

Sabanas.

JUAN F. SILVA

*Centro
de Investigaciones
Ecológicas
de Los Andes
Tropicales*

*Facultad de
Ciencias*

UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES

- ¹ En este capítulo se hace una revisión del tema de la biodiversidad de las sabanas de Venezuela, sobre el cual hay una notable cantidad de información publicada. Más que un ecosistema, la sabana tropical representa uno de los grandes biomas del planeta. En Venezuela, las sabanas ocupan aproximadamente 300.000 km², una tercera parte del territorio nacional.
- ² Como con todos los demás biomas terrestres, no es fácil concluir con una definición precisa de lo que es la sabana tropical. Podemos definir la sabana tropical, en primer lugar por su fisonomía, caracterizada por una cubierta herbácea continua interrumpida por elementos leñosos aislados o en grupo, de densidad variable. El estrato herbáceo es dominado por gramíneas y ciperáceas perennes, que crecen en macollas, pequeños arbustos y sufrútices. El estrato leñoso, cuando presente, es generalmente de porte bajo, entre 10 y 12 metros de altura, con arbolitos achaparrados que muestran gran capacidad de rebrote. En segundo lugar, la sabana tropical se caracteriza por tener un clima isotérmico, predominantemente macrotérmico, con precipitaciones estacionales, lo que determina un ritmo estacional en el funcionamiento del ecosistema. Es decir, una marcada estacionalidad de los procesos productivos y reproductivos, del ciclaje de agua y de los nutrientes. En tercer lugar, las sabanas se encuentran en suelos con una reducida oferta de nutrientes, suelos que aunque variables en sus propiedades físicas son generalmente distróficos. En cuarto lugar, debido a la existencia de un estrato herbáceo que permanece seco durante varios meses del año, es común la ocurrencia de quemas, cuya frecuencia y extensión son variables. Finalmente, como consecuencia de la importancia de un estrato graminoso, que aunque pobre en nutrientes es muy extendido, las sabanas tropicales han sido y son mayormente utilizadas para la cría extensiva de ganado vacuno.
- ³ En las últimas décadas, se ha suscitado un debate científico sobre el origen de las sabanas. En opinión de algunos, las sabanas son formaciones de origen antropogénico que habrían surgido como consecuencia de la deforestación y que son mantenidas por quemas frecuentes (BUDOWSKI 1956, LASSER 1969). Sin embargo, el cúmulo de evidencias botánicas, ecológicas y paleoecológicas provenientes de distintas regiones sabánicas del mundo inclina a los especialistas a considerar a las sabanas como formaciones naturales cuya existencia precede a la presencia humana (HAMMEN 1983, SARMIENTO 1984, COLE 1986). Vareschi (1992) sostiene que, en algunos casos, áreas deforestadas pueden ser convertidas en sabanas secundarias difícilmente distinguibles de las sabanas naturales. También, se ha propuesto que la quema puede ampliar los límites de la sabana, haciendo retroceder al bosque, tal como lo sostiene Huber (1982) para los mosaicos de sabana-bosque en un sector de la Gran Sabana. En todo caso, los avances de la sabana sobre el bosque tienen requerimientos especiales y por tanto sólo se producen en ciertas circunstancias (KELLMAN y TACKABERRY 1997).
- ⁴ El fuego juega, entonces, un papel muy importante en regular la densidad de elementos leñosos en las sabanas naturales. Tomando en consideración la distrofia generalizada de los suelos de sabana, los patrones de variabilidad en estructura y función que se detectan en las sabanas venezolanas son imputables a la duración de los períodos con agua disponible para las plantas y con agua en exceso, en combinación con los regíme-

nes de quema a que son sometidas las sabanas. La disponibilidad de agua depende de la ocurrencia predecible pero estacional de las lluvias, de la capacidad de almacenamiento del suelo y de la profundidad de la napa freática y de las pérdidas por evapotranspiración. En nuestras sabanas, las quemadas ocurren durante la época seca, preferentemente hacia la segunda mitad de la estación y su frecuencia anual parece variar entre 0,25 y 1, es decir, entre una quema cada cuatro años y una quema cada año. Además, las quemadas son espacialmente muy irregulares y en cada evento se producen mosaicos de áreas quemadas y no quemadas. Agua disponible y fuego serían entonces los determinantes más importantes de la diversidad de nuestras sabanas (MEDINA y SILVA 1990, MEDINA y HUBER 1992). En las sabanas inundables, la duración del período con exceso de agua, induce cambios severos en la composición de la comunidad.

- ⁵ Las sabanas venezolanas, en especial las de la región llanera, han sido objeto de presiones antrópicas que se han incrementado desde los tiempos de la ocupación colonial. En la actualidad, estas presiones varían dependiendo de la región. En la mayor parte de nuestras áreas de sabana, aparte de la tendencia creciente a quemadas más frecuentes, las presiones antrópicas no han representado una influencia determinante, ni mucho menos una presión de reemplazo como ha ocurrido con otros ecosistemas. Esto se debe a la baja densidad poblacional y al uso extensivo preponderante de la tierra. Sin embargo, hay regiones donde las sabanas han experimentado un proceso de modificación. La diversidad de este ecosistema ha sido notablemente afectada, como consecuencia de la destrucción de las selvas aledañas y la alteración de patrones espaciales intrincados.
- ⁶ Si bien las sabanas venezolanas no son ecosistemas muy ricos en especies, tampoco pueden considerárseles como pobres. Sarmiento (1996), analizando datos de distintos autores, concluye que las sabanas tropicales, si bien más pobres que las selvas húmedas tropicales, son ecosistemas relativamente ricos en especies y se ubican en la porción superior del rango para todos los ecosistemas terrestres. Pero la diversidad de las sabanas no se limita a la riqueza de especies, presentándose una interesante diversidad a las escalas de paisajes, de comunidades y de formas de relieve. Es en este contexto jerárquico que trataremos de explorar la biodiversidad de las sabanas.
- ⁷ Existen varios mapas de la vegetación de Venezuela, la mayoría a escala 1:2.000.000, que han intentado delimitar la distribución geográfica de las sabanas. Sin embargo, estos mapas presentan diferencias que pueden llegar a ser notables. En el Mapa Ecológico de Venezuela de Ewel y Madriz (1965), como consecuencia del método utilizado (Zonas de Vida de Holdridge) no se encuentra el ecosistema sabana, mientras que Huber y Alarcón (1988) mapearon, al menos, 28 tipos de sabanas. Tamayo (1955) define 8 tipos de sabanas, mapeadas en siete regiones, Hueck (1960), seis (aunque sólo una tiene ese nombre) y las mapea en siete regiones. Finalmente, en una síntesis ecológica de las sabanas tropicales americanas, Sarmiento (1983) describe sabanas en cinco regiones de Venezuela. En este capítulo resumiremos estos antecedentes, refiriéndonos, por una parte, a la diversidad ecológica de sabanas y por la otra a las dos regiones principales que tienen extensiones considerables de éste ecosistema, las cuales son:

1 | **Los Llanos del Orinoco.** Una región que se extiende como una amplia franja al norte del Río Orinoco, formando un gran arco que va desde los límites con Colombia hasta el Delta, incluyendo el piedemonte andino. Las sabanas de ésta región son las más extensas y diversas, ocupando unos 200.000 km², y son las mejor conocidas del país.

2 | **El Escudo de Guayana.** La región que se extiende al sur del Río Orinoco es predominantemente selvática, pero presenta tres áreas sabánicas que juntas suman algo más de 70.000 km², un 15 por ciento de su área total. Estas sabanas son muy poco conocidas, aunque en los últimos años se han puesto en marcha varios proyectos para su estudio.

⁸ En la TABLA 1, PÁG. 682 se sintetizan las características más relevantes de las sabanas en estas dos regiones, las cuales se explicitan más adelante.

⁹ Existen también pequeñas áreas sabánicas, en la *Cuenca del Lago de Maracaibo*, en los faldeos de la *Serranía del Interior* y en el piedemonte norte de la *Cordillera oriental*. Estas manchas de sabanas, por su proximidad a áreas de mayor ocupación humana, experimentan una presión antrópica mayor y algunas de sus comunidades son consideradas de origen antrópico. Otras áreas, todavía más reducidas, se encuentran en la región montañosa del sur del estado Mérida. Estas manchas sabánicas han sido muy poco estudiadas hasta el presente.

DIVERSIDAD ECOLÓGICA

¹⁰ La diversidad ecológica de las sabanas tropicales se resume en los tres tipos definidos por Sarmiento (1996), a saber: sabanas estacionales, sabanas hiperestacionales y sabanas semiestacionales, que pasamos a describir.

¹¹ Las sabanas estacionales se encuentran sobre suelos generalmente bien drenados y se caracterizan por la alternancia de una estación húmeda con 6 a 8 meses de duración (mayo a octubre, con abril y noviembre como meses de transición) y una estación seca de 4 a 6 meses. Las variaciones en la duración de la estación seca parecen depender más de las características del sustrato que de las fluctuaciones interanuales de las precipitaciones. La fisonomía varía desde un pastizal casi puro, muchas veces con árboles enanos, hasta una sabana cerrada con elementos leñosos aislados, frecuentemente con pequeñas islas de bosques secos, también dispersas en la matriz gramínea. Como ya hemos mencionado, la densidad de leñosas no depende solamente de la disponibilidad de agua a lo largo del año, sino también de la frecuencia e intensidad de la quemadas.

¹² La riqueza de especies del estrato gramíneo es relativamente alta, con un conjunto de especies de gramíneas típicas de terrenos bien drenados y que son, por tanto, características de las sabanas estacionales. Las especies del género *Trachypogon* son dominantes, seguidas por especies de *Andropogon*, *Axonopus*, *Leptocoryphium*, *Paspalum*, entre otras. Si bien las gramíneas forman la mayor parte de la biomasa herbácea, se encuentran numerosas especies de ciperáceas y de distintas familias de dicotiledóneas, particularmente de leguminosas.

¹³ La taxonomía de las gramíneas de la sabana permanece pobremente estudiada, a pesar de su importancia tanto básica como aplicada. Como ejemplo podemos mencionar que la diversidad específica del género *Trachypogon*, el más importante de las sabanas estacionales, está todavía sin definir. Algunos autores distinguen tres o cuatro especies (*T. vestitus*, *T. plumosus*, *T. montufari*, *T. ligularis*, etc.), mientras que otros distin-

güen sólo una (*T. plumosus*). En todo caso, se trata de gramíneas en macolla que exhiben una importante multiplicación clonal mediante rizomas largos y una discreta reproducción por semillas (SILVA y ATAROFF 1985) y que prosperan bajo regímenes intensos de quemadas. Menos conocida aún es la diversidad genética de las poblaciones de gramíneas. Si bien la mayoría de las especies forman macolla, muchas de ellas se reproducen exclusivamente por semillas, pero no conocemos sus sistemas reproductivos alternativos.

- ¹⁴ El estrato leñoso, formado por árboles de porte bajo y achaparrado que crecen aislados en el pastizal, es mucho más pobre en especies, en especial si lo comparamos con el de las sabanas del Cerrado brasileño. La especie más frecuente, y posiblemente la más importante, es *Curatella americana* (Dilleniaceæ, chaparro), que en algunas áreas llega a formar comunidades casi puras. Otras especies comunes, y caracterís-

TABLA 1. Características de la diversidad de sabanas en las dos grandes regiones con sabanas en Venezuela.

aspecto	región de los Llanos del Orinoco	región del Escudo de Guayana
EXTENSIÓN	Más de 200.000 km ² de sabanas, que representan más del 20% del territorio nacional.	Más de 70.000 km ² de sabanas, que representan más del 15% de la región de Guayana.
PAISAJES	Se distinguen cuatro paisajes principales: altiplanicies (A), llanuras aluviales (U), llanuras eólicas (E) y colinas del piedemonte (P). Las dos primeras son las de mayor extensión.	Tres grandes paisajes: Franja de Sabanas en el piedemonte (P) al norte (la de mayor extensión); la Gran Sabana (G) al sureste y las Islas Sabánicas en Amazonas (A).
GEOLOGÍA Y RELIEVE	La región es esencialmente plana o suavemente ondulada, con excepción de relieves colineanos en las altiplanicies disectadas y en la región del piedemonte andino. La mayor parte está formada por sedimentos cuaternarios, de edad variable. En P hay sabanas sobre rocas paleozoicas, mesozoicas, terciarias y pleistocénicas.	Desde, predominantemente, ondulada en la región norte a plana o suavemente ondulada en el resto. En P y A, las sabanas están a menos de 500 m de altitud. En G, las sabanas están entre 800 y 1.400 m. La mayor parte sobre materiales provenientes de las rocas basales igneo-metamórficas o de areniscas de la suprayacente Formación Roraima.
SUELOS	En sabanas bien drenadas hay desde Entisoles hasta Oxisoles. En áreas de mal drenaje, predominan los Vertisoles y Alfisoles. <i>Alfisols and Ultisols</i> son los suelos más extensos.	Predominan los suelos arenosos (Oxisoles, Entisoles, Ultisoles y Spodosoles).
CLIMA	La precipitación anual aumenta progresivamente de este a oeste, desde 900 mm hasta cerca de 3.000 en la zona pedemontana suroccidental. En toda la región, la precipitación es fuertemente estacional, con 4-5 meses secos y 7-8 meses húmedos. La temperatura media anual es de 27°C.	En P, la precipitación aumenta de este a oeste, desde 1.000 a 1.500 mm con estacionalidad y temperatura similares a los Llanos. La pp aumenta también hacia el sur con apenas 3 meses secos. En G, la pp total varía de norte a sur desde 2.600 a 1.700 mm. Los meses secos no pasan de tres y la temperatura entre 18-24°C.

ticas, son *Bowdichia virgiloidea* (Leguminosæ), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceæ), *Casearia sylvestris* (Flacourtiaceæ), *Palicourea rigida* (Rubiaceæ). Parece existir una tendencia a la exclusión mutua entre varias de las especies de mayor porte (por ejemplo *C. americana*, *B. crassifolia* y *B. virgiloidea*), con la consiguiente dominancia de una de ellas. No sabemos, a ciencia cierta, si esta exclusión es consecuencia de requerimientos de hábitat o de interacciones competitivas entre estas especies. En algunas regiones, aparecen elementos leñosos de distribución restringida que llegan a formar coberturas leñosas casi puras. Por ejemplo, en algunas sabanas eólicas de Apure, *Caraipa llanorum* (Hypericaceæ) aparece como árbol característico (SARMIENTO 1983). En las sabanas gramíneas de la Región Guayana (HUBER 1990), algunos elementos leñosos, ausentes en las sabanas llaneras, aparecen a veces como dominantes, como es el caso de *Platycarpum orinocense* y *P. rhododactylum* (Rubiaceæ), *Chaunochiton angustifolium* (Olacaceæ). Se trata de géneros guayaneses o amazónicos que, por razones aún desconocidas, no penetran en las sabanas estacionales al norte del Río Orinoco.

aspecto	región de los Llanos del Orinoco	región del Escudo de Guayana
FISIONOMÍAS	Presenta un amplio rango de densidad de leñosas, desde sabanas pastizales sin ningún árbol, hasta sabanas densas. En U, predominan las primeras, mientras que en los demás paisajes están representadas todas las fisionomías sin una preponderancia neta de ninguna.	En P y A predominan las sabanas arboladas o arbustivas con corbetera leñosa variable. En áreas bajas cerca de los ríos hay sabana pastizal inundable. En G, predominan las sabanas pastizales bien drenadas.
CONTEXTO ESPACIAL	Las sabanas se entremezclan con selvas megatérmicas de varios tipos. En P se limita con extensas áreas de bosques y matorrales deciduos. A veces, los bosques se encuentran formando pequeñas islas boscosas rodeadas de sabanas arboladas. En la región de los Llanos occidentales, hay extensas selvas semideciduas, que a veces forman mosaicos con las sabanas. Parte de estas selvas se inundan anualmente. En A, las sabanas son muy extensas, apenas interrumpidas por estrechas franjas de bosques de galerías y morichales. Los palmares forman a veces mosaicos con las sabanas, en áreas de inundación.	En P, las sabanas estacionales limitan y a veces forman mosaicos con bosques tropófilos. Las sabanas hiperestacionales se entremezclan con bosques ribereños estacionalmente inundables. En G, hay extensas áreas de sabana ininterrumpida, pero en algunos sectores forma mosaicos con bosques húmedos. En otras, la sabana pastizal y el morichal forman un mosaico. En A, las islas sabánicas se encuentran rodeadas de selvas húmedas, algunas inundables.
FLORA	Relaciones florísticas con otras áreas sábanicas de Guayana, la Amazonia y el Cerrado.	Florísticamente, las sabanas en P y A son muy similares a las de los Llanos, pero en A exhiben elementos de la flora amazónica. En G tienen influencias de la flora de Guayana (Pantepui).

- ¹⁵ Se encuentran algunos estudios puntuales sobre distintos aspectos de las leñosas de la sabana, pero el conocimiento sobre su dinámica ecológica a las distintas escalas es mínimo. Se trata de árboles siempreverdes, esclerófilos, con hojas de distintos tipos y tamaños, y con una fenología característica: renovan el follaje y florecen durante la estación seca (SARMIENTO y MONASTERIO 1983). Esta actividad de crecimiento y la evidencia de mantener altas tasas transpiratorias durante la época seca hacen pensar que las leñosas siempreverdes actúan independientes del ritmo estacional de las precipitaciones mediante acceso al agua freática (MEDINA y SILVA 1990). Ya que crecen aisladas en el pastizal, son sin duda resistentes a las quemadas frecuentes, aunque no conocemos ni los mecanismos de resistencia ni las diferencias entre especies en relación a su respuesta al fuego. Es posible que la persistencia de árboles en la sabana quemada se deba a su capacidad para la multiplicación clonal. Hasta ahora, no hay evidencias ciertas de que las especies de árboles persistentes a pesar de las quemadas, efectivamente, se multiplican clonalmente y los escasos estudios sobre aspectos reproductivos muestran una elevada producción de semillas que involucra un esfuerzo reproductivo importante (GARCÍA-NÚÑEZ *et al.* 1996). Como en el caso de las especies del estrato herbáceo, la diversidad genética de las leñosas es desconocida.
- ¹⁶ En contraste con las anteriores, las *sabanas hiperestacionales* y las *sabanas semiestacionales* se inundan periódicamente, debido al mal drenaje de los suelos. Aún cuando aquellas y éstas son generalmente tratadas como partes de una secuencia topográfica (sabanas de banco-bajío), en realidad, se trata de dos tipos de sabanas sustancialmente distintas. Al igual que en las sabanas estacionales, las gramíneas dominan el estrato herbáceo, pero acá el conjunto de especies es muy distinto al de aquellas sabanas. El número de especies de ciperáceas es mayor y el de leguminosas bastante menor. Además, el estrato leñoso es notablemente menos importante, en la mayoría de los casos inexistente.
- ¹⁷ En estas sabanas se distinguen, claramente, cuatro estaciones hídricas: la estación seca, la de entrada de lluvias, la de anegamiento y la de salida de lluvias. Durante la estación seca (3–4 meses) no hay agua disponible en el suelo y durante la época de anegamiento, que también puede durar de 3 a 4 meses, el suelo permanece saturado de agua y por tanto anóxico. Durante las otras dos estaciones hay agua y oxígeno disponibles para el crecimiento de las plantas. La diferencia entre hiperestacionales y semiestacionales radica en que en estas últimas, la estación seca apenas dura unas pocas semanas. Las especies más comunes de las sabanas hiperestacionales son de los géneros *Andropogon*, *Leersia*, *Panicum*, *Paspalum* y *Sorghastrum*. En las sabanas semiestacionales se encuentran *Hymenachne*, *Leersia*, *Oryza* y *Panicum* (SARMIENTO 1996).
- ¹⁸ Como veremos a continuación, dependiendo de variables geomorfológicas y edáficas, en las distintas regiones uno u otro tipo de sabana se hace dominante o aparecen combinadas formando mosaicos más o menos intrincados. Estos patrones espaciales determinan la diversidad de sabanas a la escala del paisaje.

LA FAUNA DE LAS SABANAS

- ¹⁹ Sería conveniente presentar los comentarios sobre la diversidad faunística para cada uno de los tipos de sabanas explicitados arriba. Sin embargo, los presentamos como una sección aparte en virtud del carácter euroico de la mayor parte de la fauna, en especial de la mastofauna y, además, por el todavía escaso conocimiento disponible en la mayoría de los grupos. Sin embargo, en los casos en que sea necesario y posible,

nos referiremos a las preferencias de hábitat de los grupos en cuestión. La presencia de mosaicos de sabanas estacionales e hiperestacionales, así como de varios tipos de bosques y sabanas, parece un elemento esencial para la riqueza de la fauna local, que en varios casos usa la sabana en forma marginal. No obstante, el papel ecológico que estos animales desempeñan en los ecosistemas sabánicos parece importante y aún no suficientemente esclarecido. Por ello, a pesar de que muchas especies puedan ser descritas como silvícolas, es legítimo incluirlas como integrantes de la diversidad animal de las sabanas, aun reconociendo con Ojasti (1990), que «las sabanas neotropicales carecen de una mastofauna especializada y exclusiva». Esta aseveración es tanto más cierta para los murciélagos.

- ²⁰ Ojasti (1990) analiza la diversidad comparada de la mastofauna de las sabanas del Orinoco con las del Cerrado brasileño. Este autor concluye que la diversidad de pequeños mamíferos aumenta desde los hábitats de mayores contrastes estacionales y estructura más simple (sabanas hiperestacionales, 1–3 especies de roedores) hacia los de mayor complejidad estructural, como las sabanas estacionales arboladas, (3–5 spp. de roedores) y los bosques (3–9 spp. de roedores). En este grupo, el género con más especies es *Oryzomys*. Sin embargo, otros autores encuentran que la diversidad de pequeños mamíferos está positivamente correlacionada con la complejidad vertical del hábitat, más no con la heterogeneidad espacial (AUGUST 1983).
- ²¹ El total de especies de mamíferos reportadas para cuatro localidades de sabanas en los Llanos está entre 60 y 70 especies, de las cuales entre 30 y 40 son de murciélagos (Chiroptera) y las restantes de los demás órdenes. El segundo grupo en riqueza de especies es el de los roedores (Rodentia) con 7–10 especies, seguido de los carnívoros (Carnivora) con 7–8 especies (OJASTI 1990).
- ²² Ramo y Ayarzagüena (1983) discuten varios aspectos de la diversidad faunística de los Llanos, en especial de las sabanas del piedemonte y de las llanuras aluviales. Listan unas 29 especies de aves que prefieren los hábitats de sabanas estacionales antes que los de sabanas hiperestacionales y unas 30 que prefieren éstas últimas. Por supuesto que en muchos casos, el hábitat de sabana es compartido con el de los bosques vecinos, sobre todo para pernoctar y anidar. Más de la mitad de las especies listadas en cada hábitat son insectívoras o carnívoras. Se listan, igualmente, 16 especies de reptiles y 13 especies de mamíferos, la mayoría con preferencia a las sabanas estacionales. Algunas especies se señalan como amenazadas, como por ejemplo la nutria (*Lutra enduris americana*), el caimán (*Cocodylus intermedius*), el jaguar (*Felis onca*), la cuspa (*Priodontes giganteus*) y el manatí (*Trichechus inunguis*).
- ²³ Los estudios sobre la diversidad de insectos son todavía más escasos que los de vertebrados. Bulla (1990), según resultados de varias sabanas, lista un total de 13 órdenes de insectos, de los cuales sólo seis son importantes por su diversidad y abundancia. Más de una cuarta parte de las especies encontradas pertenece al orden Hymenoptera, que es también el de mayor abundancia. Investigando las relaciones entre la diversidad vegetal y la entomofauna, Martínez (1987, citado por BULLA 1990) encuentra que existe una relación causal entre las variables de la vegetación y las de los insectos. En especial, el número de especies de insectos depende de la diversidad y la abundancia de recursos vegetales. Otro resultado interesante se refiere a la comparación entre sabanas quemadas y no quemadas. Las sabanas quemadas tienen mayor abundancia y diversidad de insectos que las no quemadas, aunque la estructura de ambas comunidades es similar.

- ²⁴ A pesar de que existen numerosos estudios puntuales sobre grupos de especies o sobre algunas especies en particular, los estudios sobre la diversidad faunística de las sabanas son todavía escasos.

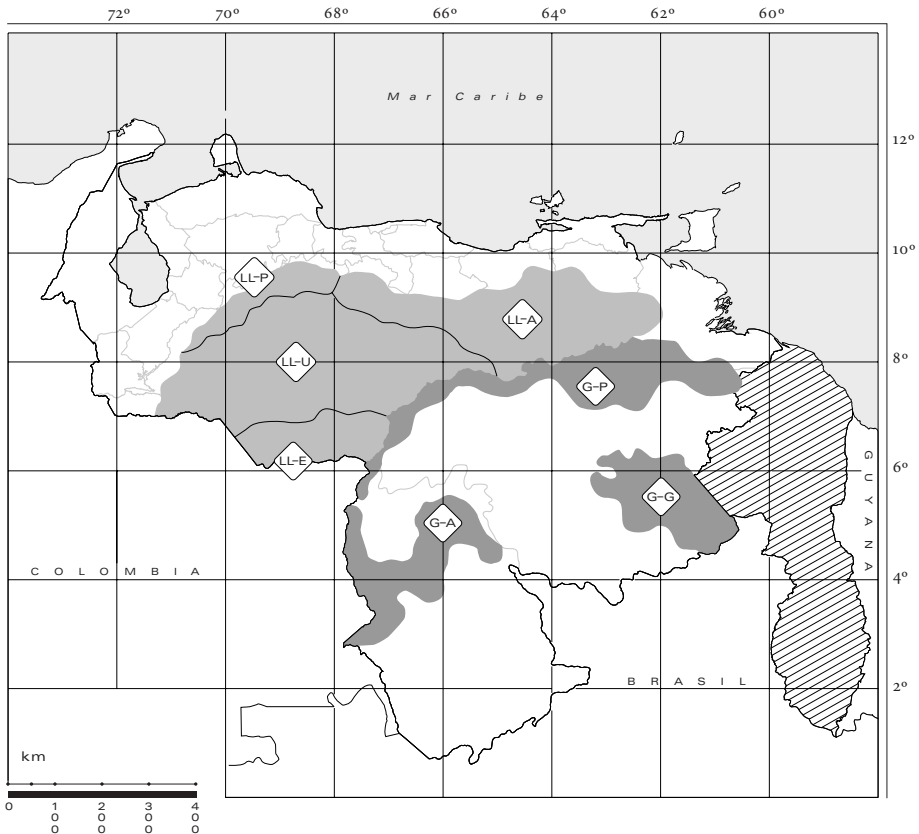
DIVERSIDAD DE PAISAJES DE SABANAS EN VENEZUELA

Sabanas de los Llanos del Orinoco

- ²⁵ Sarmiento (1983) distingue cuatro grandes subregiones de sabanas en los Llanos del Orinoco: las *altiplanicies*, las *llanuras aluviales*, las *llanuras eólicas* y las *colinas del piedemonte* (FIGURA 1). De estas subregiones, las llanuras aluviales son el resultado de deposiciones más recientes de sedimentos por los ríos llaneros. Las otras tres subregiones corresponden a acumulaciones sedimentarias más antiguas, que levantadas por la tectónica cuaternaria fueron aisladas de los procesos sedimentarios subsiguientes y expuestas a procesos erosivos. Las altiplanicies son deposiciones del Plioceno-Pleistoceno inferior (ZINCK y URRIOLO 1970). Las llanuras eólicas parecen correspon-

FIGURA 1. Regiones con sabanas.

espacioLeyenda
a raya del mapa



Al norte del Río Orinoco, la Región de los Llanos,
con cuatro grandes subregiones:

- LL-A. Altiplanicies
- LL-U. Llanuras Aluviales
- LL-E. Llanuras Eólicas
- LL-P. Colinas del Piedemonte

Al sur del Río Orinoco, la Región de Guayana
con tres subregiones:

- G-P. Piedemonte
- G-G. Gran Sabana
- G-A. Islas Sabánicas en el Amazonas

(descripciones en el texto)

der al Pleistoceno superior-Holoceno inferior. La subregión de colinas del piedemonte tiene orígenes más variados. En el piedemonte del estado Cojedes se encuentran desde formaciones cretácicas hasta pleistocénicas (RAMIA 1993), mientras que en el piedemonte de Barinas y Portuguesa las sabanas se encuentran en acumulaciones pleistocénicas de edad variable (ZINCK y STAGNO 1966). Pasaremos ahora a describir brevemente las sabanas en cada una de estas cuatro subregiones llaneras.

- ²⁶ En las *llanuras aluviales* predominan las grandes extensiones planas, con pastizales casi puros que corresponden a sabanas hiperestacionales y semiestacionales. Se distinguen dos paisajes que, aunque similares en fisonomía, tienen contrastes importantes. Por una parte, están aquellas áreas donde se mantienen activos los procesos de sedimentación, con inundaciones estacionales provocadas por el desbordamiento de los ríos, que forman un inmenso delta interior en la región del bajo Apure. A estas sabanas las denomina Ramia (1967), *Sabanas de Paspalum fasciculatum*. Por la otra, las llanuras aluviales subcrecientes, donde los procesos de sedimentación que les dieron origen están ahora inactivos. Este paisaje ocupa la mayor parte de las llanuras aluviales y en él las inundaciones de estación húmeda no ocurren por desbordamiento de los ríos, sino por anegamiento local. Ramia (1967) las llama *sabanas de banco, bajo y estero*.
- ²⁷ La dinámica fluvial, en un patrón complejo de deposiciones, modeló el terreno formando una red de unidades fisiográficas (albardones, napas de limos de desborde, cubetas de desborde y cubetas de decantación), textural y topográficamente distintas, que han experimentado su propia evolución pedogenética. Predominan los sedimentos finos (limos y arcillas), reflejando la disminución del poder de transporte de los ríos que bajan de la cordillera andina. La mayoría de los suelos son Alfisoles e Inceptisoles, con Vertisoles en las posiciones topográficas más bajas. Existe una estrecha relación entre la composición y funcionamiento de las comunidades y las características edáficas, de forma tal que la historia cuaternaria del terreno separa unidades ecológicas con características dinámicas diferentes (SARMIENTO *et al.* 1971b).
- ²⁸ La sabana pastizal, predominante en esta región, alterna con varios tipos de vegetación que ocupan áreas más restringidas. En los bancos altos con mejor drenaje, que siguen los cursos estrechos y sinuosos de los ríos actuales o pasados, pueden encontrarse bosques de galería o sabanas estacionales arboladas. También, pueden alternar con la sabana, palmares de *Copernicia tectorum* o selvas inundables en complejos mosaicos, que se encuentran sobre todo al oeste del estado Apure y al suroeste del estado Barinas.
- ²⁹ Entre las altillanuras de los Llanos orientales de Colombia y las llanuras aluviales, se encuentra una amplia franja cubierta por sedimentos de origen eólico, las *llanuras eólicas*. Se conoce muy poco sobre este paisaje, que parece representar un período seco del Pleistoceno-medio, durante el cual sedimentos provenientes del norte, fueron depositados por el viento (TRICART 1975, ROA 1979). Otras opiniones no creen necesario postular la ocurrencia de esta fase árida para explicar este paisaje (GOOSEN 1971). Al norte del Río Apure se encuentran relictos de este paisaje eólico, parcialmente fosilizados por deposiciones más recientes (RAMIA 1958, SARMIENTO y MONASTERIO 1969).
- ³⁰ Hay tres formas de relieve básicas en este paisaje. Los médanos arenosos, que llegan a tener varios metros de altura, con sabanas estacionales bastante secas debido al drenaje facilitado; las llanuras con material tipo loess parcialmente recubierto por aluviones más recientes y las áreas deprimidas entre médanos, con sabanas hiperestacio-

nales de *Mesosetum* (SARMIENTO 1983). Hacia el sur, predomina la llanura que a veces produce un paisaje ligeramente ondulado, localmente, conocido como «escarceos» (GOOSEN 1971). Hacia el noreste, más cerca del Río Orinoco, hay áreas completamente cubiertas por dunas orientadas del noreste al suroeste. El origen y la dinámica de este paisaje es todavía muy poco conocido (TRICART 1975, FORERO 1978).

- ³¹ En mosaico con las sabanas hiperestacionales y estacionales, se encuentran morichales, con la presencia dominante de la palma moriche (*Mauritia flexuosa*), que siguen los cursos del drenaje. Sarmiento (1983) señala que las sabanas estacionales arboladas están dominadas, casi enteramente, por *Byrsonima crassifolia*.
- ³² Las llanuras aluviales, al igual que las llanuras eólicas, son dedicadas primordialmente a la ganadería extensiva con quemas anuales durante la estación seca. La vegetación de estas sabanas puede considerarse intacta, desde el punto de vista de conservación de sus recursos edáficos y florísticos. Sin embargo, varias especies de vertebrados han experimentado una importante presión antrópica y se encuentran amenazadas en alguna medida. En 1988 el MARNR creó el Parque Nacional Santos Luzardo, con 384.368 ha, ubicado en el sureste del estado Apure y que comprende los dos paisajes (MARNR-BIOMA 1991).
- ³³ Existen estudios básicos de vegetación y suelos del estado Apure, pero falta todavía mucha información de base sobre la fauna, en particular su distribución, tamaños poblacionales, requerimientos ecológicos y respuestas al impacto antrópico. Una iniciativa gubernamental para construir diques que permitan manejar el recurso hídrico, aumentando la capacidad de carga de la sabana, comenzó en 1970 (Programa Módulos de Apure) y ha sido continuada por iniciativa privada. Algunos estudios iniciales evaluaron el impacto de este desarrollo, tanto sobre la flora local como sobre la producción animal y mostraron cambios favorables en la composición de los pastos como en la carga animal (BERRADE y TEJOS 1984, LÓPEZ-HERNÁNDEZ *et al.* 1983). En la actualidad, el CIELAT-ULA, en cooperación con centros europeos, desarrolla investigaciones para evaluar el funcionamiento de estos ecosistemas modulados en comparación con las sabanas no moduladas.
- ³⁴ En los Llanos orientales y centrales (estado Monagas, sur de los estados Anzoátegui y Guárico) se encuentra la región de las *altiplanicies*, que corresponden a la Formación Mesa (FIGURA 1, PÁG. 686). Como mencionamos antes, se formaron durante el Plioceno tardío y el Pleistoceno temprano y fueron sometidas a una serie de procesos morfo-genéticos, como desnivelación tectónica, erosión laminar y regresiva, deflación eólica, sofusión, encorazamiento ferruginoso e inversiones de relieve (COPLANARH 1974). Como consecuencia, las altillanuras han sido fragmentadas y disectadas en varias mesas.
- ³⁵ Las superficies más conservadas ocupan todavía la mayor parte de esta región, sobre todo en Monagas y Anzoátegui. Se trata de altillanuras planas, o suavemente onduladas, con una dominancia de sabanas estacionales cuya cobertura leñosa varía: desde inexistente (fisonomía de pastizal) hasta bastante cerrada (fisonomía de «woodland»). En los Llanos centrales, es frecuente encontrar fisonomías de sabana parque, con islas boscosas que alternan con los elementos leñosos aislados en el pastizal. El estrato herbáceo de estas sabanas, a lo largo de este gradiente de cobertura leñosa, está dominado por *Trachypogon plumosus* (o por varias especies de este género, según el enfoque taxonómico), conocido como «paja saeta» y de donde deriva el nombre de «Sabanas de Trachypogon» que se la ha dado a estas sabanas estacionales (PITTIER 1948). Se trata

de las sabanas más secas de los Llanos del Orinoco, con precipitaciones anuales que promedian entre 900 a 1.100 mm. Los suelos de estas mesas planas son profundos, en su mayoría Ultisoles y Oxisoles (COMERMA y CHIRINOS 1976, COPLANARH 1974). Las enormes extensiones de sabanas, arboladas o no, son a veces interrumpidas por una galería o por un morichal.

- ³⁶ Estas mesas planas son las más utilizadas de la región de Altiplanicies, principalmente para la ganadería extensiva, aunque también son asiento de una importante explotación petrolera, de actividades agrícolas y de plantaciones forestales (SILVA y MORENO 1993). Aparte de los efectos indirectos de la actividad petrolera, esta ha implicado transformaciones importantes del paisaje sabánico que no han sido todavía suficientemente documentadas. Los estudios de impacto ambiental, por su naturaleza, son inéditos o no están a la disposición de los estudiosos. Pero es muy probable que esta industria haya afectado, de manera importante, aspectos tan esenciales para el funcionamiento de dichos ecosistemas como la hidrología, en particular los acuíferos, de cuya extensión y profundidad parece depender la cobertura leñosa de estas sabanas (MEDINA y SILVA 1990). Las actividades agrícolas, que incluyen tanto cultivos anuales (maíz, yuca, algodón, granos) como cultivos permanentes (pinos, frutales), han experimentado importantes fluctuaciones (SILVA y MORENO 1993) sin que se hayan evaluado suficientemente sus consecuencias sobre la estabilidad del ecosistema sabana. Los riesgos de erosión resultantes del uso de estos paisajes deben tomarse en cuenta para el diseño de estrategias de uso (IGAC 1978, RESTREPO y NAVAS 1982). En 1974, fue creado el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, ahora con una extensión de 612.150 ha, el segundo en extensión en el país. Este parque comprende una gran extensión de sabanas de las altiplanicies del sur del estado Guárico, con sabanas estacionales arboladas y con «matas», sabanas hiperestacionales y sabanas semiestacionales.
- ³⁷ En algunas áreas de las altiplanicies, la Formación Mesa muy disectada ha originado un paisaje de cerritos que ocupa una extensión considerable, de aproximadamente una quinta parte de la superficie total de esta formación. Estos cerritos, con sabanas estacionales arboladas dominadas por *Trachypogon*, se encuentran sobre todo al sur de la localidad de Calabozo, en el estado Guárico y son, ecológicamente, mucho más diversos que las mesas planas, formando patrones intrincados con vegetación boscosa y con sabanas hiperestacionales (SARMIENTO 1983). Este paisaje está ampliamente incluido en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito.
- ³⁸ Las mesas son drenadas por unos pocos ríos que las cortan, formando a veces valles encajonados o valles más amplios y con varios niveles de terrazas, sirviendo de asiento a importantes actividades agrícolas (BARREAT y LÓPEZ 1967, ZINCK y URRIOLA 1971).
- ³⁹ La última de estas cuatro regiones llaneras es la de las *colinas del piedemonte*. Este paisaje representa un complejo geológico, geomorfológico, edáfico y vegetacional todavía poco comprendido. Hay sabanas sobre áreas colineanas de variable geología, desde rocas paleozoicas, triásicas, cretácicas y terciarias, hasta acumulaciones pleistocénicas y holocénicas. En estas últimas, las acumulaciones en forma de conos, abanicos y esplayamientos fueron sometidas a la tectónica andina cuaternaria formándose líneas de falla perpendiculares al eje de la Cordillera, que levantaron y bascularon algunas áreas, mientras otras quedaban deprimidas. Estas fueron parcialmente fosilizadas por deposiciones posteriores. La región presenta una pendiente neta hacia el sureste, ocurriendo una transposición progresiva hacia las llanuras aluviales subrecientes.

- ⁴⁰ En la región se presenta un intrincado mosaico de sabanas y bosques, sabanas y morichales, así como mosaicos de sabanas estacionales e hiperestacionales. En la franja más próxima a la Cordillera, están las sabanas sobre colinas y bosques de galería en quebradas y ríos. Es posible que, a un nivel florístico muy detallado, se encuentren diferencias por la geología, pero en estas colinas las sabanas son estacionales, dominadas por *Trachypogon* spp., arboladas con *C. americana*, *B. virgilioides* y *B. crassifolia*, a veces con islas de bosques deciduos (sabana parque) (RAMÍA 1993, SILVA *et al.* 1971).
- ⁴¹ En la franja de abanicos aluviales adosados a estas colinas, la sabana alterna con grandes extensiones de bosques mixtos y selvas de galería que coalescen formando intrincados mosaicos (SARMIENTO *et al.* 1971a, MONASTERIO *et al.* 1971). Las áreas sabánicas son a veces predominantemente estacionales, pero otras forman mosaicos con sabanas hiperestacionales, encontrándose gradientes topográficos desde las posiciones más altas, bien drenadas, pasando por posiciones intermedias hasta las depresiones o cubetas con drenaje restringido y suelos más pesados (SILVA *et al.* 1971). A lo largo de estos gradientes, se encuentra también un gradiente fisonómico y florístico. En las posiciones más altas, la sabana estacional es arbolada, disminuyendo la densidad de leñosas hacia abajo hasta encontrar la sabana hiperestacional sin árboles. El estrato herbáceo de la sabana estacional es mucho más rico en especies que el de las sabanas estacionales de las Altiplanicies o las llanuras eólicas y cambia a lo largo del gradiente edáfico (SILVA y SARMIENTO 1976a,b). A medida que se avanza hacia el sureste, las sabanas hiperestacionales se hacen cada vez más extensas, hasta dominar todo el paisaje en la transición hacia las llanuras aluviales.
- ⁴² Las sabanas del piedemonte son posiblemente las más afectadas por las presiones antrópicas. En esta región hay una densidad poblacional mucho más alta, se concentran una serie de ciudades importantes a lo largo del eje carretero de los Llanos occidentales y la diversidad de suelos y tipos de vegetación, así como los programas de riego, intensifican y diversifican los usos de la tierra. Las sabanas se utilizan preferentemente para ganadería extensiva y para cultivos anuales diversos. Al igual que en las demás áreas, las quemadas son casi anuales y, debido a los frecuentes disturbios, las áreas de sabanas naturales son invadidas, bien sea por gramíneas de origen africano (*Hypparrhenia rufa*) o por malezas (*Hyptis* spp., etc.). La invasión de *H. rufa*, una gramínea alta y muy dominante, excluye no sólo a las gramíneas nativas, sino también a las hierbas latifoliadas que, como las leguminosas, representan una cuota importante de diversidad específica y funcional. Aunque ya no es facilitada por la siembra intencional, como lo fue en el pasado, la invasión progresa a consecuencia del debilitamiento de las especies nativas por sobrepastoreo, por la perturbación de los suelos con maquinarias agrícolas y la adición de fertilizantes. Algunos autores consideran que la exclusión del fuego es un factor que facilita su establecimiento (SAN JOSÉ y FARIÑAS 1983), aunque la mayor parte de las sabanas estacionales invadidas por esta gramínea se queman casi todos los años. En algunas áreas, las sabanas mejor drenadas han sido totalmente reemplazadas por pastos de origen africano (*Brachiaria* spp.), con manejo de potreros y exclusión del fuego. Por tanto, los disturbios de origen antrópico han modificado la composición florística, y seguramente el funcionamiento de estas sabanas en forma considerable, sobre todo en los últimos treinta a cuarenta años, y en función de la proximidad a la carretera de los Llanos occidentales. El impacto humano sobre las selvas de esta región ha sido mucho más dramático que sobre las sabanas, con la destrucción de enormes extensiones boscosas y su reemplazo por pastizales con especies introdu-

cidas. La diversidad ecológica de esta región, y de las sabanas que allí se encuentran, depende en gran medida de la diversidad de tipos de vegetación de selvas y sabanas y de su distribución espacial en mosaicos a varias escalas. Estos mosaicos de alta diversidad están sufriendo un proceso irreversible y acelerado de empobrecimiento. No existe aquí ningún área protegida, o en todo caso que funcione como tal, ya que las reservas forestales (Ticoporo, Caparo, San Camilo) están en proceso de regresión.

Las sabanas de la región Guayana

- ⁴³ Dos distinciones fundamentales se pueden establecer entre las sabanas de Guayana y las de los Llanos. En primer lugar, las sabanas de Guayana no se encuentran sobre sedimentos cuaternarios y en segundo lugar, tienen la influencia florística guayanesa y amazónica. Huber (1982, 1990) ha publicado estudios sobre la distribución, la composición florística y la ecología y biogeografía de las sabanas de Guayana, basándose en sus resultados, se pueden distinguir tres regiones con sabanas: la franja de Colinas del Piedemonte (CP) al norte, la Gran Sabana (GS) en el sureste y las islas sabánicas en el Amazonas (A) (FIGURA 1, PÁG. 686).
- ⁴⁴ Vale la pena considerar la distinción que hace Huber (1982, 1990) en las sabanas de la Región de Guayana. Además de las sabanas estacionales bien drenadas (donde se incluyen las sabanas mesotérmicas de la Gran Sabana, y las hiperestacionales, escasamente representadas en la Cuenca del Río Manapiare) distingue como sabanas algunas formaciones herbáceas: «sabanas amazónicas» (HUBER 1982) y «sabanas herbáceas» (HUBER 1990), que crecen sobre arenas blancas con mayor o menor grado de anegamiento estacional. El autor atiende así a una definición de sabana como ecosistemas macro o submesotérmicos donde el estrato herbáceo es el compartimiento fundamental para el funcionamiento del sistema. A nuestro juicio, si bien pudieran establecerse algunas similitudes funcionales con las sabanas antes descritas, estas formaciones herbáceas no deben incluirse como ecosistemas sabánicos, básicamente debido a la ausencia total y definitiva de un estrato leñoso, como a la escasa importancia de la forma de vida graminoide que es determinante en la dinámica estacional de la sabana, y que le proporciona a este ecosistema su carácter pirófilo y su vocación ganadera.
- ⁴⁵ Las tres regiones sabánicas mencionadas difieren en varios aspectos. Mientras que las islas sabánicas del Amazonas y las Colinas del Piedemonte no pasan de los 500 m de altitud, la Gran Sabana va de 800 a 1.400 m. Esto se traduce en temperaturas medias superiores a 24°C en las primeras y entre 18 y 24°C en la segunda, considerada por Huber (1990) como sub-mesotérmica. La precipitación en CP aumenta de este a oeste desde 1.000 a 1.500 mm y la estacionalidad es muy similar a la de los Llanos. En GS aumenta de sur a norte, desde 1.700 mm a 2.600 mm y en A aumenta de este a oeste de 2.400 a 3.600 mm. En estas dos regiones, la estación seca es relativamente corta y poco intensa, y en muchas áreas sabánicas prácticamente no existe. Bien sea que los materiales provengan de las rocas ígneo-metamórficas del basamento guayanés (A, CP), o de las areniscas de la Formación Roraima (GS), predominan los suelos arenosos, extremadamente pobres.
- ⁴⁶ En CP, predominan las sabanas estacionales arboladas o arbustivas, con cobertura leñosa variable. *Trachypogon* spp., en el estrato herbáceo y *C. americana* en el leñoso, son las especies dominantes. Huber y Alarcón (1988) distinguen un sector nororiental y uno noroccidental. En el primero, *C. americana* llega a formar comunidades casi puras (chaparrales), sobre todo hacia el sector más oriental, donde las sabanas penetran hacia

- el sur. En el sector noroccidental, que incluye el norte del estado Amazonas, el estrato leñoso de algunas sabanas tiene especies como *Platycarpum orinocense*, *Roupala montana* (Proteaceae), *Protium heptaphyllum* (Burseraceae), *Caraipa llanorum* y *Scheelea* sp.
- ⁴⁷ En CP, las sabanas estacionales forman mosaicos con sabanas hiperestacionales y bosques ribereños inundables en las áreas más bajas, próximas a los ríos. Están separadas de los bosques siempreverdes montanos por una franja de bosques decíduos (HUBER y ALARCÓN 1988).
- ⁴⁸ En GS, predominan las sabanas estacionales, con fisonomía de pastizales casi puros, apenas con elementos leñosos enanos que no sobrepasan el estrato gramíneo (*P.rigida*, *B.crassifolia*). Estos pastizales están dominados en algunas áreas por *T.plumosus* y en otras por *Axonopus pruinosisus*. En algunas áreas, aparece la fisonomía de sabanas arboladas o arbustivas, muy abiertas, dominadas por *Bonyunia minor* (Loganiaceae) y *Euphronia guianensis* (Vochysiaceae) (Huber 1990).
- ⁴⁹ En A, las islas sabánicas son áreas muy pequeñas, inmersas en una matriz de selvas húmedas. Las islas con sabanas estacionales, arbustivas y arboladas, se encuentran en las proximidades del Río Ventuari y son similares a las de arriba. Las islas con sabanas hiperestacionales están restringidas a la cuenca media del Río Manapiare, hacia el norte del estado Amazonas. Estas sabanas son muy poco conocidas y experimentan inundaciones muy importantes por el desbordamiento del Río, apenas comienza la época de lluvias en marzo-abril (HUBER 1990).
- ⁵⁰ Las sabanas de Guayana, sobre todo las de GS, A y el sector occidental de CP, no están sometidas a presiones antrópicas importantes, y aunque parecen experimentar quemadas, no son tan frecuentes como en los Llanos. GS pertenece al Parque Nacional Canaima. Las sabanas estacionales arboladas del sector oriental de CP, son asiento de ganadería extensiva, con un régimen de quemadas anual. La influencia florística amazónica y guayanesa, puesta de manifiesto por la presencia de especies leñosas ausentes en los Llanos, representa una diferencia importante con aquellas sabanas (HUBER 1990).

Recomendaciones

- ⁵¹ Las sabanas constituyen uno de los ecosistemas más importantes de Venezuela, tanto por su extensión como por sus características únicas. La biodiversidad de la sabana está amenazada por varios procesos, aunque su capacidad de recuperación, o resiliencia, es notable. Las mayores amenazas consisten en la drástica reducción de la biodiversidad de especies vegetales, principalmente herbáceas, como consecuencia de la invasión muy extendida de las sabanas estacionales por *Hypparrenia rufa* y la homogeneización del paisaje debido a la destrucción de los mosaicos de sabanas y bosques de distintos tipos por las actividades agrícolas y pecuarias.
- ⁵² Si bien hay una importante bibliografía sobre distintos aspectos biológicos y ecológicos, quedan todavía muchas preguntas por contestar. Para adelantar estas investigaciones, hay un factor limitante que requiere ser superado: la escasez de recursos humanos calificados para la investigación científica y debidamente especializados en los estudios de sabanas tropicales. Los estudios sobre la biodiversidad de las sabanas y su conservación se verían favorecidos con la adopción de programas nacionales que promuevan la cooperación entre centros de investigación, la formación de investigadores orientados hacia esta temática y la interacción con los productores y técnicos que manejan dichos ecosistemas.

REFERENCIAS

- AUGUST, P. V. 1983.
The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- BARREAT, N. y LÓPEZ, M. 1967.
Estudio edafotécnico preliminar de las principales series de suelos del sistema de riego del Río Guárico. Ministerio de Obras Públicas (MOP). División de Edafología. Caracas, Venezuela.
- BERRADE, F. y TEJOS, R. 1984.
Productividad primaria aérea neta en diferentes unidades fisiográficas del módulo «Fernando Corrales», Apure, Venezuela. *Revista unellez de Ciencia y Tecnología (Barinas, Venezuela)* 2:17-34.
- BUDOWSKI, G. 1956.
Tropical savanna vegetation, a sequence of forest fellings and repeated burnings. *Turrialba* 6:23-33.
- BULLA, L. 1990.
Entomofauna de las sabanas venezolanas, en *Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización* (ed. G. Sarmiento), pp. 295-332. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- COLE, M. 1986.
The savannas: biogeography and geobotany. Academic Press, London, UK.
- COMERMA, J. y CHIRINOS, A. V. 1976.
Características de algunos suelos con y sin horizonte argílico en las mesetas orientales de Venezuela. *Agronomía Tropical* 27:181-206.
- COPLANARH. 1974.
Regiones centro oriental y oriental. Inventario Nacional de Tierras, Publ. 35. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela.
- EWEL, J. J. y MADRIZ, A. 1965.
Mapa de las Zonas de Vida de Venezuela. Ministerio de Obras Públicas (MOP). Caracas.
- FORERO, M. C. 1978.
Patrones de dunas en los Llanos orientales de Colombia sobre imágenes ERTS-MMS y fotografías aéreas. *Revista Cif* vol. 4 núm. 1.
- GARCÍA-NÚÑEZ, C., AZÓCAR, A. y SILVA, J. F. 1996.
Fruit, seed production and size structure in some evergreen tree species of the Venezuelan savannas. *Proceedings of the 1st International Symposium of Tropical Savannas and VIII Symposium on Cerrado*, pp. 284-289. EMBRAPA-CPAC, Brasilia.
- GOOSEN, D. 1971.
Physiography and soils of the Llanos orientales, Colombia. ITC, Enschede, The Netherlands. Serie B, núm. 64.
- HAMMEN, T. VAN DER. 1983.
The palaeoecology and palaeogeography of savannas, en *Tropical Savannas* (ed. F. Bourlière), pp. 19-35. Elsevier, Amsterdam.
- HUBER, O. 1982.
Significance of savanna vegetation in the Amazon Territory of Venezuela, en *Biological Diversification of the Tropics* (ed. G. T. Prance), pp. 221-244. Columbia Univ. Press, NY.
- HUBER, O. 1990.
Sabanas y tipos de vegetación relacionados de la región del Escudo de Guayana en Venezuela, en *Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización* (ed. G. Sarmiento), pp. 57-98. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- HUBER, O. y ALARCÓN, C. 1988.
Mapa de Vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), Caracas, Venezuela.
- HUECK, K. 1960.
Mapa de la Vegetación de Venezuela. Caracas.
- IGAC. 1978.
Capacidad de uso actual y futuro de las tierras de la Orinoquia colombiana. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vol. 14. Bogotá, Colombia.
- KELLMAN, M. y TACKABERRY, R. 1997.
Tropical Environments: the functioning and management of tropical ecosystems. Routledge, London.
- LASSER, T. 1969.
Origen de las formaciones vegetales de nuestros Llanos. *Acta Botánica Venezuelica* 4:23-52.

- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, D., SOSA, M., YÁNES, L. y GARCÍA, L. 1983. Annual budget of some elements in a flooded savanna (Módulo Experimental, Mantecal, Venezuela). *Ecological Bulletin* 35:541-545.
- MARNR-BIOMA. 1991. *Plan de Ordenación y Manejo del Parque Nacional Santos Luzardo. Tomo 1.* Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.
 - MEDINA, E. y SILVA, J.F. 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.
 - MEDINA, E. y HUBER, O. 1992. The role of biodiversity in the functioning of savanna ecosystems, en *Biodiversity and Global Change* (eds. O.T. Solbrig, H.M. van Emden y P.G.W.J. van Oordts), pp. 139-158. IUBS, Paris.
 - MONASTERIO, M., SARMIENTO, G. y SILVA, J.F. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales. III. El sur del Estado Barinas. *Acta Científica Venezolana* 22:153-169.
 - OJASTI, J. 1990. Las comunidades de mamíferos en sabanas neotropicales, en *Las Sabanas Americanas: aspectos de su biogeografía, ecología y utilización* (ed. G. Sarmiento), pp. 259-294. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
 - PITTIER, H. 1948. Apuntes sobre la geobotánica de Venezuela en, *Trabajos Escogidos*, pp.153-172. Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), Caracas.
 - RAMIA, M. 1958. Los médanos del Guárico occidental. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 20:41-53.
 - RAMIA, M. 1967. Tipos de sabanas de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27:264-288.
 - RAMIA, M. 1993. *Ecología de las sabanas del Estado Cojedes: relaciones vegetación-suelo en sabanas secas.* Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela.
 - RAMO, C. y AYARZAGUENA, J. 1983. *Fauna Llanera: apuntes sobre su morfología y ecología.* Cuadernos Lagoven. Caracas, Venezuela.
 - RESTREPO, H. y NAVAS, A. 1982. Conservación de suelos en la Orinoquia: la erosión física y química y el establecimiento de praderas con diferentes niveles de labranza. *Suelos Ecuatoriales* 12:146-160.
 - ROA, P. 1979. Génesis y evolución de los médanos en los Llanos centrales de Venezuela: testimonio de un clima desértico. *Acta Biológica Venezuelica* 10:19-49.
 - SAN JOSÉ, J.J. y FARIÑAS, M. 1983. Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64:447-453.
 - SARMIENTO, G. 1983. The savannas of tropical America, en *Tropical Savannas.* (ed. F. Bourlière), pp. 245-288. Elsevier, Amsterdam.
 - SARMIENTO, G. 1984. *The Ecology of Neotropical Savannas.* Harvard University Press. Cambridge, Mass.
 - SARMIENTO, G. 1996. Ecología de pastizales y sabanas en América Latina, en *Biodiversidad y Funcionamiento de pastizales y Sabanas en América Latina* (eds. G. Sarmiento y M. Cabido), pp.15-24. Ediciones CYTED y CIELAT, Mérida, Venezuela.
 - SARMIENTO, G. y MONASTERIO, M. 1969. Corte Ecológico del Estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28 (115-116):83-106.
 - SARMIENTO, G. y MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology, en *Tropical Savannas* (ed. F. Bourlière), pp. 79-108. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam.
 - SARMIENTO, G., MONASTERIO, M. y SILVA, J.F. 1971a. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales. I. Las unidades regionales. *Acta Científica Venezolana* 22:52-61.
 - SARMIENTO, G., MONASTERIO, M. y SILVA, J.F. 1971b. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales. IV. El oeste del Estado Apure. *Acta Científica Venezolana* 22:170-180.
 - SILVA, J.F. y SARMIENTO, G. 1976a. La composición de las sabanas de Barinas en relación con las unidades edáficas. *Acta Científica Venezolana* 27:68-78.

- SILVA, J.F. y SARMIENTO, G. 1976b. Influencia de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de componentes principales y su interpretación. *Acta Científica Venezolana* 27:141-147.
- SILVA, J.F. y ATAROFF, M. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* 6: 41-51.
- SILVA, J.F. y MORENO, A. 1993. Savanna Land Use in Venezuela, en *The World's Savannas* (eds. M.D. Young y O.T. Solbrig), pp. 239-257. UNESCO-MAB, Paris.
- SILVA, J.F., MONASTERIO, M. y SARMIENTO, G. 1971. Reconocimiento ecológico de los Llanos occidentales. II. El norte del Estado Barinas. *Acta Científica Venezolana* 22:61-72.
- TAMAYO, F. 1955. *Mapa Fitogeográfico de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), Caracas, Venezuela.
- TRICART, J. 1975. *Existencia de médanos cuaternarios en los Llanos del Orinoco*. *Colombia Geográfica* vol. 5 (1):1-18. IGAC. Bogotá, Colombia.
- VARESCHI, V. 1992. *Ecología de la Vegetación Tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- ZINCK, A. y STAGNO, P. 1966. *Estudio edafológico de la zona del Río Santo Domingo – Río Paguey, estado Barinas*. Ministerio de Obras Públicas (MOP). División de Edafología, Caracas.
- ZINCK, A. y URRIOLOA, P. 1970. *Origen y evolución de la Formación Mesa, un enfoque edafológico*. Ministerio de Obras Públicas (MOP). División de Edafología, Barcelona, Venezuela.
- ZINCK, A. y URRIOLOA, P. 1971. *Estudio edafológico del Valle del Río Guarapiche, estado Monagas*. Ministerio de Obras Públicas (MOP). División de Edafología. Caracas, Venezuela.