 6,2; 10 – 50%; 1 – 5 meq/100g suelo	Disminuye	Aumenta
Microclima	H	Seco y luminoso a húmedo y sombrío	Menos variable, más húmedo	Menos variable, más húmedo
	L	Sombrio, efecto mitigante en la estación seca	Efecto mitigante menos importante	Efecto mitigante más extendido
Mosaicidad		Alta (inducida por el fuego y la fauna)	Disminuye	Disminuye

ESTADOS DEL MODELO

Estado I : La Sabana Normal o Sabana Abierta, $F \approx 1$

Consideramos como Sabana Normal el ecosistema de sabana estacional sometido a una frecuencia de quemaduras casi anual ($F \approx 1$), las que generalmente ocurren durante la estación seca, aunque su momento preciso puede variar de un año a otro. Como cada incendio no se extiende por una superficie muy grande, raramente se quema en un día más de algunas pocas hectáreas, se originan mosaicos de vegetación de distintas configuraciones y tamaños, con parches quemados en diferentes momentos o incluso con áreas que no se quemaron en un año dado. Este es uno de los factores que determina que, en promedio, la frecuencia de quema de una parcela sea algo menor de un año. Es posible asimismo, aunque excepcional, que una parcela de sabana sea quemada más de una vez al año, lo que contribuye a mantener la frecuencia de quema próxima a uno.

La Sabana Normal está codominada por varias especies de gramíneas perennes en macolla, habitualmente entre 4 y 12 especies por comunidad, entre las que se encuentran los cuatro tipos fenológicos básicos: precoces, tempranas, intermedias y tardías (Sarmiento 1983, 1990). El estrato herbáceo incluye así mismo gramíneas con otros síndromes morfofuncionales, así como una gama de subarbustos y de hierbas perennes y anuales entre las que sobresalen ciperáceas y leguminosas. También son características del sistema las especies semileñosas, con órganos aéreos anuales y órganos subterráneos de reserva muy desarrollados. La riqueza del estrato herbáceo alcanza 30-45 spp por 100 m² y unas 80-100 spp/ha (Silva y Sarmiento 1976, Sarmiento y Monasterio 1983).

Fisionómicamente, esta sabana es una sabana abierta, ya que los árboles tienen densidades entre

10 y 100 individuos adultos mayores de 10 cm DAP o de 3 m de altura, por hectárea. La riqueza específica de este estrato varía desde una única especie hasta alrededor de 10. La mayoría de estas especies y la inmensa mayoría de los individuos corresponden a la estrategia de leñosas siempreverdes esclerófilas, aunque existen algunas especies semidecíduas y decíduas mesófilas. Una característica clave para entender el comportamiento de las leñosas frente al fuego es su capacidad para mantenerse indefinidamente como semileñosas traumáticas, pero en ese estado no se reproducen sexualmente aunque si pueden hacerlo vegetativamente (Sarmiento y Monasterio 1983). Basta uno o dos años consecutivos sin quemaduras para que estas semileñosas pasen a la condición de leñosas y puedan llegar a florecer y fructificar.

La biomasa aérea y la necromasa en pie siguen un patrón anual de desarrollo muy característico (Figura 2), con un mínimo de biomasa aérea verde inmediatamente después de la quema, un máximo hacia mediados o finales de la estación lluviosa (400-600 g m⁻²) y un pico anual de biomasa aérea total (500-700 g m⁻²), inmediatamente antes de la quema, cuando la mayor parte de la misma, hasta un 80 o 90%, corresponde a necromasa en pie (San José y Medina 1975, Medina *et al.* 1978, Sarmiento y Vera 1979).

La biomasa de las leñosas varía muy poco a lo largo del ciclo anual, ya que el crecimiento de los árboles es lento y los procesos de formación y de caída del follaje son casi simultáneos y sincrónicos con las fases reproductivas. Todos estos procesos fenológicos están concentrados en los meses secos. En lo que se refiere a su economía hídrica, los árboles siempreverdes tienen prácticamente el mismo comportamiento estomático y transpiratorio durante todo el año, es decir muestran poca estacionalidad hídrica, lo que sugiere una disponibilidad permanente de agua en los niveles edáficos explotados por sus raíces (Goldstein y

Sarmiento 1987). Las gramíneas perennes en cambio, disminuyen fuertemente su superficie transpiratoria durante la estación seca, pero aun así conservan una parte de su follaje activo, por lo que desarrollan potenciales hídricos foliares muy negativos, de hasta $-4,0$ MPa, pudiendo en consecuencia extraer agua del suelo cuando éste también presenta potenciales hídricos del mismo orden (Goldstein y Sarmiento 1987).

Dado que las tasas fotosintéticas de los árboles siempreverdes son bajas, incluso durante la estación de lluvias, debido al fuerte estrés nutricional derivado de la pobreza del suelo, (Sarmiento *et al.* 1985), su crecimiento es lento, y la biomasa aérea y total reducida para una forma arbórea. Asimismo la longevidad de estas especies no parece ser muy grande (quizás del orden de 50 años), a juzgar por los tamaños máximos observables en el campo y

por la visible mortalidad de individuos adultos no debida a las quemas.

La producción primaria neta aérea (PPNa) del estrato herbáceo es algo superior a la diferencia entre al pico anual de biomasa total y la biomasa inicial después de la quema, ya que una pequeña parte de la misma se descompone durante la misma estación lluviosa (Figura 2). La PPNa herbácea oscila en diferentes años y comunidades entre menos de 500 y algo más de $700 \text{ gm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, siendo la producción subterránea del mismo orden. La PPNa de las leñosas depende esencialmente de su densidad, pero aun en sabanas con una densidad de leñosas próxima al umbral superior para este Estado, la producción de los árboles resulta bastante inferior a la de las hierbas (Vera 1977). La descomposición de la hojarasca de los árboles y de la biomasa aérea de las hierbas

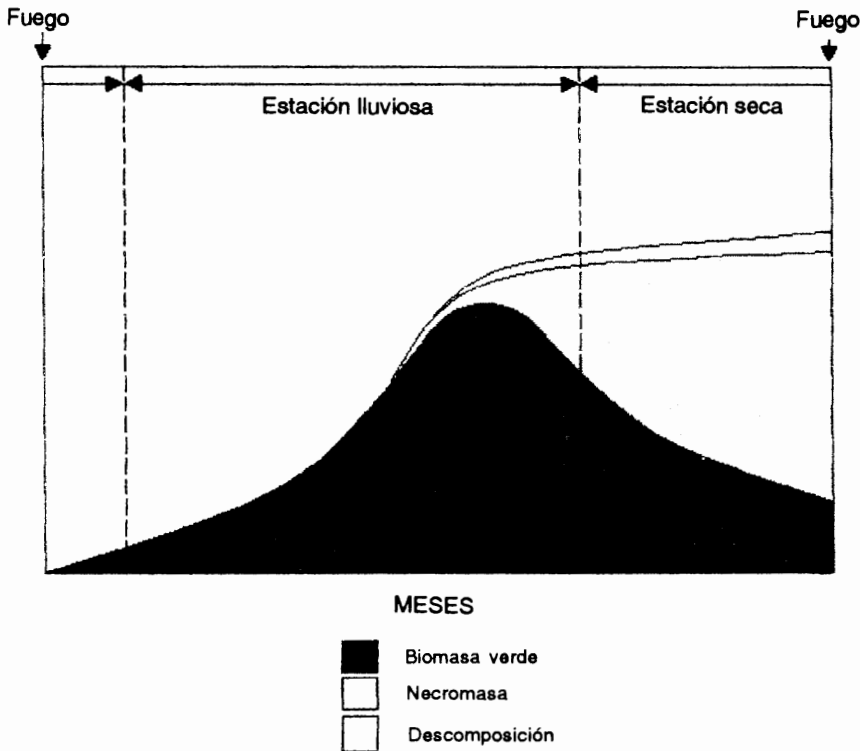


Figura 2. Ciclo anual de la biomasa aérea, de la necromasa y de la descomposición en el estrato herbáceo de una sabana estacional en Estado I. El fuego consume toda la necromasa y parte de la biomasa verde.

es lenta y sólo ocurre durante la estación húmeda, de modo que en la Sabana Normal la proporción de la PPNa descompuesta en el mismo ciclo de crecimiento muy probablemente es inferior al 20%. En consecuencia, la principal vía de liberación de los nutrientes acumulados en la biomasa y la necromasa aérea es la combustión. De aquí el papel crucial de las quemas en el reciclado de nutrientes minerales, aunque por supuesto el sistema debe pagar el precio que representan las pérdidas significativas de elementos volátiles como el nitrógeno y el azufre (Sarmiento 1984, Medina 1987).

Las especies herbáceas parecen tener un banco de semillas transiente, es decir germinan ya sea en el mismo año en que maduran o en la siguiente estación favorable, según sean especies precoces y tempranas o especies intermedias o tardías (Silva y Ataroff 1985). Las características del banco de semillas en las leñosas son variables entre especies, tanto por el tamaño del banco como por su duración, algunas especies tienen bancos duraderos, otras no lo tienen.

La oferta forrajera para grandes herbívoros varía substancialmente durante el ciclo anual y en la sabana estacional llanera se limita exclusivamente al estrato herbáceo y fundamentalmente a las gramíneas perennes. Poco tiempo después de la quema, las gramíneas rebrotan desarrollando más o menos rápidamente su aparato fotosintético y reproductivo. En esta fase de activo crecimiento postquema su concentración en nitrógeno, proteína bruta y su valor nutritivo son máximos. A medida que el follaje envejece, los nutrientes son trasladados hacia los meristemas y hojas jóvenes, de modo que la palatabilidad y el valor nutritivo decrece hasta hacerse mínimo en la necromasa en pie (Sarmiento 1984).

En cuanto a la composición de la Sabana Normal puede decirse que la gran mayoría de las especies herbáceas y todas las leñosas son autóctonas, no hay invasoras leñosas y las pocas

herbáceas exóticas se concentran en sitios de alta perturbación por pisoteo del ganado o por cualquier otra alteración del suelo superficial.

A pesar de la gran diversidad de suelos en las sabanas estacionales de los Llanos: oxisoles, ultisoles, alfisoles, inceptisoles, entisoles, todos muestran ciertas características ecológicas comunes: el contenido de materia orgánica es bajo (1 a 2%), también el nitrógeno total, con una relación C/N de 10 a 12. La CIC es muy baja (2 a 10 meq/100 g suelo), tanto por el bajo contenido en materia orgánica como por las texturas livianas y la predominancia de arcillas caoliníticas. Estas condiciones, junto con pH ácidos, bajas tasas de saturación y pocas bases cambiables, hacen que los suelos resulten oligotróficos o distróficos, o aun hiperdistróficos (Sarmiento 1990), de manera que el factor nutricional ha influido decisivamente en la evolución y en las características funcionales de las especies del sistema.

La cubierta herbácea cerrada y más bien alta, con un dosel relativamente continuo a los 30 o 40 cm, es responsable de un microclima sombrío y húmedo al nivel del suelo durante gran parte del año (excepto unas pocas semanas después de la quema). Las leñosas también crean un microhabitat menos extremo en temperatura y humedad bajo sus copas, pero debido a sus bajas densidades y coberturas, la influencia microclimática no resulta tan notable como la que ejerce el estrato herbáceo continuo y cerrado.

La *mosaicidad* del ecosistema es elevada debida a diferentes factores creadores de heterogeneidad. En primer lugar el patrón espacial de las quemas, al que hemos hecho referencia anteriormente, que origina parches quemados en diferentes momentos o no quemados un determinado año. Esto conduce sobre todo a mosaicos temporales que van perdiendo paulatinamente sus peculiaridades a medida que se desarrolla la vegetación. También hay una heterogeneidad biogénica, creada tanto por los elementos leñosos

dispersos que enriquecen el horizonte superior del suelo en materia orgánica y nutrientes, como por insectos sociales, particularmente las hormigas cortadoras de hojas, que concentran materiales vegetales y nutrientes en sus grandes nidos originando un microhabitat más rico y además libre de combustible acumulado por la eliminación de las hierbas sobre los nidos, lo que facilita la germinación y la sobrevivencia de los árboles (Fargi y Silva 1995).

Estado II : Sabana Cerrada, $F = 0,20$ a $0,33$

Bajo este régimen de quemas, la composición del estrato herbáceo varía en función de la sobrevivencia diferencial de las especies frente a la ausencia de fuego, así como de las nuevas

condiciones ecológicas y microclimáticas determinadas por la acumulación de necromasa en pie y de mantillo. No se producen cambios en la composición florística pero sí en la abundancia relativa de las gramíneas codominantes: mientras algunas especies decrecen (*Trachypogon plumosus*) otras incrementan su abundancia relativa (*Axonopus canescens*) (San José y Fariñas 1983).

A lo largo del período entre dos quemas, de 3 a 5 años, la densidad de árboles aumenta levemente, pero al quemarse la sabana, la mayor intensidad del fuego provocada por la gran acumulación de combustible, induce una mayor mortalidad de plántulas y juveniles (Figura 3).

Por otro lado, muchos individuos que en el Estado I se han mantenido como semileñosas

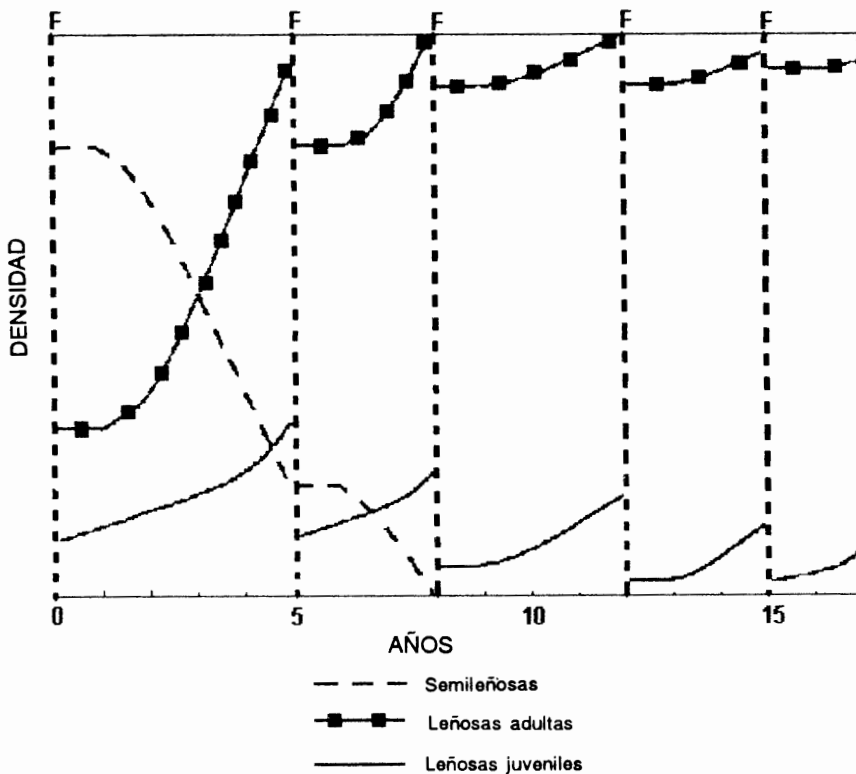


Figura 3. Incremento en la densidad de leñosas, en la transición 1 de I a II. En el primer ciclo, de cinco años, la densidad aumenta principalmente por el paso de semileñosas a leñosas. La mortalidad de árboles adultos es baja e igual a la incorporación de juveniles a adultos. Después del segundo ciclo, la densidad de adultos se estabiliza en una nueva condición de equilibrio fluctuante.

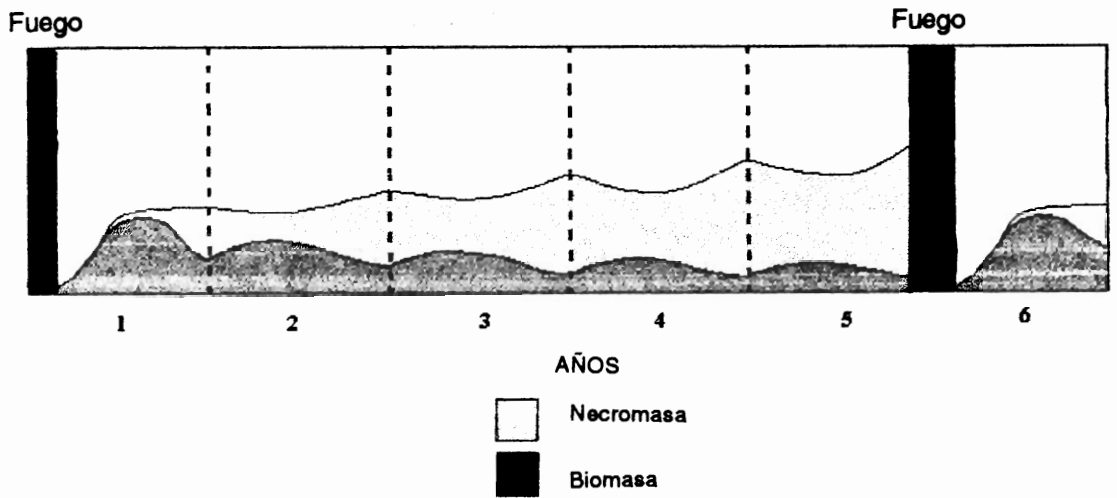


Figura 4. Variación de la biomasa aérea y de la necromasa del estrato herbáceo en una sabana estacional sometida a una frecuencia de quemadas de 0,2 (Estado II). Obsérvese como la biomasa va disminuyendo a lo largo del intervalo entre quemadas, mientras que la necromasa va aumentando. El fuego consume ambas y reinicia el ciclo.

traumáticas, debido a las quemadas anuales, podrán pasar a leñosas en tres o cuatro años sin quemada, de modo que una vez desarrollados como árboles su sobrevivencia será muy poco afectada por el fuego. Se alcanza entonces una nueva condición de equilibrio con una mayor densidad de árboles y menor de semileñosas producto del paso de muchas de éstas a la forma leñosa. Se crea así un equilibrio fluctuante (Silva y Sarmiento 1998), que mantiene al sistema con una alta densidad de leñosas: una sabana cerrada, pero nunca alcanza a cerrarse totalmente el dosel formando una cubierta continua que excluya a las gramíneas heliófilas. No cambian en este Estado II las formas de vida dominantes en ambos estratos, de modo que no es afectada ni la riqueza florística ni la diversidad funcional.

El pico anual de biomasa herbácea aérea verde va disminuyendo con los años sucesivos sin quemada, por el efecto negativo de la necromasa en pie, pero la biomasa total va aumentando durante el intervalo sin quemadas por acumulación de

necromasa (Figura 4). a largo plazo no hay sin embargo, un incremento tendencial pues el fuego destruye esta necromasa acumulada volviéndose al estado inicial (Sarmiento 1984). La biomasa de leñosas en cambio aumentará hasta alcanzar un nuevo equilibrio. La PPN del estrato herbáceo disminuye entre quemadas por el efecto negativo de la necromasa tanto por sombreado como por secuestro de nutrientes, pero a largo plazo se mantiene constante. La PPN de los árboles aumenta al aumentar su densidad y su tamaño medio.

El banco de semillas transiente de las gramíneas mantiene su diversidad pero puede decrecer en tamaño pues al disminuir la PPN suponemos que bajará también el esfuerzo reproductivo. Es posible que aumente asimismo el banco de las leñosas al aumentar su PPN.

La oferta forrajera para herbívoros es mayor que en el Estado I, pero su valor nutritivo es mucho más bajo por estar formada en su gran mayoría por necromasa de bajo contenido en nutrientes. Este

especies siempreverdes, como *Curatella americana* o *Byrsonima crassifolia*, sino que aparecen y se expanden notablemente árboles decíduos como *Cochlospermum vitifolium*, *Genipa americana* o *Godmania macrocarpa*. Fisonómicamente las leñosas se hacen tan conspicuas que llamaremos a este sistema Sabana Boscosa.

Como ambas gramíneas africanas son especies tardías, esta estrategia se hace dominante, tendiendo a desaparecer las especies precoces y tempranas y hacerse menos importantes las intermedias. Entre los árboles, particularmente entre los juveniles, predominan las especies decíduas de rápido crecimiento y sensibles al fuego. La riqueza florística y funcional del estrato herbáceo se reduce perdiendo más de la mitad de sus especies, en particular las de menor porte quedan ahogadas bajo la densa cobertura de gramíneas de gran tamaño como *H. rufa*. El estrato arbóreo por el contrario, incrementa mucho su diversidad específica y también la funcional, al aparecer nuevas estrategias como las decíduas mesófilas, semidecíduas, arbustos, etc. Tanto en las sabanas de *H. rufa* como en las de *M. minutiflora*, el pico anual de fitomasa aérea se incrementa. Por otra parte se ha notado la ocurrencia de un cambio cíclico durante el período interquemadas: la gran acumulación de necromasa en pie produce la decadencia y muerte de las grandes macollas, estas a menudo caen sobre el suelo por su propio peso y comienzan a descomponerse más rápidamente creando espacios vacíos que son muy pronto recolonizados por la misma especie debido a la enorme cantidad de propágulos en el suelo, fruto del altísimo esfuerzo reproductivo de estas dos gramíneas invasoras.

Los árboles aumentan notablemente en densidad y diversidad durante el largo período entre quemadas consecutivas, pero cuando finalmente el fuego barre la sabana su efecto es mucho más destructivo por la gran acumulación de combustible, provocando una alta mortalidad de individuos jóvenes de especies decíduas y en menor grado de

siempreverdes. No obstante, la mortalidad de adultos es baja, de manera que la densidad va aumentando a lo largo de ciclos sucesivos. Es decir, el sistema no llega a alcanzar, como en el Estado II, un punto de equilibrio y finalmente, si se prolonga por un tiempo suficientemente largo en relación al tiempo de crecimiento de los árboles, este incremento en densidad y cobertura de leñosas conducirá a la desaparición de la sabana y su reemplazo por un ecosistema de bosque (Figura 5).

La PPNa de las gramíneas se incrementa al ocurrir el desplazamiento de las nativas, menos productivas, por las exóticas, pero la misma acumulación de necromasa restringe luego la productividad que tiende a decrecer hacia finales del ciclo sin quemadas. La PPNa de árboles va aumentando entre quemadas para retroceder nuevamente después del paso del fuego.

El banco de semillas de las especies herbáceas aparece claramente dominado por las gramíneas invasoras, en tanto que el de las especies leñosas se expande y diversifica. La materia orgánica, el nitrógeno y la CIC van aumentando a lo largo de los años libres de incendios, mejorando paulatinamente el *status* nutritivo del suelo. Lo mismo sucede con el pH, la tasa de saturación y la suma de bases cambiables, aunque en menor medida porque una parte significativa de los elementos minerales del ecosistema permanecen largos años secuestrados en la necromasa.

El microclima bajo el estrato herbáceo se vuelve por un lado aun más húmedo y oscuro y por otro más uniforme a lo largo de todo el año. A su vez aumenta la influencia microclimática de los árboles, aunque más no sea por su mucha mayor cobertura con respecto a los otros dos Estados de la sabana. La mosaicidad disminuye sensiblemente. De este modo las variaciones en las condiciones edáficas y microclimáticas que se van acentuando a lo largo de los ciclos sucesivos acompañan el reemplazo total de la sabana por el bosque esclerófilo.

Estado IV. Selva Esclerófila, $F = 0,05$ a $0,02$.

Cuando la frecuencia de quemas disminuye por debajo de un cierto umbral, del orden de 0,05-0,02, es decir una quema en 20 o 50 años, el sistema sufre una transformación completa, de hecho desaparece, dando lugar a una selva esclerófila. No caracterizamos este Estado IV porque, en primer lugar, no es un Estado del sistema sino que es otro sistema, y en segundo lugar, porque esta selva no existe en los Llanos. Sin embargo sí existe este ecosistema en el Cerrado brasileño donde ha sido descrito y caracterizado como *Cerradão distrófico* (Ratter 1971, 1992, Meirelles *et al.* 1998).

Con intervalos tan largos de protección total al fuego, suponiendo que esto sea posible de lograr en la práctica, varios procesos simultáneos se refuerzan para transformar el ecosistema de sabana estacional en una selva. En primer lugar, el estrato herbáceo va perdiendo vigor y diversidad; muchas especies poco abundantes desaparecen totalmente, las gramíneas nativas van siendo desplazadas por exóticas muy agresivas, pero finalmente también estas invasoras se debilitan por la acumulación de su propia necromasa no descompuesta, por el secuestro prolongado de nutrientes críticos en esta necromasa y por el cerramiento paulatino del estrato arbóreo. En segundo lugar, ya vimos que van cambiando las condiciones edáficas y microclimáticas favoreciendo especies menos heliófilas y más exigentes. En tercer lugar, las especies siempreverdes y las decíduas aumentan tanto sus densidades que finalmente forman un dosel cerrado que excluye totalmente a las gramíneas y demás hierbas heliófilas que definen y caracterizan al ecosistema de sabana.

Pero a su vez, a medida que el dosel arbóreo va cerrándose, va aumentando la competencia por agua y nutrientes entre las especies siempreverdes y las decíduas. Aparentemente en suelos distróficos, aún con un régimen hídrico

fuertemente estacional como el de las sabanas llaneras, la estrategia más conservadora en cuanto a economía de nutrientes críticos se va a imponer (Sarmiento *et al.* 1985), es decir, las siempreverdes se imponen competitivamente; la selva resultante será una formación siempreverde esclerófila, aunque el suelo sea menos distrófico que en la sabana original.

Una vez cerrado el dosel arbóreo, la propagación de los incendios de vegetación se hace mucho más problemática que en la sabana. Sin embargo podrían ocurrir incendios accidentales, con frecuencias del orden de 50 años. Estas quemas no destruirían irreversiblemente el ecosistema de selva esclerófila, ya que los árboles siempreverdes tiene indudables adaptaciones pirófilas que les permiten rebrotar después de la quema o resistir la acción de las llamas. La selva se recuperará bajo este régimen de quemas, como sucede realmente con otros bosques siempreverdes esclerófilos bajo diferentes condiciones ecológicas: bosques mediterráneos, bosques de coníferas, caatingas amazónicas, etc.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La Sabana Normal (Estado I) se mantiene mientras la frecuencia de quemas oscile alrededor de una por año. Si ésta disminuye a una $F = 0,33-0,20$, al cabo de pocos ciclos sucesivos la sabana pasa al Estado II. Este es un nuevo estado de equilibrio dinámico, con mayor densidad de árboles y algunos cambios en el estrato herbáceo, pero sin que se modifique substancialmente el ambiente o los procesos funcionales claves del ecosistema. Con una frecuencia de quemas aun menor, del orden de 0,20 a 0,05, se instala el Estado III, en el cual la fisonomía del sistema cambia a una sabana boscosa y el estrato herbáceo sufre transformaciones importantes en composición, estructura y funcionamiento. Este estado no está en equilibrio y paulatinamente irá derivando hacia la selva

esclerófila. Estas transiciones entre los Estados I, II y III son absolutamente reversibles, dependiendo únicamente de la frecuencia de quemas (Figura 1). Únicamente cuando el fuego se excluye totalmente o cuando su frecuencia es inferior a 0,02, una quema cada 50 años, ocurriría una transición directa hacia el Estado IV de Selva Esclerófila, al cabo de unos cuantos ciclos, bajo este régimen de quemas tan infrecuentes. Esta selva permanecería como tal mientras el fuego ocurra con tan baja frecuencia. Las transiciones desde este Estado IV hacia los otros tres se producen cuando nuevamente se incrementa esta frecuencia.

Quedan por supuesto por responder algunas preguntas importantes:

- ¿Por qué este bosque esclerófilo no existe en los Llanos?
- ¿Por qué aparece en el Cerrado?
- ¿Interviene otro factor ecológico que hace imposible la persistencia de un dosel cerrado en las condiciones climáticas y edáficas de la sabana estacional?

La experiencia con áreas protegidas en los Llanos indica que es sumamente difícil proteger indefinidamente del fuego una sabana. La sequía durante varios meses consecutivos y la gran acumulación de combustible hacen casi inevitable la propagación de incendios naturales. Nuestra hipótesis es que no existe en los Llanos una zona de sabana que pueda mantenerse libre de incendios a largo plazo y en consecuencia no están dadas las condiciones para que el sistema evolucione hacia una selva esclerófila. Incluso los aborígenes que poblaron los Llanos antes de la conquista europea utilizaban el fuego. Pero ¿qué sucedía antes de la llegada del hombre al neotrópico? Creemos que las condiciones climáticas y ecológicas en los Llanos favorecen de tal manera la propagación de incendios de vegetación que una vez establecida la sabana estacional el fuego la pudo mantener indefinidamente a través de quemas con frecuencias superiores a 0,1. Por ello no existen

actualmente, ni hay evidencias palinológicas de la existencia anterior, selvas esclerófilas en esta región llanera. Las condiciones probablemente son diferentes en el Cerrado, aunque no está claro aun en qué reside específicamente esta diferencia. El hecho es que el *Cerradão distrófico* existió y existe en esta vasta región.

El tercer problema planteado es diferente, aunque estrechamente relacionado con las posibilidades de ocurrencia de la selva esclerófila. Aun sin quemas o con quemas a frecuencias muy bajas, ¿opera algún otro factor ecológico que impide el establecimiento de una selva manteniendo indefinidamente la sabana estacional como ecosistema estable en los Llanos? De acuerdo a lo que se conoce sobre limitantes de la sabana (Frost *et al.* 1983, Medina y Silva 1990), dos factores diferentes podrían estar actuando: la disponibilidad de agua durante la estación seca (PAM) y la oferta de nutrientes durante todo el año (PAN). Sabemos que existen selvas tropicales bajo climas con seis meses secos si hay suficiente agua en el suelo durante los otros seis meses. En esta situación deberíamos esperar que el ecosistema en equilibrio fuese la selva decídica tropical (Sarmiento 1992). Si no hubiera suficiente agua durante casi todo el año, se tendrían condiciones de estrés hídrico permanente que favorecerían la implantación de formaciones xerófilas. En cualquiera de los dos casos tendríamos ecosistemas dominados por árboles o por árboles y arbustos. Pero el estrés nutricional, por su parte, parece excluir la posibilidad de la selva decídica, favoreciendo en cambio la estrategia de las especies leñosas perennifolias. De manera que en los suelos distróficos, sobre los que aparecen las sabanas estacionales, y bajo el clima tropical alternante que las caracteriza, en ausencia de quemas parecería posible la ocurrencia de ecosistemas dominados por leñosas que excluyan a las gramíneas perennes y, por lo tanto, al ecosistema de sabana

estacional. Ni el factor agua ni el estrés nutritivo, tan determinantes en las características ecológicas de la sabana estacional, impedirán la ocurrencia de una selva esclerófila.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la colaboración de Marcela Pinillos, por su esfuerzo en hacer inteligibles y estéticos los gráficos y figuras.

LITERATURA CITADA

- BLYDENSTEIN, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48:1-15.
- FARGI, A. y J. F. SILVA. 1995. Leaf-cutting ants nests and soil fertility in a well-drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27:250-253.
- FARIÑAS, M. y J. J. SAN JOSÉ. 1987. Efectos de la supresión del fuego y el pastoreo sobre la composición de una sabana de *Trachypogon* en los llanos del Orinoco. Pp 513-545, in J.J. San José y R. Montes (eds): *La Capacidad Bioproductiva de Sabanas*. IVIC, Caracas.
- FROST, P. G. H., J. C. MENAUT, E. MEDINA, O. T. SOLBRIG, M. SWIFT y B. WALKER. 1983. Responses of savannas to stress and disturbance. *Biology International*. Special Issue 10.
- GILLISON, A.N. 1983. Tropical savannas of Australia and the southwest Pacific. Pp 183-243, in F. Bourliere (ed): *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- GILLION, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. Pp 617-642, in F. Bourliere (ed): *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- GOLDSTEIN, G. y G. SARMIENTO. 1987. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. Pp 13-38, in B. H. WALKER (ed): *Tropical Savanna Determinants* IRL Press, Oxford.
- MEDINA, E. 1987. Nutrients: requirements, conservation and cycles in the herbaceous layer. Pp 39-65, in B.H. WALKER (ed): *Determinants of Tropical Savannas*. IRL Press, Oxford.
- MEDINA, E., A. MENDOZA, y R. MONTES. 1978. Nutrient balance and organic matter production in the *Trachypogon* savannas of Venezuela. *Tropical Agriculture* 55: 243-253.
- MEDINA, E. y J. F. SILVA. 1990. The 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.
- MEIRELLES, M.L., C. A. KLINK y J. C. SOUSA SILVA. 1998. Un modelo de estados y transiciones para el cerrado brasileño. *Ecotropicos* 10 (2):45-50.
- MILCHUNAS, D.G., O. E. SALA y W. K. LAUENROTH. 1988. A generalised model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- RATTER, J.A. 1971. Some notes on two types of cerrado occurring in northeastern Mato Grosso. Pp 100-102, in M.G.Ferri (ed): *III Simpósio Sobre o Cerrado*. Universidade de Sao Paulo, Sao Paulo.
- RATTER, J.A. 1992. Transitions between cerrado and forest vegetation in Brazil. Pp 417-429, in P. A. Furley, J. Proctor and J. A. Ratter (eds): *Nature and Dynamics of Forest - Savanna Boundaries*. Chapman & Hall, London.
- SAN JOSÉ, J.J. y E. MEDINA. 1975. Effect of fire on organic matter production and water balance in a tropical savanna. Pp. 251-264, in F.B. Golley y E. Medina (eds): *Tropical Ecological Systems*. Springer, Amsterdam.
- SAN JOSÉ, J.J. y M. FARIÑAS. 1983. Changes in the density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64 (3):447-453.
- 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. 1983. The savannas of tropical America. Pp. 245-288, in F. Bourliere (ed.): *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- SARMIENTO, G. 1984. *Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press, Cambridge.
- SARMIENTO, G. 1990. *Ecología comparada de ecosistemas de sabanas en América del Sur*. Pp. 15-56, in G. Sarmiento (ed): *Las Sabanas Americanas. Aspectos de su Biogeografía, Ecología y Utilización*. Fondo Editor Acta Científica Venezolana, Caracas.
- SARMIENTO, G. 1992. A conceptual model relating environmental factors and vegetation formations in the lowlands of tropical South America. Pp. 583-601, in P.A. Furley, J. Proctor y J.A. Ratter (eds): *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman & Hall, London.
- SARMIENTO, G y M. VERA. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los Llanos de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana Ciencias Naturales*. 136:5-41.
- SARMIENTO, G. y M. MONASTERIO. 1983. Life forms and phenology. Pp 79-108, in F. Bourliere (ed): *Tropical Savannas*. Elsevier, Amsterdam.
- SARMIENTO, G., G. GOLDSTEIN y F. MEINZER. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews* 60:315-355.
- SILVA, J. F. y M. ATAROFF. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecológica, Oecologia Plantarum* 6:41-51.

- SILVA, J. F. y G. SARMIENTO 1976. La composición de las sabanas en Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana* 27:68-78.
- SILVA, J. F. y G. SARMIENTO 1998. Densidad de leñosas de la sabana y la frecuencia de quemas: la hipótesis del equilibrio fluctuante. *Ecotropicos* 10(2):65-78.
- SOLBRIG, O.T., E. MEDINA, y J. F. SILVA. 1996. (eds). *Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes: A Global Perspective*. Springer Verlag, Berlin.
- VERA, M. 1977. Producción de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo en una sabana arbolada. IV Symp. Int. Ecología Tropical, Panamá, Resúmenes 128-130.
- WESTOBY, M., WALKER, B. y I. NOY-MEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not in equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.

Recibido febrero 1998; revisado mayo 1998; aceptado julio 1998.