

Biogeografía

© Juan Carlos García Codron

Tema 6. Biogeografía de las regiones tropicales ecuatoriales



6.1 El calor y la pluviosidad como factores de diferenciación.

6.2 Los ambientes tropicales, entre el mito, el saqueo y la conservación.

6.3. Los biomas de las regiones tropicales e intertropicales.

6. BIOGEOGRAFÍA DE LAS REGIONES TROPICALES Y ECUATORIALES



6.1 El calor y la pluviosidad como factores de diferenciación

Los biomas tropicales y ecuatoriales ocupan la mayor parte de la superficie comprendida entre los trópicos de Cáncer y de Capricornio. Suelen excluirse de ellos los desiertos, que tienen un carácter azonal, y algunas áreas que, por su altitud, adquieren caracteres diferenciados y que se analizan dentro de las áreas de montaña. La superficie abarcada por estas regiones es amplísima y en su interior, inevitablemente, existen importantes contrastes. Sin embargo, todas ellas comparten una serie de rasgos comunes que justifican su análisis conjunto y la transición entre unas y otras suele ser gradual dando lugar a amplias franjas de ecotono y a una notable permeabilidad de sus límites.

El rasgo más característico de los ecosistemas intertropicales es que todos ellos están sometidos a temperaturas elevadas durante todo el año siendo las amplitudes térmicas tanto estacionales como diurnas muy moderadas. En las zonas más próximas al Ecuador, la estacionalidad puede incluso llegar a ser prácticamente nula. Dadas estas circunstancias, y como el calor es, hasta cierto límite, favorable a la vida, los seres vivos no necesitan disponer de recursos para enfrentarse al frío ni adaptar el ritmo de su desarrollo a ciclos de temperatura.

Sin embargo, las precipitaciones varían enormemente ya que entre los trópicos se encuentran todo tipo de situaciones desde desiertos en los que las lluvias son prácticamente nulas, hasta los lugares más lluviosos de planeta ("record" difícil de establecer por la insuficiencia de los datos pero que podría situarse en el Chocó colombiano o en Cherrapunji en la India). Por eso el total precipitado (del que depende la

cantidad de agua disponible), junto a la distribución estacional de las lluvias son los factores que en mayor medida determinan la distribución de los seres vivos.

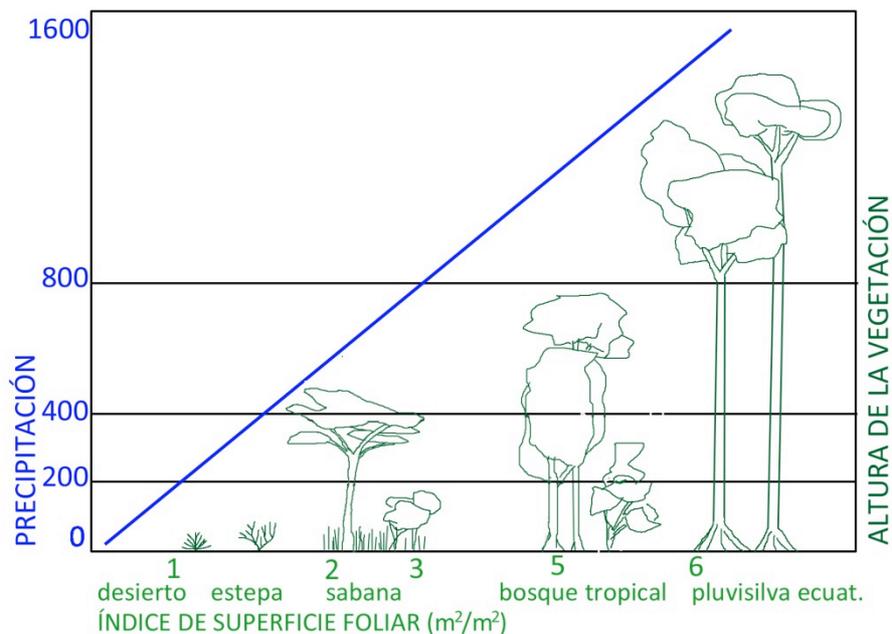
En esquema la distribución de las precipitaciones es muy sencilla ya que tanto el número de días de lluvia como los totales registrados aumentan regularmente desde los trópicos hasta el Ecuador:

En torno a los trópicos los anticiclones bloquean las precipitaciones durante todo el año y no existen meses lluviosos lo que da lugar a los desiertos tropicales (ver capítulo dedicado a las regiones áridas).

En el Ecuador, las precipitaciones se producen abundantemente a lo largo de todo el año y no existen estaciones secas (clima "Ecuatorial").

Por fin, entre uno y otro extremo, existe una amplia franja intermedia en la que a lo largo de cada año alternan una estación húmeda (más prolongada cuanto más baja sea la latitud) y otra seca (clima/s "Tropical/es").

Este progresivo aumento de las precipitaciones desde los trópicos hasta el Ecuador explica la diversidad de ambientes que existen en estas regiones. Así, a medida que disminuye la latitud, se suceden el desierto, una estepa tropical, la sabana, los bosques tropicales y la pluvisilva ecuatorial.



Relación entre el volumen de las precipitaciones, la altura de la vegetación, el índice de masa foliar (superficie de las hojas por cada m2 de superficie de suelo) y los distintos tipos de biomas tropicales desde los trópicos (izquierda) hasta el Ecuador (derecha).

Fuente: Reelaboración a partir de Bonan, G. (2002). Ecological climatology. Concepts and applications. Cambridge U.P.

El esquema citado, muy patente en África, queda algo distorsionado por efecto del relieve o de la desigual distribución de tierras y mares en América y Asia aunque los ambientes resultantes son similares y guardan la misma relación con las precipitaciones que los que se observan en África o Australia.

6.2 Los ambientes tropicales, entre el mito, el saqueo y la conservación

Todavía en la actualidad en Europa mucha gente tiene una imagen idealizada y romántica de la sabana o de la “selva virgen” (entendiendo por tal los bosques tropicales y ecuatoriales). Todas esas personas imaginan aquellos lugares como entornos prístinos muy hermosos (no se concibe que “lo natural” no lo sea), pero impenetrables, “inexplorados”, hostiles y llenos de peligros para el “hombre blanco” dada su supuesta “falta de adaptación” a ellos.

Esta visión eurocéntrica de los ambientes intertropicales data del siglo XIX, momento de las grandes “exploraciones” y de los libros de viajes y ha sido perpetuada a través de los manuales escolares, los libros de aventuras o los relatos de misioneros de la primera mitad del siglo XX, en los que se describían los territorios y poblaciones sometidos a las administraciones coloniales en términos paternalistas e incidiendo mucho en las dificultades que era necesario vencer para domeñar el territorio y “civilizar” a sus habitantes.



Representación de la selva de Guayana en 1839.

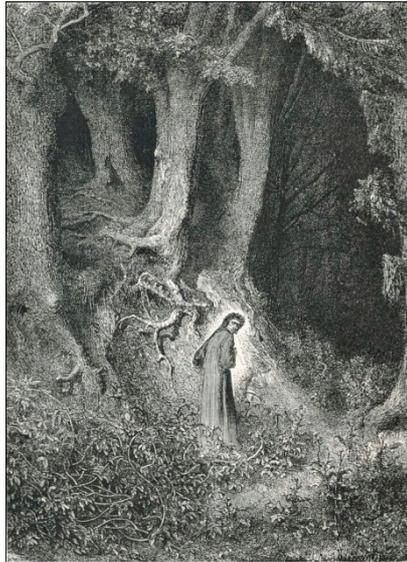
Imagen: documento de dominio público

En la actualidad, el lenguaje y la consideración que reciben los países de aquellas regiones han cambiado pero la fascinación y el halo de misterio que ejerce su entorno no han variado demasiado, alimentados por el cine (“Memorias de África”, “La Selva Esmeralda”...), la caricaturización de un cierto “exotismo” por parte de la industria turística o la propia autocomplacencia de mucha gente, reconfortada por la idea de vivir en un país “normal” en el que no existen todos esos “inconvenientes”.

La idea de la “selva virgen” forma parte del inconsciente colectivo y lleva a imaginar una naturaleza “pura” que se mantendría intacta en algunas regiones “inexploradas” de la tierra. Es cierto que en la Amazonia, Indonesia, Papuasias y otros lugares todavía existen bosques primarios que nunca han sido hollados por personas procedentes de otras regiones pero esto también ocurre en Siberia o en el Noroeste de Canadá donde se dice que es preciso “matar el árbol para hacer tierra”.

De hecho, esta concepción del bosque siempre ha existido (al menos en la cultura occidental) y éste ha sido considerado a lo largo de la historia como la frontera entre “lo humano” y lo “no humano”, entre “la cultura” y “lo salvaje” o, incluso, entre “mi entorno” y “el entorno que no conozco”. Recuérdese que la palabra “forastero” designa al que viene “de otro sitio” pero su raíz latina hace referencia al bosque (“foresta”). Lo “no humano” se considera incontrolado y asusta: el que se adentra en la “selva virgen” “está condenado” a

perdersse y a angustiarse por la soledad y por el sentimiento de indefensión frente a lo desconocido.



Hasta una época muy reciente el bosque ha simbolizado lo desconocido y ha producido fascinación a la vez que temor. .

Imagen: la entrada del infierno. Grabado de Gustave Doré para la Divina Comedia. Documento de dominio público.

Los grandes bosques fueron explorados, explotados y, en su mayor parte, destruidos entre el Neolítico y la Edad Moderna en toda Europa y la totalidad del espacio se ha terminado incorporando en el “territorio cotidiano” de sus habitantes. Sin embargo, esa noción de “frontera” pervive en el imaginario colectivo aunque desplazada a las “regiones inexploradas” del trópico.

Sin embargo, los entornos tropicales, pese a ser relativamente nuevos para los habitantes de latitudes medias o incluso para la ciencia, fueron probablemente la cuna de la humanidad y en su gran mayoría han sido ocupados desde hace milenios. Los habitantes de estos medios conocían muy bien el ambiente en el que se desenvolvían, desarrollaron modos de vida adaptados a él y explotaron selectivamente la totalidad del territorio y de sus recursos.



Algunas regiones que los exploradores europeos encontraron cubiertas de selva estuvieron ocupadas, siglos atrás, por cultivos o ciudades o fueron explotadas por distintos grupos humanos.

Foto: recuperación de la selva y crecimiento de grandes árboles sobre las ruinas del templo medieval de Ta Prom, en Angkor Vat (Camboya).

En muchos casos la población era reducida por lo que el medio se recuperaba fácilmente tras el paso de una comunidad y los impactos que ésta producía eran limitados (o no han dejado huellas que hayamos sido capaces de identificar). Sin embargo, en otros, la presión humana fue mayor y el medio quedó irremediadamente alterado por ella dando lugar a formaciones de sustitución, cuando no a nuevos ambientes, que los primeros exploradores y científicos consideraron “vírgenes” a la vista de su exuberancia y del carácter novedoso que tenían para ellos.



Las roturaciones incontroladas están transformando radicalmente los paisajes tropicales y suponen la destrucción de ecosistemas insustituibles.

Foto: nuevos cultivos a costa de superficies forestales en la amazonia (distrito del Beni, Bolivia).

Los ejemplos son numerosos e incluyen la selva que recubrió extensiones anteriormente roturadas por los mayas en el Sur de México, la jungla instalada sobre las ruinas del antiguo imperio Khmer en Camboya o, incluso, amplias extensiones de la Amazonia en las que antes de la llegada de los europeos existieron sociedades sedentarias muy pobladas que roturaron el bosque para practicar la agricultura. Y lo mismo se puede decir de la mayoría de las sabanas que, en su apariencia actual, son el resultado de los incendios repetidos y de una presión ganadera a veces milenaria. Con todo, y aunque la idea, muy extendida, del indígena respetuoso con el medio y preocupado por la sostenibilidad de sus prácticas vuelve a ser un mito con escaso fundamento, es evidente que en las áreas intertropicales se han conservado muchas áreas de bosque gracias a la escasa presión que las poblaciones nativas ejercieron sobre el medio y a la gran capacidad de recuperación de éste. Sin embargo, la destrucción o crisis de los modos de vida ancestrales dieron paso a la aparición de nuevas formas de explotación del territorio, a veces importadas miméticamente desde otras regiones y absolutamente inadaptadas a las particularidades de los trópicos, y a un incremento sin precedentes de la presión ejercida sobre el medio. Durante el periodo colonial no existía la actual conciencia ambiental, los derechos sobre la tierra de los pueblos autóctonos no eran reconocidos y se produjo una apropiación de extensas superficies para su roturación y puesta en cultivo o conversión en pastos. Estas prácticas adquirieron su máxima intensidad en la primera mitad del siglo XX favorecidas por el derrumbamiento de las sociedades tradicionales y la aparición de los cultivos destinados a la exportación (hevea, cacahuete, cacao, café...) pero la situación se ha prolongado hasta la actualidad con la anuencia de la mayoría de los gobiernos o incluso estimulada por ellos. Por fin, el fuerte aumento de la presión demográfica y la sedentarización de la población se han convertido durante las últimas décadas en nuevos factores de presión de forma que la frontera agraria sigue progresando a costa del bosque en la mayoría de los países a un ritmo imparable (Brasil, Indonesia, Malasia...) causando el saqueo de los recursos y la destrucción de un patrimonio único.

Como consecuencia de todo lo anterior, hay países de la franja intertropical en los que los bosques han desaparecido totalmente y donde el medio está tan artificializado como podría estarlo el de cualquier “viejo país” de latitudes medias pero con el agravante de que la pobreza, la escasa conciencia ambiental y la debilidad de los gobiernos dificultan mucho la adopción de políticas de conservación-recuperación como las existentes en los países más ricos.



En la actualidad la mayor parte de la superficie de las regiones intertropicales está tan antropizada como puede estarlo la de las latitudes medias y muchos de los rasgos de sus paisajes más valiosos tienen un origen cultural.

Foto: arrozales en terrazas en Blimbing (Bali-Indonesia).

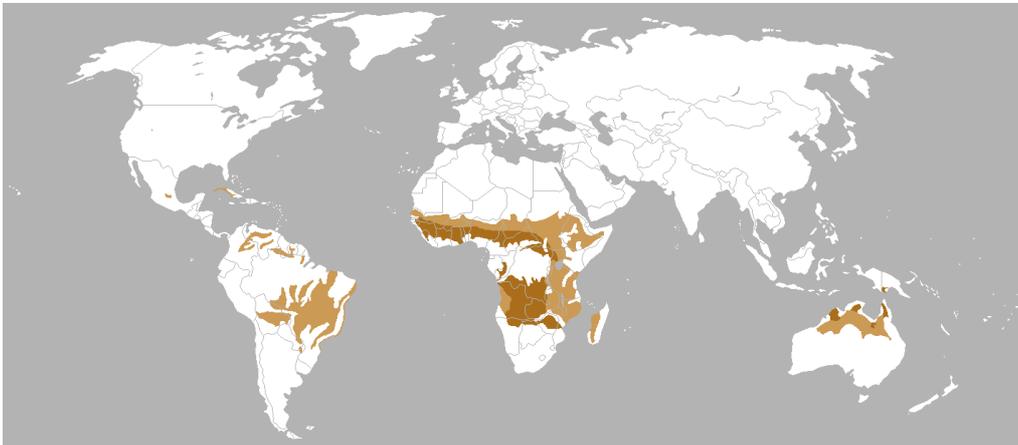
6.3 Los biomas de las regiones tropicales e intertropicales

Los límites entre los diferentes biomas de las regiones tropicales no son tan netos como los que se observan en otras regiones del mundo y no todos los biogeógrafos adoptan la misma clasificación ni las mismas denominaciones a la hora de describirlos. Dada la limitación de espacio, los distintos medios existentes serán agrupados en tres grandes ámbitos de carácter zonal que presentan rasgos paisajísticos y ecológicos bien diferenciados y resultan adecuados a nuestros objetivos:

- las sabanas
- los bosques tropicales (que pueden ser de varios tipos: caducifolios, semicaducifolios, xerófilos...)
- la pluvisilva ecuatorial (dentro de la cual incluimos los bosques monzónicos)

Además, se dedicará un apartado a los medios marinos y litorales que son muy interesantes por su enorme riqueza y originalidad respecto a los de las demás áreas.

6.3.1 Las sabanas



Extensión de la sabana de gramíneas (tono claro) y de la sabana arbolada/ bosque xerófilo tropical (tono oscuro).

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

Las sabanas son formaciones abiertas dominadas por plantas herbáceas, principalmente gramíneas, salpicadas por árboles y arbustos. Propias de las regiones semiáridas de los trópicos, se sitúan...

...entre las estepas que rodean a los desiertos (formaciones exclusivamente herbáceas que se imponen a medida que aumenta la aridez)...

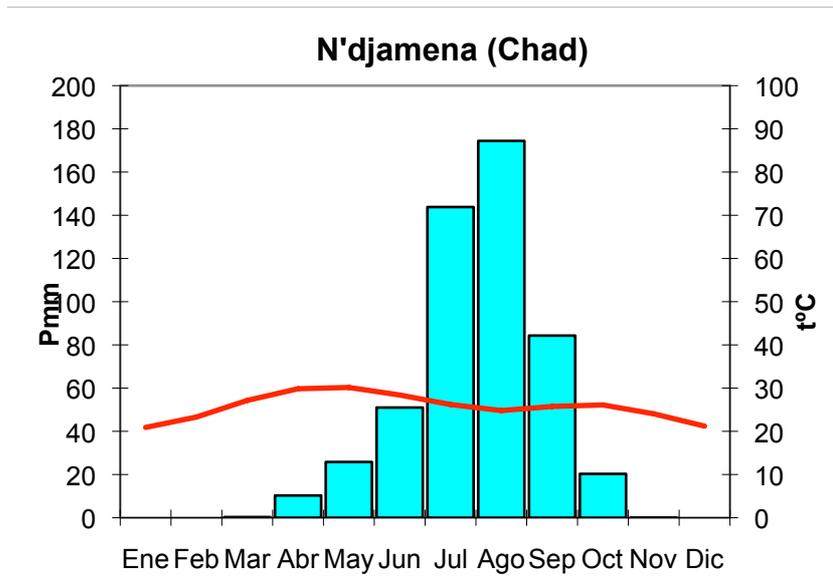
...y los bosques (constituidos principalmente por árboles y que se hacen dominantes allí donde llueve más).

Los árboles y arbustos están más o menos dispersos por el territorio y su abundancia depende de la cantidad de agua disponible a lo largo del año.

El término "sabana" es de origen caribe y designa una llanura herbácea aunque las sabanas más extensas y características se localizan en África subsahariana, oriental y meridional. En América del Sur se extienden al Norte y Sur de la cuenca amazónica y en gran parte de la del Orinoco. Además, está bien representada en Australia y en algunas zonas de la India y del Sureste asiático.

El clima de la sabana

Aunque presentan una cierta diversidad interior, los climas de las regiones de sabana se caracterizan siempre por la alternancia entre dos estaciones muy contrastadas: una seca durante invierno y otra lluviosa estival. La amplitud térmica es reducida por lo que, con la excepción de las posiciones más continentales (donde las noches pueden ser relativamente frías en invierno), las temperaturas son altas durante todo el año y el ritmo de las estaciones está marcado por las precipitaciones en lugar de por la temperatura (lo que justifique que se hable de la "estación de las lluvias" o de la "estación seca").



Climodiagrama de N'Djamena (Chad). Las precipitaciones son escasas y se producen en verano ("estación de las lluvias") pero desaparecen totalmente en invierno ("estación seca"). Las temperaturas son siempre altas y presentan una escasa amplitud térmica.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

En la estación seca las masas de aire proceden de los anticiclones subtropicales y generan cielos despejados y temperaturas altas a muy altas que alcanzan sus valores máximos en las semanas anteriores a la llegada de las lluvias. La estación lluviosa dura entre tres y cinco meses, dependiendo de la distancia al Ecuador, y es menos calurosa ya que las lluvias, que caen en forma de fuertes chubascos tormentosos, rebajan la temperatura a la vez que incrementan considerablemente la humedad ambiental.

El total anual de precipitaciones aumenta en dirección al Ecuador y puede oscilar entre 300/400 y más de 1000 mm aunque es posible que, en su origen, la verdadera sabana se limitara a ocupar las áreas con lluvias inferiores a 500 mm y que las que hoy existen por encima de este umbral climático, tengan un origen antrópico.



La marcada estacionalidad de la sabana marca el ritmo de todos los seres vivos que viven en ella.

Fotos: imagen de la sabana durante la estación lluviosa en Taneka Beri, Benin (izquierda) y durante la seca en el P.N. de Mahango, Namibia (derecha).

Los suelos

Los suelos de las regiones de sabana pueden ser de varios tipos como, entre otros,

- los latosoles, suelos ferruginosos rojos con óxidos de hierro y manganeso,
- suelos lateríticos con aparición de costras subterráneas o aflorantes en caso de erosión
- suelos negros en los que la materia orgánica se mezcla con la arcilla en las zonas de peor drenaje, etc.

Los que ocupan mayores superficies son los primeros, los latosoles, típicamente tropicales y caracterizados por un bajo contenido en materia orgánica, una fuerte alteración de la roca madre y un color rojo intenso producido por la acumulación de compuestos de hierro. Son similares a los de la pluvisilva ecuatorial y serán descritos en ese capítulo.

Estos suelos se generan bajo climas en los que durante buena parte del año se producen al mismo tiempo temperaturas elevadas y precipitaciones abundantes. En estas condiciones, la humificación y mineralización de los restos orgánicos es muy rápida, y aunque la exportación de nutrientes por el agua de arroyada es importante, el suelo es más fértil que en los bosques y selvas tropicales.

Las lateritas también son típicas de las regiones tropicales y se caracterizan por su pobreza en sílice y elevado contenido en hidróxidos metálicos. En estas regiones el agua tibia y ácida altera fácilmente los feldespatos liberando aluminio y óxidos de hierro que permanecen en superficie. Sin embargo, la estación seca propicia otro proceso: la lateritización o aparición de una costra metálica, dura y espesa, que constituye la laterita y que puede suponer una limitación muy importante para la vegetación o la agricultura. La erosión del suelo, favorecida por determinadas actividades humanas, favorece el afloramiento de las costras lateríticas y, con ella, una fuerte pérdida de potencialidad del territorio afectado por el fenómeno.



La alteración de la vegetación y del suelo favorece la aparición de costras lateríticas que pueden ser tan duras como el cemento. Una vez que éstas recubren la superficie, el crecimiento de plantas o la práctica de la agricultura se vuelven muy difíciles

Foto: costra laterítica en la zona de Kopargo (norte de Benín).

La vegetación de la sabana

La sabana característica consta de dos estratos bien diferenciados, el herbáceo y el arbóreo.



Las sabanas son espacios abiertos tapizados por una densa cubierta herbácea y salpicados de árboles.

Foto: sabana con hierba del elefante y baobabs en Mbour (Senegal)

El estrato herbáceo está dominado por gramíneas que, tal como ya se ha comentado en el capítulo dedicado a la estepa, están muy bien adaptadas a las condiciones ambientales de estos hábitats abiertos. Existen muchas especies aunque merecen destacarse las llamadas hierbas del elefante (*Pennisetum* sp, *Miscanthus* sp), o las pertenecientes a los géneros *Imperata* o *Andropogon*. Su crecimiento es muy rápido lo que permite a algunas de ellas superar 3m de altura durante la estación de las lluvias.



Las acacias son los árboles más frecuentes en las sabanas de todo el mundo. Suelen tener hojas pequeñas para limitar las pérdidas de agua, espinas, tallos muy leñosos y carácter caducifolio.

Foto: acacia de las sabanas del Sur de África.

A su vez, el estrato arbóreo está compuesto en su mayor parte por especies caducifolias que, al desprenderse de la hoja durante el período seco, limitan las pérdidas de agua por transpiración a costa de reducir (o prácticamente paralizar) su actividad fisiológica durante todo ese tiempo. No obstante, hay especies que siguen desarrollando la

fotosíntesis gracias a la clorofila contenida en sus ramas más jóvenes o incluso en sus espinas. Las más características pertenecen al grupo de las acacias, género muy extendido por las regiones tropicales de todo el mundo, aunque junto a ellas aparecen diversos árboles de géneros como *Albizia*, *Prosopis* u otros así como numerosas palmáceas.

Además, la mayoría de los árboles presentan otras adaptaciones para superar la sequía estacional: las hojas son muy pequeñas reduciendo la superficie transpirante y la exposición a los rayos solares y gran parte de ellas han sido sustituidas por espinas que sirven para disuadir a los herbívoros y permiten mantener la fotosíntesis durante todo el año.



Los baobabs son árboles africanos cuyos troncos alcanzan dimensiones gigantescas

Foto: mercadillo instalado a la sombra de un viejo baobab en el área de Saloum (Senegal).

Otros árboles son perennifolios que, en la mayoría de los casos, disponen de hojas coriáceas muy resistentes a la sequía y, a veces, almacenan agua en sus troncos o raíces. Esta última estrategia alcanza su máxima expresión en los baobabs (*Adansonia* sp) y en las ceibas (*Ceiba* sp), voluminosos árboles caducifolios muy característicos de las sabanas africanas y americanas respectivamente, capaces de almacenar importantes reservas de agua en sus enormes troncos de textura esponjosa.

El sistema radicular de los árboles y arbustos está muy desarrollado permitiéndoles acceder al agua que existe o circula a través de los niveles más profundos del suelo.

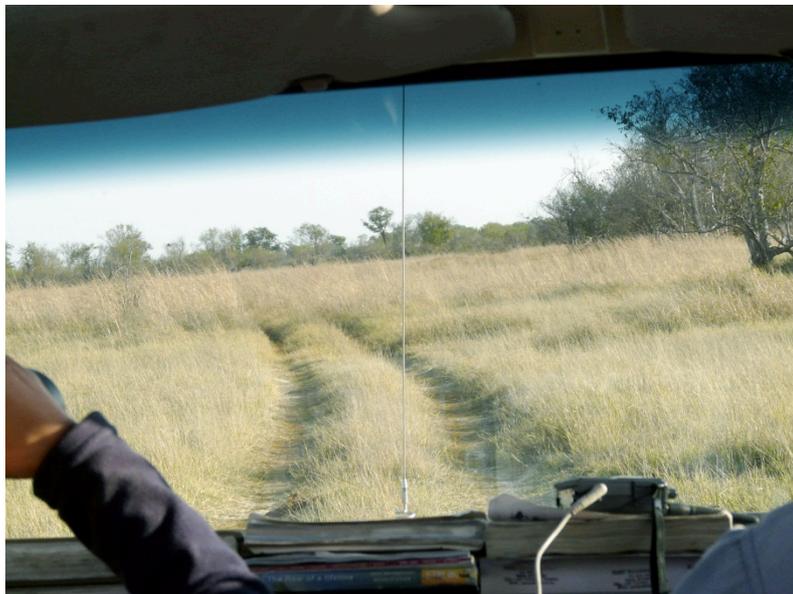
Como ya se ha dicho, uno de los rasgos más originales de la sabana es la coexistencia de árboles y gramíneas, dos grupos de plantas que adoptan estrategias antagónicas y que suelen excluirse:

- a. Las hierbas gramínoideas poseen un sistema de raíces muy denso y ramificado, con numerosas raíces por unidad de volumen, pero que se limita a ocupar los primeros centímetros de profundidad del suelo. Eso les hace estar especialmente adaptadas a los sustratos sueltos y permeables.

En cambio, las especies leñosas tienen gruesas raíces que se extienden a gran distancia y profundidad. Ocupan un gran volumen de suelo aunque lo hacen con una escasa densidad. Sus características las hacen ser particularmente aptas para sobrevivir sobre superficies rocosas o lateríticas ya que son capaces de colar sus raíces a través de las diaclasas para buscar aguas profundas.

- b. La circulación del agua en el interior de las gramíneas es muy rápida. Por eso, cuando disponen de ella, las gramíneas transpiran abundantemente lo que les permite una gran eficacia fotosintética y una gran productividad biológica. Sin embargo, no son capaces de controlar esa transpiración por lo que cuando el agua empieza a escasear las plantas se secan enseguida. A partir de ese momento la vida se reduce a las raíces y al cono vegetativo del tallo, defendido por las hojas secas, no reiniciándose el crecimiento hasta la llegada de la siguiente estación húmeda.

Frente a ellas, las plantas leñosas poseen una economía hídrica mucho más equilibrada y se defienden de la sequía cerrando sus estomas primero y perdiendo la hoja después. No obstante, los órganos aéreos siguen perdiendo agua y los árboles necesitan absorber un mínimo a través de sus raíces para ser capaces de superar la estación seca.



Pequeñas diferencias de precipitación, de sustrato o en la presión de los animales herbívoros pueden inclinar la balanza a favor de la hierba o de los árboles y explican los cambios de detalle que se observan en la vegetación

Foto: sabana en Moremi (Botswana).

Las gramíneas son más aptas que los árboles para absorber rápidamente el agua superficial por lo que se defienden mejor en los ambientes más secos. En ellos, el agua es acaparada por las hierbas gracias a su densísima red de raíces superficiales y las especies leñosas no pueden vivir.

Sólo en aquellos lugares que reciben más de 400 mm parte del agua precipitada es capaz de filtrarse hasta niveles más profundos del suelo que, al mantenerse húmedos gran parte del año, favorecerán la aparición de especies leñosas dotadas de raíces profundas. En la práctica, los árboles de la sabana no disponen más que del agua que les dejan las gramíneas.

Sin embargo, mayores niveles de precipitación anual y un período seco más corto determinan un aumento de la densidad de los árboles. Cuando esto ocurre, se invierten las relaciones de competencia ya que, con su sombra, los árboles generan un ambiente

adverso a las gramíneas que son muy heliófilas. De hecho, la pluviosidad y el sustrato determinan el equilibrio entre hierbas y árboles en toda esta franja.

Pero la composición de la sabana no está condicionada sólo por el clima ya que, en numerosos lugares, el sustrato determina los caracteres de la vegetación permitiendo la aparición de ambientes de sabana en regiones que, por su clima, deberían albergar otro tipo de biomas. Un buen ejemplo de ello es el de Los Llanos de Venezuela que, con precipitaciones anuales superiores a 1.300 mm y una estación seca bastante breve, carece de bosques y está en cambio ocupada por una cubierta herbácea salpicada de árboles de pequeño tamaño. Ello se debe a la existencia de una costra rocosa (localmente llamada "arrecife"), dura pero permeable al agua, situada a algunos decímetros de profundidad. Del total de precipitación, unos 300 mm quedan por encima del arrecife y permiten la existencia de las hierbas mientras que el resto se filtra hacia capas más profundas y sólo puede ser aprovechado por las raíces de los árboles en aquellos lugares en los que la existencia de diaclasas facilita su paso hacia los niveles más profundos. Por tanto, la distribución de las plantas leñosas de Los Llanos es consecuencia directa de la estructura del "arrecife" y de la localización de sus discontinuidades.

Circunstancias parecidas se repiten en otros lugares, tales como el Serengeti (Tanzania), donde el suelo tiene un espesor muy reducido y bajo él se encuentra una capa de rocas volcánicas impenetrable para las raíces y que impide el desarrollo de los árboles.

A la inversa, la retención de agua en los niveles superiores de los sustratos rocosos es pequeña. En tales casos las especies herbáceas se encuentran en inferioridad de condiciones frente a las leñosas, que pueden aprovechar mejor la humedad de las capas más profundas, por lo que la sabana característica con hierbas gramínoideas es sustituida por otra a base de plantas leñosas y frecuentemente espinosas.



En los lugares en los que existe agua permanente desaparece el estrés asociado a la falta de lluvias y la vegetación se vuelve mucho más exuberante y variada.

Foto: plantas acuáticas y de ribera en el delta del Okavango (Botswana).

Una situación particular se produce a lo largo de los ríos o en aquellos lugares en los que el agua resulta abundante durante todo el año. En estos sitios, la vegetación arbórea se impone formando "bosques galería" que constituyen auténticas franjas de selva que

surcan la sabana rompiendo su continuidad. Estos bosques soportan una altísima biodiversidad tanto vegetal como animal y son muy cerrados. En algunos casos, numerosas lianas y epifitas enlazan las ramas de los árboles de ambas orillas formando una especie de túnel vegetal, bajo el cual corre el río y se refugian abundantísimos animales.

Lamentablemente, la presencia humana ha perturbado el equilibrio de la sabana en muchos lugares: el sobrepastoreo empobrece la cubierta herbácea, la desaparición de la hierba permite un aumento del agua en el suelo y esto beneficia a las especies leñosas cuya germinación se ve además favorecida por la desaparición de la maraña de raíces de las gramíneas y por la dispersión de semillas por el ganado.

Las plantas que más rápidamente aprovechan esta transformación son las acacias y diversas espinosas (con cuya proliferación se echa a perder la posibilidad de pastoreo). De hecho, el crecimiento rápido de matorrales espinosos es un grave peligro para todas aquellas zonas utilizadas como pastos de forma incontrolada. En la actualidad, estas comunidades espinosas de sustitución están más extendidas que la verdadera sabana.



La sabana es fácil de cultivar y proporciona buenos pastos. En la actualidad, la mayor parte de su superficie está transformada por las actividades agrarias.

Foto: cultivos (plano central) y pastos (fondo) en Diabiga (Burkina Faso).

Si después de ésta primera transformación la cubierta de arbustos espinosos es degradada o incendiada, existe el riesgo de que éstos desaparezcan a su vez dando paso a un desierto poblado únicamente por especies efímeras que aboca a personas y ganado a la emigración o a una extrema penuria. Este proceso de desertificación se está produciendo, con mayor o menor intensidad, en muchos lugares que previamente estuvieron ocupados por sabana de todo el África subsahariana, Brasil o Australia o, más localmente, alrededor de numerosas ciudades donde la explotación de la leña y el sobrepastoreo explican la existencia de una franja semidesértica (Ouagadougou, Dakar...)

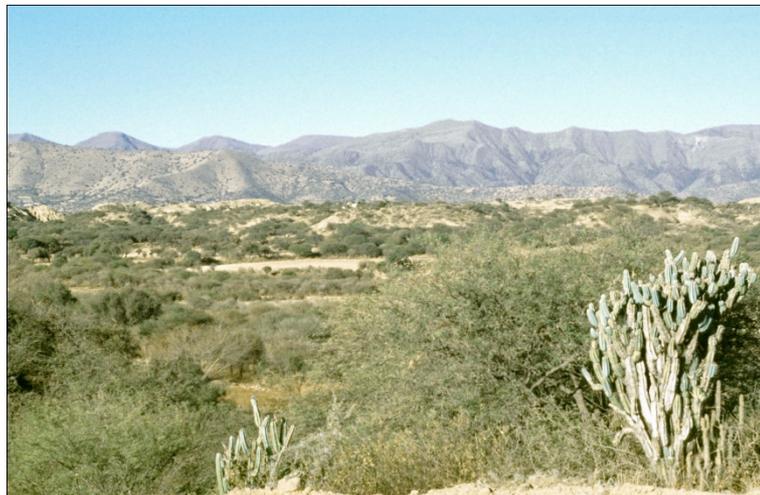
Pero los impactos antrópicos más extendidos en la sabana son los producidos por el fuego. Éste ha sido uno de los principales artífices de los paisajes de sabana y siempre ha existido en estos ambientes gracias a la enorme masa de vegetación seca y muy combustible que se acumula cada año y a la elevada cantidad de rayos que producen las tormentas al iniciarse la estación de las lluvias.



Los incendios son muy frecuentes por causas naturales pero en la actualidad la mayoría son provocados artificialmente para extender las actividades agrarias o impedir la regeneración de las plantas leñosas y se han convertido en una seria amenaza por su excesiva frecuencia.

Foto: roturaciones mediante incendio en el área fronteriza entre Namibia y Angola (Franja de Caprivi).

Sin embargo, en la actualidad, la mayoría de los incendios son provocados dentro del sistema de prácticas agrarias de los habitantes de la región y su número se ha multiplicado enormemente hasta convertir a las zonas de sabana en las regiones más afectadas de todo el mundo por el fuego. Al provocarlos se persiguen (o se han perseguido) diversos objetivos: mantener a raya la vegetación facilitando el tránsito de personas y ganado, permitir la captura de animales que se utilizan de alimento, propiciar la aparición de pastos atractivos para diversos animales que, de este modo, podrán capturarse con más facilidad, etc.



La alteración del bosque seco tropical o de la propia sabana mediante fuegos o sobrepastoreo favorece la extensión de comunidades de arbustos espinosos y la erosión del suelo.

Foto: sabana espinosa con presencia de cactáceas en la Comunidad de San Mateo (Tarija, Bolivia).

Aunque muchas plantas pueden sobrevivir a un incendio, los fuegos tienen importantes efectos en la vegetación y han hecho desaparecer numerosas especies. En general, el fuego favorece a las herbáceas, que se regeneran muy fácilmente, y perjudican en mayor medida a los árboles, sobre todo a los individuos más jóvenes, comprometiendo su pervivencia y renovación. Se ha comprobado que las zonas de sabana en las que se

hacen desaparecer los incendios tienden a cubrirse de árboles convirtiéndose rápidamente en bosques tropicales y recuperando la vegetación que probablemente tuvieron en su origen.

La transición de la sabana hacia el verdadero desierto tiene lugar a través de una franja de vegetación herbácea o de un semidesierto arbustivo. No apta para la agricultura, esta franja soporta en muchos casos una densidad de población relativamente alta que, con su ganado, contribuye a degradar la vegetación facilitando el avance del desierto.

Como en otros casos, Australia se comporta de forma original y sabana adquiere allí caracteres propios. En dicho continente las herbáceas pierden protagonismo y la transición entre la pluvisilva y el desierto es más rápida y se verifica a través de un bosque muy abierto de *Eucalyptus* acompañado por algunas acacias perennifolias y numerosos arbustos.

En general, los entornos de la sabana se caracterizan por su elevada productividad con valores que se sitúan entre 1 y 2 kg de materia vegetal seca /m² /año.



En Australia la sabana contiene acacias y eucaliptos y adquiere ciertos caracteres originales.

Foto: sabana de eucaliptos con abundantes termiteros en Mungkarta (Australia).

La fauna de la sabana

Las sabanas son el hábitat de una gran variedad de animales a la vez que, en gran medida, efecto de su presencia ya que éstos ejercen una fuerte influencia en las características y distribución de la vegetación a través de la alimentación, grandes desplazamientos, polinización, ciclos de nutrientes, o dispersión de semillas



La elevada productividad y favorables condiciones de la sabana permiten la existencia de una abundante fauna que, a su vez, ejerce un papel muy importante en las características de la vegetación: semillas que son consumidas por los elefantes (izquierda) reaparecen intactas y rodeadas de abono a cierta distancia en sus deyecciones facilitando la propagación de la especie... o servirán de alimento a otros animales que repetirán ese mismo el ciclo. A la derecha, babuinos buscando semillas comestibles en las deyecciones de los elefantes

Foto: vainas con semillas elefante (*Loxodonta africana*) en el Parque Nacional del Chobe (Botswana).

Gracias a su elevada productividad, la sabana es el bioma que puede soportar mayor número y, probablemente, mayor biodiversidad animal y ha sido considerada muchas veces como un “paraíso” para los herbívoros. De hecho, el manejo actual de grandes extensiones de sabana está orientado al mantenimiento de fauna tanto nativa (principalmente en África) como de grandes rebaños destinados a una producción comercial (Australia, América central y del Sur...). Sin embargo, no se debe ignorar que la sabana alberga también una fauna menos vistosa pero igualmente importante para el equilibrio ecológico compuesta por insectos como los saltamontes y las orugas (que se encuentran entre los principales consumidores de fitomasa), las termitas, importantes consumidores de la materia vegetal muerta que contribuyen a oxigenar y fertilizar el suelo, numerosas especies de hormigas, u otros muchos invertebrados.



El búfalo cafre (*Syncerus caffer*) es uno de los mayores herbívoros de la sabana.

Foto: búfalo en el P.N. del Chobe (Botswana).

La fauna más conocida, y que por esta razón suele considerarse como la “más típica”, es la africana. Muy vistosa por la abundancia de sus grandes mamíferos, está compuesta en su mayor parte por especies asociadas a los medios abiertos siendo muy pocas las que dependen de los árboles u otras fuentes de recursos. La mayoría de los animales depende de la hierba, bien directamente por alimentarse de ella (como es el caso del búfalo, cebra, ñu, hipopótamo, rinoceronte o antílope), bien indirectamente como ocurre con los carnívoros o carroñeros que se alimentan de los primeros. Sólo un pequeño número de especies (como la jirafa o el elefante) aprovechan de forma significativa las hojas de los árboles o sus frutos.

Entre los herbívoros destaca la existencia de cerca de un centenar de especies de antílopes. Son ungulados pertenecientes a la familia de los bóvidos que se alimentan exclusivamente de hierba y pueden tener dimensiones muy variadas, desde el eland (*Taurotragus oryx*) que puede alcanzar 900 kg y 3,5 metros de longitud, el gran kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) o el antílope roano (*Hippotragus equinus*), animales muy vistosos y de gran tamaño, hasta los dik-diks (*Madoqua* sp) que apenas superan 25 cm de alzada. Entre los más abundantes se encuentran también el impala (*Aepyceros melampus*), animal gregario, esbelto y muy nervioso capaz de hacer saltos de más de 10 metros o los ñus (*Connochaetes gnu* y *C. taurinus*), antílopes de extraño aspecto y comportamiento muy social que forman las manadas más grandes de la tierra. Todos ellos son buenos corredores (algunos pueden acercarse a los 100kmh) y están muy adaptados a la sabana.



Los antílopes son muy abundantes y extremadamente variados y forman uno de los grupos más característicos de la fauna de la sabana.

Foto: antílope sable en el valle del Zambeze (Botswana).

Junto a ellos abundan otros herbívoros de gran talla como el rinoceronte negro o de dos cuernos (*Diceros bicornis*) que llega a medir hasta 3,75 m de longitud y pesar 1,8 Tm; el búfalo cafre (*Syncerus caffer*), animal muy fuerte y agresivo que vive en grandes manadas; cebras (*Equus quagga*, *E.grevyi*, *E. zebra*); gacelas (*Gazella* sp) y facóqueros (*Phacochoerus africanus*).

Como ya se ha mencionado, junto a los animales que se alimentan estrictamente de hierba existen otros consumidores primarios, como la jirafa o el elefante, que se han especializado en el aprovechamiento de las hojas de los árboles y arbustos. Las primeras llaman la atención por sus exageradas dimensiones y cuello desproporcionado que les han obligado a adoptar comportamientos y mecanismos fisiológicos originales para garantizar el riego sanguíneo o para desarrollar muchas de sus funciones vitales. Son

tímidas y pacíficas aunque pueden correr muy deprisa. Incapaces de desenvolverse en el bosque, sus ambientes favoritos son las sabanas con acacias. Los elefantes (*Loxodonta africana*) son también comunes en la sabana y la presencia de sus manadas tiene un efecto muy importante en la vegetación ya que cada individuo consume 300 kg de hojas al día y causa grandes destrozos rompiendo ramas, arrancando cortezas o, simplemente, o abriéndose paso entre la maleza.



Algunos animales, por su talla o elevado número, influyen mucho en la vegetación: un elefante consume trescientos kilos de hojas verdes al día y la presencia de una manada produce un fuerte impacto en los árboles que le sirven de alimento.

Foto: elefante (*Loxodonta africana*) en el Parque Nacional del Chobe (Botswana).

Los herbívoros son frecuentemente gregarios. En las manadas de animales hay más ojos vigilantes frente a los predadores, mientras que los individuos aislados están mucho más expuestos a su ataque. Eso no impide que todos ellos sirven de alimento a los grandes predadores como el león (*Panthera leo*), el leopardo (*Panthera pardus*), el chacal (*Canis adustus*), las hienas o los licaones (*Lycaon pictus*). Por fin, una vez que éstos han satisfecho su apetito, el ciclo se completa con la entrada de los carroñeros, como los buitres, córvidos y, más tarde, las moscas, escarabajos u otros insectos.



La excepcional abundancia de fauna permite alimentar a un gran número de grandes depredadores que, generalmente, están muy especializados y no compiten entre sí. No obstante, cada especie desarrolla su estrategia para defender “sus” presas y territorio. Los leopardos suben los cadáveres de sus presas a los árboles para no ser molestados por otros animales mientras las devoran.

Foto: leopardo devorando un impala en el Parque Nacional del Chobe (Botswana).

Los carnívoros suelen estar muy especializados y no suelen competir por las mismas presas. Los leones cazan en grupo, y sus presas más frecuentes son las cebras y los ñus, aunque atacan incluso a animales tan potentes como los búfalos. El leopardo es un cazador solitario de dieta es muy variada aunque el impala es su presa preferida. El guepardo, que puede superar los 100 km/h, caza en espacios abiertos, depredando principalmente sobre las gacelas de Thomson...

Además, existen numerosas especies de aves. Una de las más llamativas es el avestruz (*Struthio* sp) que con sus más de 2 metros de altura es la mayor de las vivientes.

En los ríos y lagos conviven peces, cocodrilos, hipopótamos y un gran número de aves acuáticas que se suman a los animales citados con anterioridad y que acuden con asiduidad a sus orillas para beber o refrescarse.

Un elemento constante en el paisaje de la sabana es el termitero. Las termitas desempeñan un papel muy importante en la descomposición de la materia orgánica y en la composición del suelo. Por supuesto, una serie de mamíferos se alimentan de ella. Todos tienen fuertes garras para cavar en los termiteros, hocicos alargados y lengua protractil e impregnada de una saliva pegajosa que facilita la recolección de estos insectos.



Las riberas fluviales y los humedales son frecuentados por todos los animales de la sabana y además albergan su propia fauna lo que les convierte en los lugares más ricos tanto por el número como por la diversidad de los animales que se observan en ellos.

Foto: humedal en el Zambeza (Zambia-Botswana).

La sabana presenta dos estaciones muy contrastadas que se suceden al ritmo de la oscilación N-S de la franja de lluvias. Verde y exuberante durante la estación de las lluvias, queda agostada y con muchos menos recursos en la seca por lo que gran parte de la fauna se desplaza estacionalmente para evitar la escasez de alimento y de agua. Las migraciones de los herbívoros en búsqueda de alimento afectan a bandadas de cientos de miles de individuos. Muchos animales caminan formando largas hileras, conducta que evita un pisoteo excesivo del herbazal. Además, las diferentes especies de herbívoros han diversificado sus preferencias alimenticias y pueden así compartir un mismo territorio sin dañar su productividad, lo que en términos científicos significa que cada especie ocupa un determinado nicho ecológico en la sabana, y no compiten entre sí por el alimento.

En el Serengueti, por ejemplo, las cebras son las primeras en llegar y aprovechan las partes terminales de las hierbas altas y ciertas especies muy fibrosas. Los ñus vienen a continuación y pastan allí donde el manto herbáceo ya está nivelado. Las gacelas de



Los grandes fitófagos requieren consumir una gran cantidad de hierba u hojas y migran estacionalmente a medida que la franja de lluvias se desplaza de Norte a Sur. Son de hábitos gregarios y forman grandes bandadas para desplazarse.

Foto: cebras y ñus en Botswana.

Thomson y de Grant cierran el ciclo, alimentándose de la hierba nueva cuyo crecimiento ha sido estimulado por el anterior pastoreo de cebras y ñus y buscando nuevas plantas que han quedado al descubierto entre las gramíneas.

Por supuesto, existen especies no migradoras que van variando su dieta durante el año en función de la disponibilidad de alimento. El búfalo, por ejemplo, es muy poco selectivo y come todo tipo de forraje, incluso el de más baja calidad, el impala se encuentra en las zonas arboladas, y complementa su ración herbácea con hojas, flores y vainas de las acacias mientras que el topi es más nómada, y se alimenta de hierbas altas que son desdeñadas por los ñus y demás antílopes.



La presencia de algunas especies es fácilmente tolerada por la población pero otras resultan muy problemáticas y su conservación es incierta. Los cánidos salvajes, tal como ocurre en otras regiones del mundo, están especialmente amenazados en la sabana.

Foto: licaón (*Lycan pictus*) manchado de sangre después de cazar y devorar un impala (Parque de Moremi- Botswana).

6.3.2 Los bosques tropicales

A medida que nos alejamos de los trópicos en dirección hacia el Ecuador, las precipitaciones se incrementan y la estación seca invernal se acorta progresivamente. Como consecuencia de ello, los árboles de la sabana aumentan en número y tamaño e, imperceptiblemente, los grandes espacios abiertos desaparecen y el bosque se adueña del territorio.



La transición entre la sabana y el bosque es muy gradual y se produce cuando los árboles logran imponerse definitivamente sobre las hierbas. Aparece entonces un bosque xerófilo, frecuentemente espinoso y muy abierto pero que da paso rápidamente a formaciones forestales cerradas.

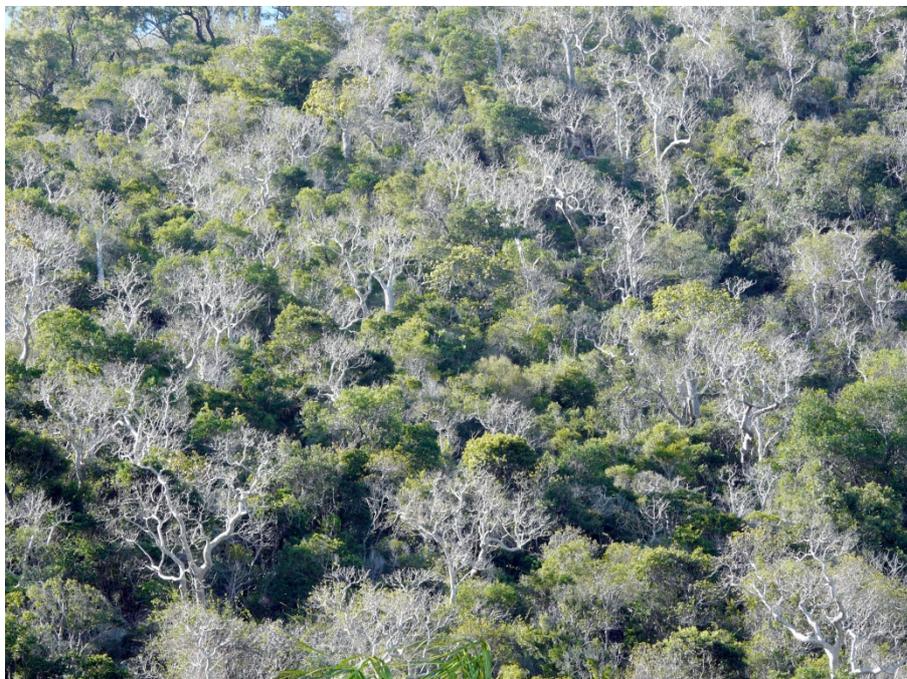
Foto: bosque xerófilo tropical en Zimbabwe.

En la franja contigua a la sabana, donde las dos estaciones del año son todavía contrastadas y el periodo seco es prolongado y muy caluroso, los árboles se desprenden de sus hojas para evitar pérdidas excesivas de agua durante la estación desfavorable dando lugar a los bosques tropicales caducifolios (en muchos casos de carácter xerófito).

Si se sigue avanzando, la sequía se va atenuando de forma gradual por efecto tanto del progresivo alargamiento de la estación lluviosa como del incremento de los totales recogidos cada año y, asociado a ello, de las reservas hídricas que acumula el suelo. A partir de un cierto momento algunos árboles, normalmente los más pequeños y resguardados dentro del bosque, dejan de perder la hoja y se mantienen verdes todo el año junto a otros, los más altos y expuestos al sol, que siguen perdiendo la hoja ya que son incapaces de obtener o acumular el agua necesaria para mantenerse activos durante todo el año. Ciertos árboles almacenan agua en el interior de sus gruesos troncos consiguiendo de este modo mantener su actividad biológica durante más tiempo (como ocurre con las bombacáceas americanas), y otros, incluso, pierden la hoja en las ramas más altas o expuestas pero la conservan en las que se encuentran más protegidas. Estos bosques, de los que existen diversas variantes, se conocen como “semicaducifolios”.

Por fin, llega un momento en el que la duración de la estación seca se reduce y, aunque siguen existiendo dos estaciones diferenciadas por su pluviometría (como ocurre en toda la zona de clima tropical), los árboles disponen de suficiente agua durante todo el año gracias a las reservas acumuladas en el suelo y la pérdida de estacional de la hoja deja de ser una ventaja. Ello permite la aparición de un bosque, cada vez más exuberante y biodiverso que preludia la verdadera pluvisilva ecuatorial y que se asemeja mucho a ella

aunque con menor densidad y complejidad. Algo parecido ocurre en la India y en el Sudeste asiático donde las lluvias monzónicas responden a un régimen tropical con una estacionalidad muy marcada. Sin embargo, las precipitaciones son extraordinariamente abundantes y permiten la existencia de un bosque (o “jungla”) monzónico que se asemeja más a la pluvisilva ecuatorial que a los bosques tropicales y que será descrito conjuntamente con ella.



Los bosques semicaducifolios son típicos de ciertas regiones tropicales donde la estación seca obliga a los mayores árboles a detener su actividad por falta de agua pero existen muchas especies capaces de conservar la hoja gracias a sus reservas o mejor economía del agua.

Foto: bosque semicaducifolio en Bowen (Queensland-Australia).

Los suelos que dominan en esta zona, igual que en el resto de las regiones tropicales lluviosas, son los latosoles, suelos rojos ferruginosos que ya han sido descritos en el capítulo correspondiente a la sabana.

La vegetación de los bosques tropicales caducifolios y semicaducifolios

Los bosques tropicales característicos se extienden por África central, América del Sur (Chaco y regiones del sudeste de Brasil), América Central y Norte de Australia. Asimismo se pueden incluir en este bioma los bosques de gran parte de la India y del Sudeste asiático pese a no corresponder a la misma franja latitudinal.

Están dominados por árboles caducifolios o semicaducifolios en los que la pérdida de la hoja se corresponde con la estación seca y puede mantenerse durante bastantes meses al año.

Las hojas de los árboles de estos bosques, igual que las del caducifolio de latitudes medias, son planas y grandes, tienen la cutícula fina y numerosos estomas y son muy productivas. Sin embargo, son también muy transpirantes por lo que necesitan disponer de agua en todo momento para compensar la que están disipando. De ahí que estos árboles no sean capaces de soportar las pérdidas que se producen durante el período seco y opten por desprenderse de la hoja al llegar esa estación. La caída de las hojas es, sin embargo, facultativa, y en los lugares con más disponibilidad de agua esas mismas especies las conservan durante todo el año (lo que permite hablar de “bosques semicaducifolios”).



El interior del bosque semicaducifolio es muy luminoso lo que permite el desarrollo de un denso sotobosque arbustivo.

Foto: bosque semicaducifolio con *Hildegardia cubensis*, árbol endémico cubano que almacena agua en su grueso tronco en la R.N de la Bahía del Naranjo (Cuba).

La estrategia de algunas especies es diferente y se basa en el dimorfismo foliar. En tal caso, las hojas grandes e higromorfas de la estación húmeda son sustituidas por otras xeromorfas, pequeñas y duras, mucho más ahorradoras en agua, que se conservan durante toda la estación seca permitiendo a la planta mantener gran parte de su actividad biológica.

Todas estas razones, junto a la existencia de plantas xerófilas capaces de sobrellevar sin dificultad la falta estacional de agua, hacen que la estación seca no sea un periodo de reposo absoluto para la vegetación y muchos árboles florecen incluso en este momento a pesar de carecer todavía de hojas.

El bosque caducifolio tropical no es excesivamente denso por lo que su interior es bastante luminoso favoreciendo la existencia de un rico sotobosque. Generalmente comporta tres estratos:

- El arbóreo no es muy alto (generalmente no supera 10- 15 metros) ni excesivamente denso aunque contiene numerosas especies y soporta un gran número de epífitas y lianas que le pueden conferir el aspecto de una masa impenetrable. Sólo en las márgenes fluviales y en algunas posiciones especialmente favorables los árboles adquieren mayor altura y pueden organizarse en dos estratos diferenciados.
- El estrato arbustivo es muy rico ya que los árboles dejan pasar mucha luz e interrumpen o ralentizan mucho su actividad durante gran parte del año, circunstancias que las plantas de menor tamaño aprovechan en su beneficio.
- El estrato herbáceo es pobre y discontinuo. En las zonas más secas las gramíneas adquieren cierta importancia mientras que en las más húmedas, las hierbas se diversifican más apareciendo muchas especies planifolias y megaforbias.



Cuando la estación seca se acorta suficientemente, los árboles caducifolios desaparecen y el bosque se vuelve siempre verde.

Foto: bosque en el área de Sokodé (Togo).

En las vertientes montañosas orientadas de cara a los vientos portadores de humedad y expuestas a frecuentes nieblas, el bosque tropical característico da paso a una variante umbrófila. Se trata de “bosques de niebla” expuestos a una permanente humedad y donde las precipitaciones más importantes son las originadas por la “lluvia horizontal” producida por el goteo del agua que condensa sobre las ramas y hojas. Los árboles son perennifolios y de gran talla aunque el rasgo más original de este bosque es el espectacular desarrollo de las plantas epifitas, musgo y helechos. Asimismo son muy comunes flores como las orquídeas. Existen bosques de niebla, con diversas denominaciones, en muchas montañas tropicales o subtropicales de todo el mundo: vertiente oriental de los Andes (los Yungas bolivianos...), América central, Congo y región de los lagos en África, Indonesia, Papuasias etc.



En las vertientes de montaña expuestas a los vientos húmedos pueden aparecer “bosques nublados o de niebla” donde las plantas epifitas logran un desarrollo espectacular.

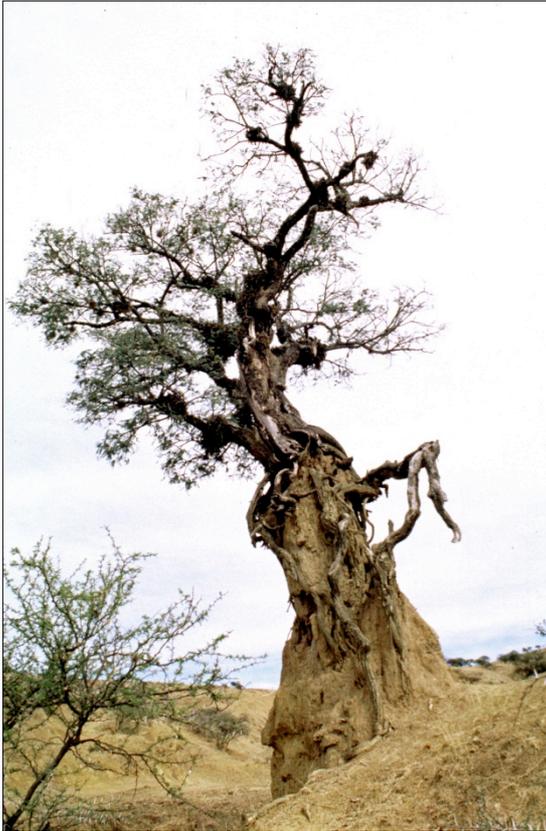
Foto: bromeliáceas en un bosque de niebla en el valle del Lipeo (Argentina).

Sin embargo, desgraciadamente, todos estos bosques, que son muy fáciles de quemar en la estación seca, han desaparecido en la mayor parte de su área potencial de distribución y han sido sustituidos por entornos agrarios o por formaciones de sustitución asimilables a la sabana. Los bosques secos tropicales (bosques “tropófilos”) son uno de los biomas más amenazados por las actividades humanas y los que hoy observamos suelen estar muy alterados (composición afectada por los incendios y por una extracción más o menos selectiva de madera).

Los valores de la productividad son altos aunque inferiores a los de la pluvisilva y se sitúan en torno a los 2 kg/m² al año (kg de materia vegetal seca).

La fauna del bosque tropical

En sentido estricto no se puede hablar de una fauna exclusiva o particular de estos hábitats ya que la mayoría de las especies presentes en ellos aparecen también en las regiones vecinas, las sabanas y pluvisilvas ecuatoriales (véanse ambos capítulos).



Los bosques tropicales, y en particular los secos, son biomas muy amenazados por las actividades humanas y la mayor parte de su superficie ha desaparecido. Cuando esto ocurre, suelen ser sustituidos por ambientes similares a los de la sabana aunque mucho más frágiles y propensos a la erosión.

Foto: tipa (*Tipuana tipu*) defendiendo una columna de suelo con sus raíces y demostrando el espesor perdido por efecto de la erosión en un plazo próximo a medio siglo en Miscas (Tarija- Bolivia). Dos años después de tomarse la foto, la erosión socavó la base de la columna haciendo caer al árbol que murió inmediatamente.

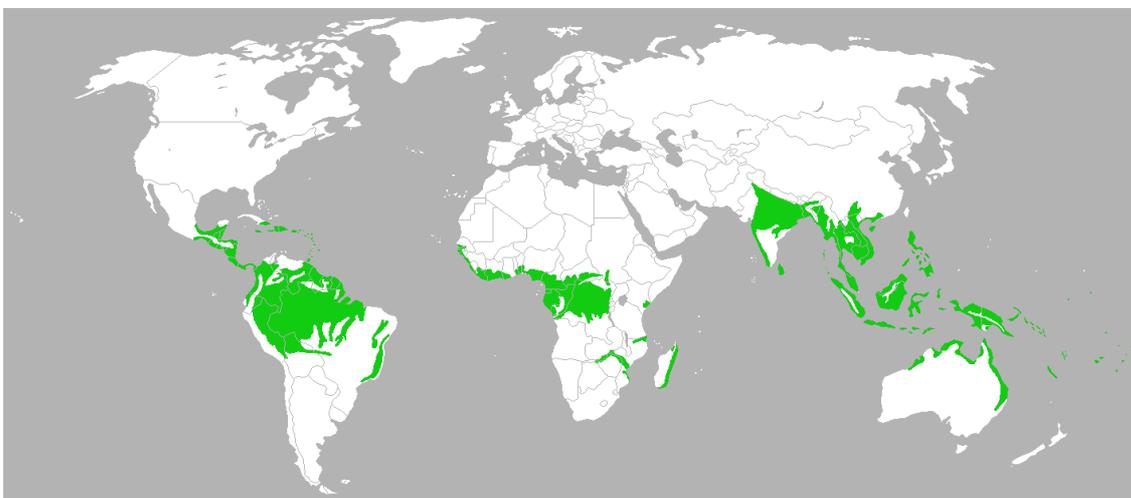
6.3.3 La pluvisilva ecuatorial y monzónica

La expresión “pluvisilva” (en inglés “rainforest”) se utiliza para designar los bosques asociados a medios con lluvias muy abundantes y donde las temperaturas no resultan excesivamente determinantes. En sentido estricto no se refiere sólo a los bosques de latitudes bajas aunque, con el uso, la palabra se ha ido circunscribiendo cada vez más a estos ambientes.

Algo parecido ocurre con la palabra “selva”, término de origen latino (“silva”) que significa, simplemente, “bosque” y que se utiliza en muchas regiones del mundo para designar cualquier masa forestal. Por eso, restringir la palabra selva a las regiones tropicales no es correcto aunque, de nuevo, el lenguaje popular ha ido consagrando esa asociación.

Por fin, es frecuente hablar de “pluvisilva tropical” agrupando dentro de una única denominación los bosques lluviosos (y, por tanto, perennifolios) tanto de las regiones tropicales como ecuatoriales. Es una opción que tiene sentido dada la similitud existente entre las masas de las dos zonas aunque en este documento ambos tipos de bosques se separan y la descripción de la pluvisilva se referirá siempre a la ecuatorial (a la que se sumarán los bosques monzónicos).

La pluvisilva ecuatorial se localiza en una franja que circunda la tierra coincidiendo más o menos con el Ecuador y que alcanza latitudes variables dependiendo de los continentes. Las mayores extensiones se encuentran en América Central y del Sur (cuencas del Amazonas y del Orinoco), África (cuena del Congo y países costeros del golfo de Guinea), Sudeste de Asia (Indonesia...) y algunas áreas de Oceanía. Se incluyen también en esta categoría los bosques húmedos monzónicos del Sur y Sudeste asiático, muy parecidos a los primeros.



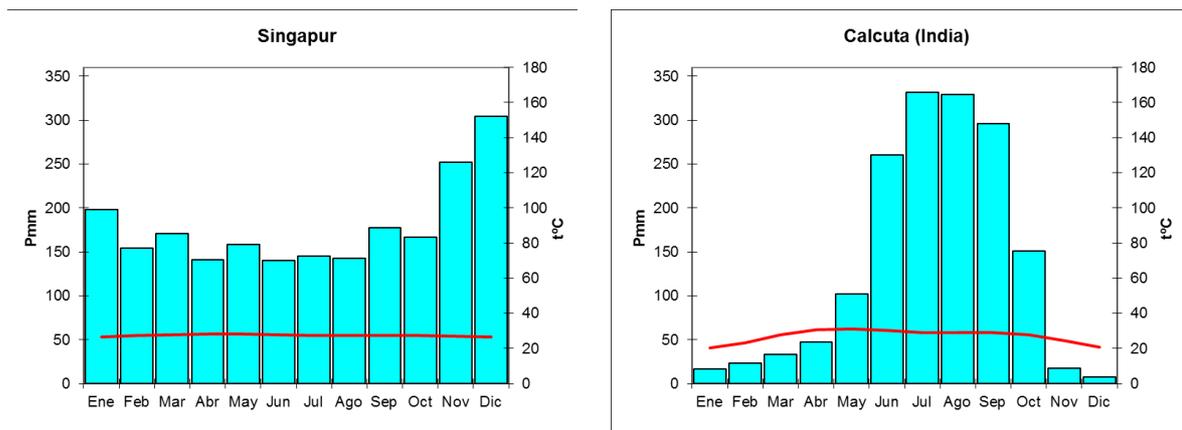
Extensión de la pluvisilva y bosques húmedos tropicales.

Fuente: Reelaboración a partir de Porse (2008). The main biomes of the world, en <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7b/Vegetation-no-legend.PNG>.

El clima de la pluvisilva

El clima de las regiones ecuatoriales se caracteriza por unas precipitaciones abundantes (generalmente superiores a 1.500 ó 2.000 mm anuales) y bien repartidas durante todo el año y por temperaturas altas (medias anuales de 25-27°C) y muy uniformes. La amplitud térmica anual es insignificante y no suele superar un par de grados centígrados aunque existen diferencias apreciables entre las temperaturas del día y de la noche y entre las de los días despejados y cubiertos.

En la práctica, se trata de un clima siempre húmedo y cálido que no conoce verdaderas sequías y sin estaciones diferenciadas lo que favorece un gran desarrollo de la vegetación.



Climodiagramas de Singapur y de Calcuta (India), representativos de los climas ecuatorial y monzónico respectivamente. En el primero la amplitud térmica es insignificante y las precipitaciones abundantes durante todo el año. En el segundo, la amplitud sigue siendo reducida y aparece una estación seca pero las precipitaciones son muy abundantes permitiendo al suelo acumular reservas y sostener una densa pluvisilva.

Fuente: Elaboración propia a partir de datos de dominio público.

Los suelos

Los suelos más extendidos en las regiones ecuatoriales son latosoles. En general, son muy antiguos y aparecen en forma de acumulaciones arcillosas pardo rojizas sin horizontes diferenciados. La alteración de la roca madre es total, y tienen un alto contenido en óxidos de hierro, los mismos que explican su inconfundible color. Son ácidos o muy ácidos (su pH se sitúa en torno a 5) como consecuencia del intenso lavado de sus componentes y muy pobres en sílice y nutrientes. Su porosidad y capacidad de drenaje son elevadas.

En estos medios la descomposición de la materia orgánica es extraordinariamente rápida gracias a las termitas y a los numerosos microorganismos que proliferan a estas temperaturas por lo que la capa de humus es muy delgada. El paso de materia orgánica a humus (humificación), y de éste a sustancias minerales solubles aprovechables por las plantas (mineralización), es muy rápido. Además, los nutrientes son captados inmediatamente por las raíces de los árboles impidiéndose su traslado por el agua hacia horizontes más profundos. Es posible incluso que muchos árboles los extraigan directamente del humus, gracias a la colaboración de los hongos presentes en sus raíces lo que acortaría aún más la permanencia de la materia orgánica y de los nutrientes en el suelo.



La elevada temperatura y humedad facilitan la rápida descomposición de los restos orgánicos que, inmediatamente, son reabsorbidos por las plantas.

Foto: suelo de la pluvisilva en la Amazonia.

Durante mucho tiempo la exuberancia de la vegetación creó una falsa imagen de fertilidad y muchos lugares fueron roturados para su cultivo. Sin embargo, tras algunos años de aprovechamiento, los rendimientos se vuelven siempre muy decepcionantes. Ello se debe a que las reservas que necesita el bosque se encuentran en su misma biomasa: en cuanto cae materia muerta al suelo, ésta es descompuesta y los nutrientes que genera son inmediatamente absorbidos por las raíces.

La pluvisilva se mantiene estable gracias a la rápida circulación de la materia. Cuando se incendia y rotura, la combustión mineraliza instantáneamente la materia contenida en los árboles y esta se incorpora al suelo otorgándole en un primer momento una gran riqueza. Sin embargo, al quedar desprotegido, sufre las consecuencias de un intenso lavado que va arrastrando los nutrientes a la vez que la fitomasa producida por la agricultura se exporta sin

reintegrarse al suelo. Caso de abandonarse la parcela, puede reinstalarse un bosque secundario mucho más pobre que el inicial (consecuencia de la "pérdida del capital") y así sucesivamente si las roturaciones y abandonos se repiten. Al final, el suelo no permite más que el crecimiento de helechos (Pteridium) o de una pobre vegetación herbácea.

La vegetación de la pluvisilva tropical

El clima de las regiones ecuatoriales es óptimo para las plantas: no existen épocas de reposo vegetativo, la temperatura es siempre alta y la vegetación crece continuamente logrando un enorme desarrollo. Esto, paradójicamente, da lugar al principal factor de estrés que encuentran muchas especies ya que el crecimiento y vitalidad de las plantas son excepcionales y sólo las más rápidas o las que disponen de mejores sistemas para competir consiguen imponerse sobre las demás y abrirse paso a través de ellas.



La pluvisilva es la formación más característica de las regiones con temperaturas siempre altas y precipitaciones muy abundantes. Ocupa la franja de clima ecuatorial aunque también puede aparecer en áreas tropicales en las que, por cualquier circunstancia, abunda el agua durante todo el año.

Foto: pluvisilva en el entorno de Victoria Falls (Zimbabwe).

Por eso, los árboles crecen mucho en altura buscando los rayos de Sol que llegan a los estratos superiores y desarrollan unos troncos extraordinariamente largos y rectilíneos. En comparación con ellos, las copas resultan muy sorprendentemente pequeñas.

Sin embargo, al nivel de las copas aparecen otros problemas ya que cuando no hay nubosidad, la radiación solar incidente es muy importante y la humedad relativa desciende hasta el 50 ó el 60%. En estas condiciones las hojas, que son muy oscuras y absorben mucha radiación, se calientan hasta 10 ó 15°C más que el entorno exponiéndose a una rápida deshidratación. Por eso, para evitarlo, han adoptado diversos mecanismos tendentes a limitar la transpiración como son reducir sus dimensiones, cerrar los estomas y recubrirse de una cutícula muy gruesa que les da un aspecto coriáceo. Gracias a estas defensas, las hojas (y por extensión los árboles) son capaces de soportar atmósferas muy secas con tal de disponer de agua al nivel de las raíces.

En el interior del bosque, sin embargo, reina una penumbra permanente, no existe el viento y la humedad y temperatura son mucho más constantes. El rasgo más original lo proporciona la humedad que resulta tan alta que por las noches al agua se condensa sobre las hojas y ramas y termina cayendo al suelo en forma de suave lluvia. Estas circunstancias permiten que en el interior del bosque exista un microclima totalmente distinto del que reina en el exterior del mismo lo que determina que la vegetación también presente fuertes diferencias.



La interior de la pluvisilva es muy oscuro lo que dificulta el desarrollo de las plantas y explica la habitual pobreza del sotobosque.

Foto: pluvisilva en la Trace des Jesuites (Martinica).

Durante las primeras etapas de su desarrollo los árboles tienen que sobrevivir en un medio poco propicio para su crecimiento por la oscuridad, pobreza del suelo y fuerte competencia con otras especies. Las semillas suelen ser muy grandes y nutritivas y proporcionan recursos que garantizan la viabilidad de la germinación y desarrollo de las primeras etapas de vida de los brotes (lo suficiente para que la nueva planta se dote de raíces y de algunas hojas). Sin embargo, cuando estos recursos se agotan, el crecimiento se detiene a causa de la baja actividad fotosintética y el arbolillo queda “a la espera” de que algún árbol vecino caiga y deje un hueco que permita el paso de la luz. Sólo en ese caso la planta tiene la posibilidad de crecer rápidamente y alcanzar la altura de sus progenitores antes de que el hueco vuelva a ser ocupado por algún competidor.



En la pluvisilva conviven un enorme número de especies de árboles que llegan a formar varios estratos diferenciados y que presentan calendarios y ciclos diferentes.

Foto: pluvisilva en el río Arou (zona del Río Negro, Brasil).

Una de las características más sobresalientes de la pluvisilva es el elevado número de especies arbóreas que coexisten en ella siendo frecuente que en una única hectárea convivan 50 o 100 especies pertenecientes a distintas familias. Las formaciones monoespecíficas o con un número pequeño de especies son excepcionales (y normalmente se limitan a las islas, mucho más pobres que los espacios continentales).

Los árboles alcanzan alturas de 50 a 60 metros y pueden formar varios estratos diferenciados (aunque esto no ocurre siempre). El superior es desigual y discontinuo, presidido por algunos árboles gigantes, por lo que deja pasar bastante luz. Los inferiores son sin embargo mucho más regulares y densos. Por debajo de los árboles la falta de luz limita el desarrollo de otras especies y el sotobosque puede ser muy poco denso o prácticamente inexistente. De este modo, los árboles suman el 70% de las especies vegetales de la pluvisilva y los arbustos y hierbas (difíciles de diferenciar teniendo en cuenta que algunas de ellas, como las plataneras, alcanzan 5 metros de altura) son relativamente escasos.

De hecho, la imagen del bosque impenetrable en el que los protagonistas de las películas se abren dificultosamente el paso a golpe de machete no se corresponde con la realidad y normalmente los desplazamientos por el interior de las áreas bien conservadas de la pluvisilva suelen ser mucho más cómodos. Situación diferente es la que se produce en aquellos lugares en los que la luz es capaz de atravesar las copas, bien por alteración del bosque, bien por la apertura de claros o caminos, bien por causas naturales (riberas fluviales...). En tales casos, el estrato herbáceo y arbustivo se desarrollan extraordinariamente y el bosque (o su sotobosque) se vuelve muy cerrado.



Muchos árboles disponen de complejos sistemas de raíces con los que consiguen mantenerse en pie sobre un sustrato inconsistente, absorber eficazmente el agua y los recursos disponibles y ocupar su territorio impidiendo la instalación de otras plantas que podrían resultar competidoras .

Foto: *Ficus elastica*. árbol oriundo de Indonesia frecuentemente utilizado como ornamental

Los árboles de selva no desarrollan raíces profundas ya que los nutrientes se encuentran en el humus y en la materia que cae sobre el suelo y éste es casi estéril a algunos centímetros de profundidad. Sin embargo, como el suelo es muy plástico y está frecuentemente inundado y las raíces no pueden alcanzar la roca sana, el anclaje de los

grandes árboles resulta muy precario y muchos terminan cayéndose al no ser capaces de mantener el equilibrio. Para evitarlo, los árboles han desarrollado potentes sistemas de raíces radiales, a modo de contrafuertes de hasta 8 o 10 metros de radio, o aéreas (que al llegar al suelo procedentes de las ramas enraízan y contribuyen a su mantenimiento).

Los troncos suelen ser esbeltos y con corteza delgada y las copas poco voluminosas ya que el espacio disponible entre árbol y árbol es muy escaso. En cuanto a las hojas, presentan grandes diferencias morfológicas y de tamaño según se encuentren al sol o a la sombra.

La diferencia de tamaño de las hojas superiores e inferiores de *Anthocleista orientalis*, un árbol malgache, supera la relación de 1 a 25 habiéndose descrito dimensiones que van desde los 162x38 a los 22X10 cm dependiendo de la exposición.



Los fustes de los grandes árboles de la pluviala son muy rectilíneos y con pocas ramificaciones hasta la altura de la copa. Comparativamente, ésta es relativamente pequeña.

Foto: *Dyrcra costulata* (Singapur).

En las regiones de clima ecuatorial la estacionalidad es muy poco marcada y los árboles no necesitan adaptarse a ella. Sin embargo, y pese a que las condiciones son siempre favorables, el crecimiento de las ramas y la floración son periódicos (aunque no están ligados a ninguna estación o época concreta del año). Ello permite observar árboles sin hojas en medio de otros que las conservan, individuos que van a florecer contiguos a otros cubiertos de frutos o incluso ramas desnudas junto a otras que conservan todas sus hojas. El comportamiento y la periodicidad varían no sólo de un árbol a otro dentro de una misma especie sino incluso de una rama a otra dentro del mismo árbol.

Desaparecido el reloj natural ligado a las estaciones, los ciclos biológicos no tienen por qué ser anuales y, según las especies, oscilan entre los 2-3 meses y los 2-3 años. Por eso, en la pluviala no existe una época de floración determinada y las flores que aparecen en cada momento están siempre rodeadas de verde y destacan poco de su entorno.

No obstante, los árboles de la pluviala se adaptan a la estacionalidad en cuanto son trasladados a un medio distinto del mismo modo que, a la inversa, los árboles de latitudes medias (haya, roble, frutales) "pierden la noción del tiempo" y en muy pocos años empiezan a comportarse de manera relativamente anárquica caso de ser trasplantados a éstas regiones.



Al no haber estaciones, cada árbol sigue sus propios ciclos. De este modo, en cualquier momento se pueden en el mismo sitio ver a la vez árboles con hojas o sin ellas, en flor o fructificando .

Foto: pluvisilva en Daintree River (Australia)

Pese a ello, existen especies extremadamente sensibles a cualquier acontecimiento meteorológico anómalo y que florecen, fructifican o desarrollan alguna de sus fases vitales de forma sincronizada (lo que aumenta las probabilidades de éxito reproductivo). Es el caso de los cafetos, que necesitan una corta sequía para abrir sus yemas, del bambú, que requiere un año seco para reproducirse o de algunas orquídeas que responden a los enfriamientos bruscos originados por ciertas lluvias...

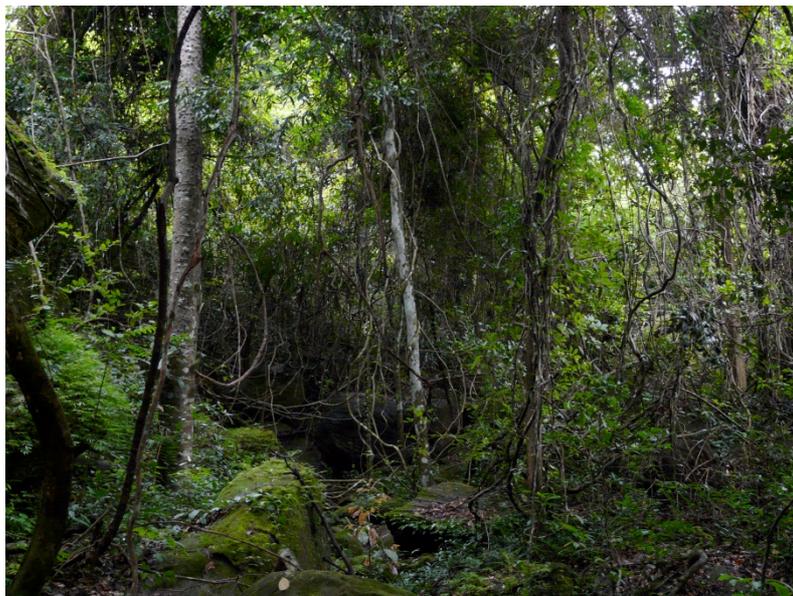
Las plantas más altas son las que consiguen recibir más luz y las que, gracias a ello, puede prosperar mejor. En éstas condiciones, las herbáceas siempre se encuentran en desventaja y ven muy reducidas sus posibilidades a menos que sean capaces de recurrir a soluciones originales que les permitan evitar esta limitación. Este es el caso de los bejucos o lianas, que utilizan a los árboles como soporte y pueden de este modo ascender muy deprisa hasta las copas sin necesidad de un tronco rígido, y de numerosos epifitos que depositan directamente sus semillas sobre las ramas superiores del árbol y se establecen allí ascendiendo a medida que lo hace su anfitrión.



La competencia por la luz en el interior del bosque explica la gran abundancia de plantas trepadoras y epifitas. En algunos bosques, los troncos quedan siempre ocultos por estos tipos de plantas.

Foto: trepadoras en Singapur.

Las lianas son plantas trepadoras que dedican poca energía a la formación de su tronco, delgado y flexible, lo que les permite a cambio crecer muy deprisa. Germinan en el suelo y al principio se asemejan a cualquier arbusto. Sin embargo, cuando alcanzan cierta altura (en torno a 1 metro) necesitan un soporte para seguir creciendo y para ello utilizan los troncos de los árboles, a los que se agarran mediante zarcillos o raicillas especializadas. La principal dificultad que tienen que vencer consiste en fijarse con suficiente fuerza para no desprenderse por efecto de su propio peso. Para ello recurren a sistemas muy variados: hay trepadoras que entremezclan sus ramas con las del árbol enganchándose a él, otras disponen de raíces que se hincan o abrazan al tronco, otras más de hojas o brotes terminales que se enzarzan con las ramas del árbol...



Las lianas abundan en todos los bosques de la región intertropical. Al beneficiarse de la luz, se multiplican mucho en los bosques secundarios o masas que han sido aclaradas.

Foto: lianas en el bosque de Phnom Kulen (Camboya)

Una vez que la liana alcanza el nivel de las copas y puede beneficiarse de la luz solar, su crecimiento se acelera y la planta se extiende horizontalmente “saltando” de un árbol a otro a través de las ramas y alcanzando un gran volumen.

Muy longevas, las lianas sobreviven a la muerte del árbol que las sostenía creciendo sobre otro u otros. En estos casos, parte de su tronco queda colgando en el aire alcanzando el conjunto de la enredadera longitudes considerables (se conocen ejemplares de *Calamus* de 240 m de longitud).

Todas las enredaderas necesitan luz y por tanto proliferan especialmente en los márgenes y en los claros del bosque. Por eso las talas favorecen su multiplicación y su presencia es más importante en los bosques secundarios.

Esta capa de humus mantiene agua que es aprovechada por las raíces, parte de las cuales cuelga además en el vacío y se empapa del aire cargado de humedad. Algunos, como las bromelias de las selvas americanas, consiguen también alimento de otro modo. Sus hojas se disponen en roseta y almacenan agua de las lluvias, y aparece una comunidad de invertebrados ligada a estos pequeños estanques. La planta obtiene los nutrientes provenientes de sus restos a través de unos pelillos que tapizan la cisterna. Las bromelias de mayor tamaño son incluso utilizadas para criar por diversas especies de ranitas venenosas.

En cuanto a los epífitos, germinan sobre las ramas superiores de los árboles y no tienen contacto con el suelo lo que resuelve el problema de la luz pero plantea uno nuevo: el del abastecimiento de agua. Entre ellos se encuentran musgos, líquenes, helechos y muchas



Las orquídeas son muy frecuentes y vistosas en la pluvisilva. Muchas son epifitas y cuentan con raicillas aéreas para absorber el agua de la humedad atmosférica. A falta de ciclos estacionales, algunas sincronizan su floración y reproducción a partir de la ocurrencia de situaciones meteorológicas inhabituales.

Foto: *Sphrolaelioca ttleya* en Singapur.

plantas con flores. Se nutren de la materia orgánica procedente de restos de otros epífitos, de animalillos que vivían sobre el árbol y de las hojas muertas que se acumulan en las concavidades de las ramas.

Los epífitos sólo disponen del agua de lluvia que cae sobre ellos o sobre las ramas donde están instalados y, por esta razón, no pueden prosperar más que en lugares en los que o ésta o la niebla son frecuentes. Además, disponen de diversos sistemas de almacenamiento y supervivencia:

- * Entre los epífitos tropicales hay numerosas plantas suculentas o que adoptan soluciones comparables a las de aquellas para afrontar la falta de agua (como la posibilidad de absorber CO₂ durante la noche evitando las pérdidas excesivas durante el día).
- * Algunos disponen de raíces aéreas o de filamentos absorbentes en la base de las hojas (como ocurre entre muchas orquídeas y bromeliáceas respectivamente)
- * Además, numerosos epífitos son parásitos que hincan sus raíces en el tronco o ramas que les sirven de soporte absorbiendo la savia del árbol que les sustenta y viviendo a sus expensas (llegando incluso a matarlo).
- * Por fin hay plantas que crean algo parecido a su propio suelo gracias a la disposición de sus hojas para después desarrollar en él sus raíces. Es el caso de varios helechos (*Asplenium nidus*, *Platyserium*).

Las acumulaciones de humus que generan las epifitas en las ramas de los árboles constituyen verdaderos biotopos con una fauna y una microflora especializados que contribuyen a su propio equilibrio posterior. En este "suelo" se instalan hormigas que se encargan de transportar y de dispersar las semillas a través de las ramas. Los pequeños depósitos de agua que se forman entre las hojas de las bromeliáceas albergan larvas de mosquitos e insectos acuáticos... que sirven de alimento a ranas, a diversas plantas insectívoras y así sucesivamente.

Por fin, existe un grupo de plantas que pueden denominarse "hemiepifitas" ya que ocupan un lugar intermedio entre las lianas y los epífitos verdaderos. Algunas de estas plantas germinan en el suelo, crecen hacia arriba apoyándose en un tronco como las lianas y, cuando alcanzan la copa, se desprenden de la parte inferior y quedan colgadas de los árboles o en contacto con el suelo a través de raíces aéreas.



Una estrategia frecuente, aunque no exclusiva, en la pluvisilva es la de las plantas estranguladoras que tras utilizar un árbol como soporte para poder ascender y beneficiarse del sol, lo estrangulan con el engrosamiento de sus raíces y luego aprovechan sus restos en descomposición.

Foto: planta estranguladora constriñendo el tronco del árbol anfitrión (izquierda, Amazonia) y después de matarlo (derecha-Australia). En la segunda foto aún se pueden ver restos muertos del árbol que sirvió de soporte.

Un último mecanismo de adaptación, muy original, es el que presentan los popularmente llamados "árboles estranguladores" de América, Asia y Oceanía:

- tras germinar como epifitos sobre la rama de árbol, forman una raíz muy larga que empieza a descender a lo largo del tronco. A medida que lo hace, esta raíz se bifurca una y otra vez hasta formar una maraña que rodea todo el fuste del árbol anfitrión.
- En cuanto alcanzan el suelo, las raíces pueden empezar a absorber abundante agua, el crecimiento se acelera, la masa foliar se desarrolla con mayor vigor y las raíces, que siguen multiplicándose, envuelven completamente el tronco del árbol que sirve de soporte impidiendo su crecimiento en anchura. Al mismo tiempo, las ramas y hojas van cubriendo su copa robándole la luz y debilitándole.
- El resultado final es la muerte por ahogamiento del árbol soporte cuyos restos se descompondrán muy deprisa proporcionando nutrientes que el propio estrangulador aprovechará de inmediato.
- A partir de ese momento las raíces aéreas del árbol estrangulador, que han adquirido un considerable grosor, pasan a desempeñar la función de troncos capaces de soportar enormes copas (algunos *Ficus* de éste grupo figuran entre los árboles con mayor copa del mundo).

Muchas regiones de pluvisilva están drenadas por inmensos ríos con regímenes muy variables y periódicamente se producen crecidas que inundan durante meses amplias extensiones de las llanuras aluviales. Las porciones de selva que permanecen inundadas durante gran parte del año reciben en la amazonia el nombre igapós mientras que las que sólo lo están durante algunos periodos son las várzeas. En estos ambientes, ni estrictamente acuáticos ni totalmente continentales, las especies presentes son distintas y los árboles, de dimensiones más reducidas, disponen frecuentemente de ramificaciones

en la base del tronco o raíces especiales destinadas a mejorar su estabilidad y permitir la absorción de oxígeno tal como ocurre en los manglares (ver capítulo correspondiente).



Extensas superficies de los bosques ecuatoriales permanecen inundadas durante varios meses al año dando lugar a una vegetación semisumergida original. En la pluvisilva los límites entre los medios acuáticos y terrestres son a veces muy difusos.

Foto: detalle de Igapó en la región del Río Negro (Brasil)

Antes de concluir este apartado es preciso insistir en el hecho de que las pluvisilvas ecuatoriales son los bosques con mayor biodiversidad del mundo (se piensa que podrían contener más de la mitad de las especies de la tierra) y que, aun presentando rasgos comunes, son muy variadas y muestran rasgos diferenciados de uno a otro continente. Así, las palmeras, frecuentes en América, son escasas en África; las epifitas y lianas resultan superabundantes en unas regiones para desaparecer en otras mientras que la pluvisilva de cualquier montaña presenta grandes diferencias de composición respecto a la de la llanura circundante. No obstante, en todos los casos, coinciden la exuberancia, la diversidad y una elevada productividad con valores que varían entre 2 y 3,5 kg de materia vegetal seca /m²/año.

La necesidad de recurrir a las generalizaciones se refuerza además por la extraordinaria riqueza y complejidad de estas biocenosis de las que, en realidad, se sabe muy poco: de las 55.000 especies con flores que según las estimaciones hay en Brasil no se conocen aceptablemente más que unos centenares mientras que gran parte del resto permanecen inéditas para la ciencia o, peor, están desapareciendo ante nuestros ojos a medida que se destruye la selva sin haber sido ni tan sólo descrito.

Los animales de la selva ecuatorial

La extraordinaria riqueza de la pluvisilva no se limita a la vegetación sino que se extiende a los demás grupos biológicos y, en el caso de la fauna, la abundancia y biodiversidad resultan no menos sorprendentes.

Esta biodiversidad puede explicarse a partir de varios hechos:

- Se considera que la pluvisilva ecuatorial es el bioma más antiguo del mundo. Aparte de los relacionados con la evolución de las especies, algunos bosques del Sudeste asiático podrían no haber sufrido cambios importantes desde el Cretácico, hace 100 millones de años, y la mayoría de ellos se libró de los efectos de las glaciaciones cuaternarias gracias a su localización geográfica. Esta gran antigüedad ha permitido a las plantas y animales coevolucionar sin interrupción durante todo este tiempo y dar lugar a los ecosistemas más diversos y complejos de la tierra.



Algunos bosques ecuatoriales se encuentran entre las formaciones más antiguas de la tierra ya que su aparición se sitúa al final del Mesozoico. Ello ha permitido una prolongadísima coevolución de las plantas y animales que explica su interdependencia y alto grado de especialización

Foto: pluvisilva en Tasik Temengur (Perak-Malasia) considerada como uno de los bosques más antiguos del mundo.

- Este prolongadísimo periodo de interacciones entre plantas y animales ha propiciado un alto grado de especialización de los organismos. Esto supone que la mayoría de las especies de animales reduce su presencia a un único tipo de bosque o, dentro de él, a un único tipo de ambiente (copas más altas, dosel continuo de los árboles intermedios, troncos, suelo, medios más húmedos...) El nivel de especialización de muchos animales es tal que un buen número de ellos sólo vive sobre un único tipo de árbol o planta lo que hace que cada tronco o cada matorral soporte una fauna específica y diferente a la de los demás.
- Las condiciones ambientales son particularmente favorables ya que los animales no necesitan defenderse ni del frío ni de calores excesivos y tanto el agua como los recursos alimenticios son abundantes.

Algunas especies cuentan con poblaciones muy importantes y áreas de distribución muy amplias. Sin embargo otras viven en áreas muy limitadas y tal vez no cuentan más que con algunas decenas de individuos. Así, por ejemplo, mientras que *Saimiri sciueus*, el tití ardilla común, es ubicuo en toda la Amazonia y puede ser observado hasta América

Central, el tití de Maués (*Callithrix mauesi*) es un diminuto primate que no ha sido descrito hasta 1992 y cuya población se restringe a unos pocos kilómetros cuadrados de una de las márgenes del río Maués.



El tití ardilla es muy común en la pluvisilva de toda América. Es un animal perfectamente adaptado al medio forestal que no necesita descender al suelo.

Foto: grupo de titis ardilla (*Saimiri sciueus*) en un árbol en la Amazonia.

Los animales de pequeñas dimensiones son los más numerosos y se estima que las pluvisilvas de las diferentes regiones del mundo contienen más de 50 millones de especies de invertebrados. Esa enorme, y muy mal conocida, diversidad explica que en un único tronco se hayan llegado a inventariar 50 especies distintas de hormigas.

Muchos de esos artrópodos o insectos son sociales y han desarrollado pautas de comportamiento muy sofisticadas y sorprendentes. Por ejemplo, las hormigas cortadoras de hojas ascienden hasta más de 30 metros de altura por los troncos de ciertos árboles para cortar pequeños trozos de sus hojas. A continuación, cargan con estos fragmentos, cuyo peso es hasta 50 veces el de su cuerpo, y vuelven con ellos al hormiguero recorriendo distancias que pueden alcanzar doscientos metros (trasladado a la escala humana, es como recorrer sin parar 240 km cargando con 3500 kg de peso). Allí donde aparecen, el suelo del bosque queda surcado por un laberinto de caminitos atestados por este incesante tráfico de fragmentos de hojas.

Pero las hormigas cortadoras no consumen estos fragmentos de hojas conseguidos a costa de tanto esfuerzo sino que los entierran en sus hormigueros. La descomposición de los restos vegetales mezclados con saliva y otras sustancias segregadas por los insectos favorece el crecimiento de cierto tipo de hongos que, esos sí, son los que sirven de alimento a las hormigas y que éstas obtienen practicando algo parecido a una forma de agricultura.

Otro ejemplo, que nos habla de la complejidad de las relaciones que se establecen entre animales y plantas, lo ofrecen algunas hormigas del género *Azteca*. Estos animales viven en ciertas acacias que les proporcionan todo los recursos necesarios para su supervivencia: un lugar idóneo para el hormiguero, alimento y agua. A cambio, las hormigas protegen a los árboles de sus enemigos picando o luchando ferozmente contra cualquier herbívoro o insecto que se acerque demasiado. También protegen al árbol de las enredaderas u otras plantas que podrían competir con él de manera que alrededor de estas acacias no crece ninguna otra planta.

Este tipo de relaciones normalmente beneficia a todos los actores implicados hasta el

punto de que, en muchos casos, la complementariedad entre animales y plantas es tan estrecha que la desaparición de uno conlleva irremediablemente la del otro (animales que se alimentan exclusivamente de una planta, plantas cuya polinización o dispersión de semillas dependen de una única especie animal, etc).



Mal conocidos y extraordinariamente diversos, los insectos son los animales que desempeñan un papel más importante de cara al mantenimiento del equilibrio de la pluvisilva. Fáciles de capturar por sus predadores, suelen mimetizarse o adoptar diseños que sirven para desorientarlos. En este caso, las alas de la mariposa se asemejan a la cabeza de un animal con dos grandes ojos.

Lo dicho para los invertebrados es igualmente válido para los animales de mayores dimensiones, mucho más vistosos y mejor conocidos: la diversidad de formas que puede presentar la biomasa vegetal implica la existencia de una gran variedad de alimentos disponibles para la gran fauna y ésta suele estar muy especializada para poder explotar de manera óptima los recursos que le son necesarios.

De este modo, a los animales frugívoros (comedores de fruta) nunca les falta alimento ya que en la pluvisilva la floración es continua y siempre hay árboles fructificando. Muchas aves, como los tucanes o quetzales americanos, los cálaos asiáticos y africanos o diversas cacatúas de Insulindia y Australia se alimentan casi exclusivamente de frutas del mismo modo que lo hacen numerosos murciélagos o primates. La relación que existe entre los animales frugívoros y las plantas productoras de esos frutos es beneficiosa para ambos. Las plantas consumen mucha energía rodeando la semilla con una envoltura muy nutritiva y sabrosa capaz de atraer a los animales pero compensan el esfuerzo al conseguir que éstos dispersen las semillas. Los animales obtienen beneficio al disponer de alimentos sabrosos y muy energéticos pero ingieren el fruto completo y tras digerir la pulpa expulsarán las semillas en puntos más o menos alejados del lugar de alimentación

Las hojas constituyen la base de la alimentación de otras especies, como diversos primates (langures, monos aulladores...) y una miríada de invertebrados. Son energéticas pero contienen mucha celulosa (que es difícil de digerir) y abundantes compuestos tóxicos lo que hace que los animales folívoros tengan metabolismos muy lentos (digestiones de hasta un mes de duración en el caso del perezoso), escasa vitalidad y organismos y pautas de comportamiento muy especializados. Un caso muy característico es citado perezoso, animal exclusivo de la selva americana totalmente adaptado a la vida arborícola y que se desplaza sin problemas, aunque muy lentamente, entre las ramas pero tiene grandes dificultades para hacerlo sobre el suelo.



Algunos animales solo se alimentan de hojas, viven permanentemente en las ramas y no son capaces de desenvolverse en el suelo.

Foto: perezoso en lo alto de un árbol en Brasil.

Los sucesivos estratos de la selva están ocupados por animales distintos y forman auténticos ecosistemas diferenciados sin demasiada relación entre sí. Las hojas se encuentran a una altura determinada y sirven de alimento a monos y perezosos que se desenvuelven prácticamente todo el tiempo a ese nivel. Éstos a su vez son las presas preferidas de grandes serpientes o aves depredadoras como el águila coronada africana o la arpía mayor americana, que tampoco tienen relación con el suelo y así sucesivamente.

Algunos animales arborícolas han desarrollado una cola prensil que actúa como un quinto miembro o dedos opuestos para mejorar su seguridad al desplazarse por las ramas. La cola prensil permite a muchos primates acceder fácilmente a los alimentos colgándose de ella y dejando las manos libres. Buenos ejemplos de ello son el mono araña, el mono aullador, el kinkajú y el oso hormiguero menor en América, el pangolín arborícola africano o el pangolín malayo en Asia.

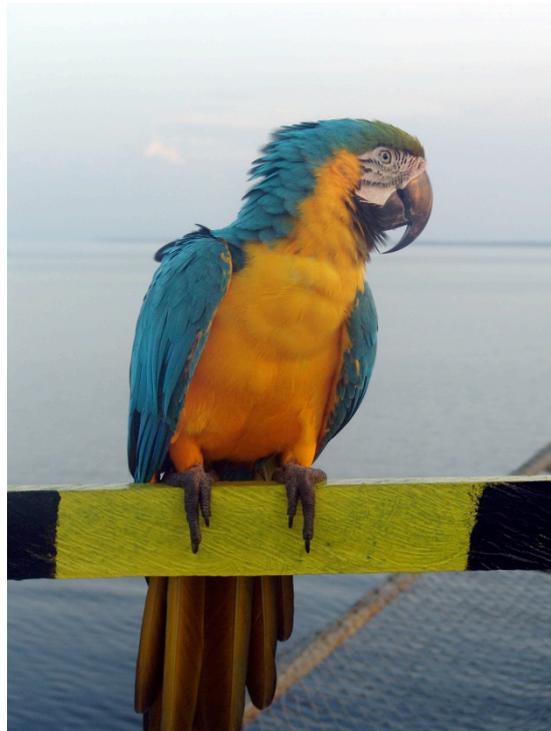


La selva es particularmente favorable a las aves que alcanzan aquí una gran diversidad.

Foto: "gavilán colorado" en la zona del río Ariau (Brasil).

Para pasar desapercibidos frente a sus depredadores los animales han desarrollado todo tipo de camuflajes adoptando coloridos o formas muy variados. Los insectos son los que obtienen resultados más sorprendentes (como en el caso de los insectos palo o los insectos hoja, no exclusivos de los trópicos pero que alcanzan aquí su máxima diversidad, o de algunas mariposas, muy difíciles de distinguir de las hojas cuando cierran sus alas). Sin embargo, todos los animales recurren al mimetismo para ocultarse o para cazar sin ser vistos, desde las grandes serpientes como la boa constrictor hasta el perezoso, cuyo pelaje se recubre de unas algas verdosas que lo hacen más críptico entre el follaje de los árboles. Incluso los grandes depredadores, que fían su éxito a la velocidad y al sigilo, utilizan pelajes moteados (leopardo) y coloridos discretos para pasar más desapercibidos.

Por fin, un último rasgo llamativo de la selva son sus sonidos. La selva es muy densa y dificulta la visión. Por eso, numerosos animales utilizan una gran variedad de sonidos para comunicarse entre sí. De este modo, los animales son difíciles de observar en la selva pero quien se adentra en su interior estará oyendo permanentemente silbidos, cantos o gritos de todo tipo de animales que avalan su presencia. Aparte de los insectos, a veces sorprendentemente ruidosos, aves o anfibios (ranas), destacan los monos que pueden llegar a ser extraordinariamente vocingleros (monos aulladores de América, mangabeys africanos, gibones de Asia...)



Los loros y papagayos forman parte de los animales más ruidosos de la selva. Son muy comunes, su presencia siempre se hace notar.

Foto: papagayo en la zona del río Ariau (Brasil).

6.3.4 El litoral de los trópicos: manglares y arrecifes coralinos

En comparación con la excepcional riqueza de los continentes, y en contra de lo que mucha gente tiende a pensar, los mares tropicales son bastante pobres. La elevada temperatura de las aguas reduce las tasas de oxígeno disuelto y la frecuencia de las situaciones sin oleaje juega en la misma dirección. Por eso, la productividad de las aguas cálidas suele ser inferior a la de las frías, algo que se refleja en el propio aspecto del mar: la transparencia y característico color turquesa de las aguas tropicales denotan escasez de fitoplancton (y, por tanto, de recursos alimenticios para los ecosistemas acuáticos) mientras que los habituales tonos verdáceos de los mares fríos demuestran justamente lo contrario.

Por lo demás, los océanos constituyen medios muy homogéneos y prácticamente carentes de fronteras naturales que permiten el libre movimiento de algas, animales y plantas acuáticas o litorales por lo que la composición y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos tropicales no difiere demasiado de los extratropicales.

Sin embargo, los mares y litorales del trópico contienen dos tipos de ambientes exclusivos y de gran importancia biogeográfica: los manglares y los arrecifes coralinos.



Los manglares se instalan en la franja intermareal y constituyen ambientes de transición entre los medios marinos y terrestres. Tienen escasa biodiversidad pero su productividad es muy alta y desempeñan un papel ambiental muy importante como hábitat de numerosas especies y por contribuir a fijar el litoral.

Foto: manglares en el Delta del Saloum (Senegal).

Los manglares

Los manglares son formaciones originales características de todos los litorales tropicales e incluso subtropicales (alcanzan Nueva Zelanda y las Bermudas por lo que, dentro de las latitudes bajas y medias, pueden considerarse como relativamente azonales).

Se trata de bosques formados por una veintena de especies que crecen en la franja intermareal, en aguas con un contenido en sal próximo a 3.5%, y que quedan semisumergidos en cada pleamar. Constituyen por ello un medio absolutamente original que se sitúa en la transición entre los ambientes terrestres y marinos (sin pertenecer a ninguno de los dos en sentido estricto) y poblado por algunos animales no menos peculiares que los árboles (como el *Periophthalmus* o "pez de los manglares", capaz de trepar a los árboles).

Los manglares alcanzan su mayor desarrollo y diversidad cerca del Ecuador y, en particular, en Insulindia. En cambio, a medida que aumenta la latitud van perdiendo riqueza hasta acabar siendo monoespecíficos en sus límites Norte y Sur.



Varias especies de mangles disponen de neumatóforos (raíces aéreas) que les permiten respirar a pesar de que el suelo está permanentemente saturado de agua.

Foto: manglares en el estuario de Daintree River en Australia.

Los géneros más importantes del manglar son *Rhizophora*, que dispone de raíces fúlcreas y *Avicennia*, con raíces respiratorias que salen del suelo pero que no son visibles más que en bajamar. La mayor parte de las especies muestra un elevado grado de especialización y exige condiciones muy concretas lo que hace que las masas de las distintas especies se vayan sucediendo rápidamente a medida que cambia la salinidad, el sustrato o la profundidad sin aparecer mezcladas en un mismo lugar.



Las nuevas plántulas de *Rhizophora mangle* se desarrollan sobre el árbol "madre" y no caen al suelo hasta que no han alcanzado suficiente peso para clavarse en él y no ser arrastradas por la marea.

Foto: *Rhizophora mangle* en Pointe des Salines (Martinica).

El factor diferenciador más importante son las mareas: cuanto más alejada de la costa se sitúe una planta, más tiempo y a mayor profundidad se encontrará sumergida por agua

salada en cada pleamar (aunque en las costas de regiones semiáridas la salinidad puede invertirse a causa de la intensa evaporación y resultar más alta de cara al continente que frente al océano). Ello genera una zonación: las distintas especies se distribuyen en franjas paralelas a la costa en función de su tolerancia a la sal.

Existen varios tipos de manglares diferenciados:

- los MANGLARES COSTEROS, que crecen de cara al mar en costas llanas sin aportes de agua dulce,
- los MANGLARES DE ESTUARIO, en deltas y desembocaduras donde desempeñan un papel similar al de las marismas de latitudes medias y pueden adentrarse río arriba bastantes kilómetros,
- los MANGLARES DE ARRECIFE, menos importantes, que crecen sobre arrecifes coralinos.

Las plantas enraizadas en suelos salinos absorben sal y adquieren una cierta succulencia pareja a una elevación de la concentración de sus jugos celulares: en las hojas de los manglares se generan así fuerzas de succión del orden de 35-55 atmósferas, mucho más altas que la presión osmótica del suelo, gracias a la cual las raíces se comportan como un ultrafiltro que no deja pasar más que agua prácticamente pura.

No se sabe muy bien cómo se realiza la regulación de la concentración salina en muchas plantas de los manglares. Tal vez el exceso de sales se evita con la caída de las hojas viejas. En algunos casos, no obstante, el mecanismo parece claro: *Avicennia* dispone de glándulas salinas en el envés de las hojas que excretan sal durante las horas de luz. Caso de no ser lavada por la lluvia, dicha sal cristaliza durante el día en el envés de las hojas y absorbiendo humedad atmosférica durante la noche acaba cayendo en forma de gotitas.



Los manglares albergan una abundante fauna. Las especies terrestres suelen ser arborícolas aunque utilizan el medio acuático mientras que las acuáticas han adaptado estrategias para utilizar los recursos disponibles en los árboles (y a veces son capaces de trepar a ellos).

Foto: grupo de serpientes del manglar en Australia.

Los neumatóforos o raíces respiratorias poseen pequeñas aberturas hidrófobas, permeables al aire pero no al agua. Cada vez que sube la marea el oxígeno va siendo absorbido por la respiración de la planta y el CO₂, muy soluble, es disuelto y arrastrado por el agua. Ello produce un cambio de presión gracias al cual, en cuanto vuelve a disminuir la marea, la planta vuelve a absorber aire y a reiniciar el ciclo.

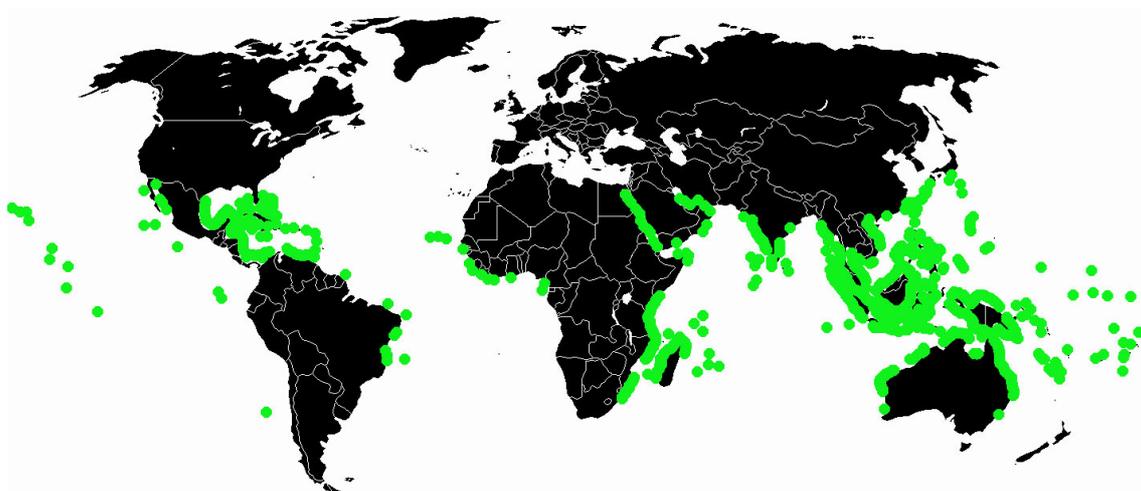
Son muy curiosas, por fin, las plantas "vivíparas" que inician su desarrollo sobre las ramas de la "madre". Estas plántulas, que no contienen prácticamente sal en sus tejidos, caen al

suelo cuando alcanzan un cierto nivel de desarrollo enraizando entonces rápidamente a la vez que aumentan su contenido en sales (necesario para poder absorber agua a través de sus raíces).

Los manglares son ecosistemas de gran interés, muy sensibles a la contaminación y a los cambios ambientales, que están siendo eliminados en muchos lugares. Esto desequilibra las costas, da mayor peligrosidad a los ciclones y al oleaje, priva a muchas especies de su hábitat y conlleva numerosos efectos adversos. La percepción de éstos hechos ha impulsado a algunas administraciones a intentar su regeneración (actuaciones en Cuba, Vietnam, Taiwan...). Sin embargo, hasta el momento, los manglares pueden considerarse como uno de los ecosistemas más amenazados de desaparición.

Los arrecifes coralinos

Los arrecifes coralinos son construcciones sólidas subacuáticas de origen biótico que se forman en los mares tropicales por la acumulación de corales.



Distribución de los arrecifes coralinos. La escala ha sido muy exagerada para facilitar la lectura.

Fuente: Elaboración propia a partir de diversas fuentes de dominio público.

Normalmente se sitúan a escasa distancia de la costa (entre algunos cientos de metros y algunos kilómetros) por lo que actúan como barreras que defienden a los manglares del oleaje. A su vez, los manglares retienen los sedimentos continentales, adversos al coral, y sirven de áreas de reproducción y cría de muchas de las especies propias del ecosistema del arrecife.

La mayor parte del volumen de los arrecifes está compuesta por corales, término que engloba cientos de especies de pólipos de dimensiones milimétricas capaces de fijar el calcio existente en el agua oceánica y formar estructuras rígidas con él.

Los corales viven en simbiosis con microalgas, las zooxantelas, con las que mantienen relaciones de interdependencia. La "arquitectura" de los arrecifes se debe a la construcción calcárea generada por los primeros y es blanca mientras que los colores vivos de los corales se deben a los pigmentos de las distintas algas.

Las zooxantelas son organismos fotosintetizadores por lo que necesitan aguas muy transparentes y no pueden desarrollarse a partir de cierta profundidad limitando las posibilidades de extensión de los arrecifes coralinos. En cambio, los corales son carnívoros que se alimentan básicamente zooplancton.

Cuando los pólipos coralinos mueren, la parte orgánica de sus organismos se descompone



Los arrecifes aparecen entre la costa y el mar abierto y dependen de ambos medios para desarrollarse.

Foto: barrera de arrecifes junto a la costa en La Saline (Reunión).

rápido pero las estructuras calcáreas que han generado se mantienen y sirven de soporte a la siguiente generación que se encargará de hacerla crecer un poco más y así sucesivamente. Cuando este proceso se mantiene inalterado durante largos periodos, pueden formarse las grandes construcciones calcáreas que conocemos como “arrecifes de coral”.

Los mayores arrecifes coralinos que existen son la Gran Barrera de coral (Great Barrier Reef) que se extiende a lo largo de 2600 km en la costa nororiental de Australia, y el Arrecife Mesoamericano que bordea la costa caribeña entre Yucatán y Honduras durante 700 km. Sin embargo, arrecifes y bancos de coral de menores dimensiones existen repartidos por todos los mares tropicales del mundo siempre que sus aguas sean transparentes y tengan una temperatura comprendida entre 20 y 28 °C.



Construcciones biogénicas, los arrecifes atraen a una gran cantidad de fauna a la que ofrecen una sorprendente diversidad de microambientes y abundantes recursos tróficos.

Foto: arrecife en Green Island (Gran Barrera de Coral- Australia).

Los arrecifes coralinos ofrecen condiciones muy favorables a numerosas especies y su aparición da lugar a uno de los ecosistemas más productivos y biodiversos de la Tierra. Buena prueba de ello es que pese a no ocupar más del 1‰ de la superficie total de los océanos, albergan a más de la cuarta parte de sus especies.

Dado lo anterior, no es posible describir en detalle toda la fauna existente en los arrecifes pero se puede destacar que en ella aparecen numerosos peces, esponjas, cnidarios, gusanos, crustáceos, moluscos (incluyendo numerosos cefalópodos), equinodermos (erizos de mar, estrellas de mar y pepinos de mar), tortugas y serpientes marinas. Sin embargo, los mamíferos son escasos con la única excepción de algunos cetáceos (delfines...) que los frecuentan de vez en cuando. Las relaciones entre todas estas especies son muy diversas pero muchas de ellas se alimentan directamente de los corales o de las algas presentes en el arrecife aunque la mayoría lo utilizan, simplemente, como refugio o lugar de caza aprovechando la extraordinaria riqueza biológica que se instala alrededor del arrecife.

Además, en los arrecifes que tienen una parte emergida (como en los atolones), existe un gran número de aves marinas que explotan esa misma riqueza de posibles presas.



Una cuarta parte de las especies marinas viven en los arrecifes coralinos que constituyen ecosistemas con sistemas muy complejos de relaciones entre especies.

Foto: Saint Gilles (Reunión).

Hasta una época muy reciente los arrecifes han sido entornos muy poco frecuentados e insuficientemente conocidos y aún hoy encierran un buen número de interrogantes científicos. Sin embargo, a lo largo de las dos o tres últimas décadas se ha ido constatando que la mayoría de ellos está sufriendo una rápida degradación que, caso de mantenerse a este ritmo, podría acabar con ellos en el próximo siglo.

Lamentablemente, las situaciones que amenazan a los corales son diversas y, en muchos casos, de difícil solución. Muy exigentes en relación con la calidad y transparencia del agua, no toleran la contaminación (petróleo, vertidos...) ni el incremento de turbiedad que producen la destrucción de los manglares, la erosión continental o los dragados. Otras veces, los problemas son más complejos y derivan de rupturas del equilibrio ecológico en los arrecifes: las aguas usadas o sobrecargadas de fertilizantes estimulan el desarrollo de las algas que, al crecer más deprisa que los corales, terminan asfixiándolos.

Pero la amenaza más grave y generalizada está asociada al cambio climático causante de alteraciones de la temperatura y acidez del agua y, probablemente, del llamado "blanqueo del coral". Este último fenómeno puede deberse a distintas causas y la importancia relativa

de unas y otras es todavía objeto de discusión. No obstante, se cree que una subida de 1°C de la temperatura del agua puede ser suficiente para producirlo.

El blanqueo se traduce en una decoloración de los corales, y del conjunto del arrecife, como consecuencia de la desaparición de las zooxantelas que viven en simbiosis con los pólipos lo que inevitablemente conduce a su muerte. Aunque se conocen arrecifes que se han recuperado tras un proceso de blanqueo, el fenómeno es hoy generalizado y se considera como la peor amenaza para estos valiosísimos ecosistemas.



La mayoría de los arrecifes están sufriendo un proceso de “blanqueo” que podría estar relacionado con el cambio climático y contra el que no se conocen soluciones. Si la situación no cambia, al ritmo actual de destrucción, los arrecifes coralinos podrían desaparecer en las próximas décadas.

Foto: sectores muertos (color blanco) del arrecife coralino de Le Marin (Martinica).