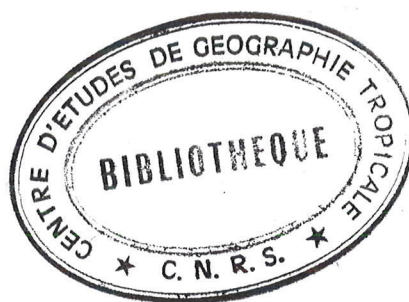


ecosistemas de los bosques tropicales

informe sobre el estado de conocimientos
preparado por
Unesco/PNUMA/FAO



Unesco/CIFCA

GP.689

INVENTAIRE N° 19327

Indice

Agradecimientos 9

Introducción 13

Parte I *Descripción, funcionamiento y evolución de los ecosistemas forestales tropicales*

1. Inventario y prospección: actividades internacionales 19
2. El bosque tropical y la biosfera 36
3. Paleogeografía y paleoclimatología 68
4. Florística y tipología 102
5. Organización 126
6. Peleogeografía y autoecología animales 163
7. Poblaciones animales 183
8. El bosque natural: regeneración y conocimiento de los árboles 204
9. Sucesiones secundarias 245
10. Producción primaria bruta y neta, parámetros de crecimiento 265
11. Reducción secundaria 283
12. Balance hídrico y suelos 291
13. Descomposición y ciclos biogeoquímicos 306
14. Plagas y enfermedades en bosques y plantaciones 324

Parte II *Los hombres y los tipos de explotación de los ecosistemas forestales tropicales*

- Introducción 359
15. Demografía 361
 16. Nutrición 397
 17. Sanidad y epidemiología 420
 18. Adaptación humana y condición física 456
 19. Poblaciones, civilizaciones y sociedades humanas 467
 - Parte 1: Las densidades de población 468
 - Parte 2: Civilizaciones y sociedades 493
 20. Los tipos de utilización 510
 21. Conservación y desarrollo 572

Parte III *Algunos estudios regionales*

AFRICA

- Estructura y funcionamiento de los ecosistemas del bosque pluvial siempreverde de Costa de Marfil 631
- Ecosistemas forestales de Gabón: Visión general 652
- Ordenación y regeneración en algunos ecosistemas forestales de Nigeria 658
- El ecosistema Miombo 668

AMÉRICA

- El ecosistema forestal del Amazonas brasileño: descripción, funcionamiento y necesidades de investigación 687

ASIA Y OCEANÍA

- Ecosistemas forestales tropicales de la India: los bosques de teca (estudio de silvicultura y ordenación 709
- Los ecosistemas forestales de Malasia, Singapur y Brunei: descripción, funcionamiento e investigaciones necesarias 725
- Los ecosistemas forestales de Melanesia (Nueva Caledonia, Nuevas Hébridas, Fidji y Salomón) 739

El ecosistema Miombo

por F. Malaisse¹

Introducción

Clima

Suelos

Estructura y función

Distribución

Fisonomía, estratificación y estructura

Aspectos generales

Termiteros altos

Florística y adaptaciones

Variación

Fuego

Estratificación

Función

Fenología

Dinamismo regenerativo

Biomasa vegetal y producción primaria

Producción secundaria

Producción terciaria

Balance hídrico y ciclos biogeoquímicos

Balance hídrico

Caída y descomposición de la cubierta muerta

Ciclos biogeoquímicos

Modificaciones antropógenas

La sucesión regresiva

Silvicultura

Pastoreo

Usos tradicionales

Investigaciones necesarias y prioridades

Bibliografía seleccionada

Introducción

El miombo es un tipo de bosque abierto dominado por *Brachystegia*, *Julbernardia* e *Isobertia*. El término común bamba *miombo* también se emplea para varias de las especies que lo componen (de *Brachystegia* en Malaui, Rhodesia, Tanzania y Zambia; y de *Julbernardia* e *Isobertia* en Zaire).

El término bosque abierto fue definido en el Coloquio de Fitogeografía de Yangambi (CCTA, 1956) y más tarde se discutió en un Simposio en Ndola (CCTA, 1959). Bosque es una formación en la cual el estrato superior está formado por árboles, cuyas copas no tienen por qué estar necesariamente trabadas, pero cuya densidad es suficiente para determinar un estrato herbáceo diferente del de las sabanas. Esta diferencia se puede apreciar cuando la cobertura arbórea excede del 60%. Aubréville (1957) describe el bosque abierto de Shaba (una antigua provincia de Katanga), como una «formación mixta con estrato graminoide abierto; los árboles alcanzan una altura de 15 a 20 m, de forma que parece un verdadero bosque. Pocos elementos intermedios entre el estrato arbóreo y el estrato herbáceo. Los árboles tienen las copas trabadas o casi trabadas, pero el follaje es ligero, la mayoría de las ramas se extienden en parasol, de forma que el conjunto es poco denso y está aireado: es un bosque abierto («forêt claire») expresión que parece correcta».

El miombo ha sido considerado como un bosque abierto micrófilo y caducifolio (Peterken, 1967), bosque verde pluvial (Lieth, 1974), bosque tropófilo (Lebrun & Gilbert, 1954) y bosque heterotérmico (Streel, 1963). El arbolado tipo miombo es similar al dondo, mikondo, tenda y tumbi de varios autores.

Un Proyecto Miombo IBP (Malaisse, 1973) ha sido desarrollado por la Universidad Nacional de Zaire. Este proyecto ha dado lugar a numerosas publicaciones, las cuales, junto con resultados originales, se compendian aquí.

Clima

El macroclima de la región de Lubumbashi se caracteriza por una estación húmeda (de noviembre a marzo), una estación seca (de mayo a septiembre) y dos meses

¹ Université nationale du Zaïre, Campus de Lubumbashi, Lubumbashi, Zaïre

CUADRO 1. Datos climáticos medios en la Universidad de Kaspa, Campus Station (Lubumbashi), entre 1964-1970.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
T _M	28,1	28,2	28,5	29,3	28,6	27,1	26,9	29,1	31,9	32,8	29,6	27,9
(máximo: 32,8)												
T _M	36,4	31,0	31,7	33,0	34,2	30,5	35,0	35,0	37,8	36,6	35,5	32,5
(máximo: 37,8)												
T _m	16,3	16,6	15,6	12,3	7,5	5,3	4,2	7,0	10,0	13,2	15,7	16,4
(mínimo: 4,2)												
T _m	12,4	13,5	10,3	6,0	1,5	-1,0	-1,5	0,9	4,2	6,0	11,6	11,8
(mínimo: -1,5)												
T	22,2	22,4	22,1	20,8	18,1	16,2	15,6	18,1	21,0	23,1	22,7	22,0
(media anual: 20,3)												
P	299,1	247,4	174,9	36,5	3,7	9,2	0	0	4,1	36,1	186,2	278,2
(total anual: 1.275,4)												
HR	89	90	89	82	76	76	73	63	58	53	82	87
(media anual: 77,5)												
Piche	1,8	1,8	1,9	2,5	3,2	3,6	4,4	5,6	6,2	5,8	2,8	1,9
(media anual: 3,5)												
A	11,8	11,9	12,8	16,9	21,1	21,7	22,2	22,2	21,9	19,6	13,8	11,9
(media anual: 17,3)												
R	423	414	442	472	478	436	469	493	533	516	456	394
(media anual: 460,5)												
I	4,9	4,8	5,9	8,3	10,0	9,7	10,3	9,9	9,8	8,9	6,1	4,2
(media anual: 7,7)												

Abreviaturas

T_M: media de las temperaturas máximas diarias (°C)
 T_M: temperatura máxima absoluta (°C)
 T_m: media de las temperaturas mínimas diarias (°C)
 T_m: temperatura mínima absoluta (°C)
 T: temperatura media mensual (°C)

P: precipitación media mensual (mm)
 HR: humedad relativa a las 8 horas (%)
 Piche: evapotranspiración Piche (mm/d)
 A: media amplitud térmica diaria (°C)
 R: radiación media (cal/cm²/d)
 I: insolación media diaria (h)



de transición (octubre y abril). La precipitación anual es, aproximadamente, de 1.270 mm, pero con amplias oscilaciones anuales (716 a 1.551 mm). Muy rara vez una precipitación sobrepasa los 100 mm (160 mm en 24 horas 40 min. en 1923). La mitad de las precipitaciones diarias son menores de 5 mm, pero estas representan menos del 10 % de la precipitación total; las precipitaciones que sobrepasan los 50 mm por día representan el 24 % del total y tienen lugar en 4,3 días al año. La media es de 118 días de lluvia al año.

La temperatura media diaria es de cerca de 20 °C. Esta es más baja en los comienzos de la estación seca (mediados de mayo a mediados de julio). El mínimo nocturno se produce con mayor frecuencia hacia las 6 horas. Mínimas absolutas de 0 °C son muy raras, pero se producen algunos años. Octubre, y algunas veces noviembre, es el mes más cálido, con un máximo diario de 31-33 °C. La amplitud térmica diaria es pequeña durante la estación húmeda y amplia durante la estación seca. La humedad atmosférica depende de la precipitación; con mínimo en octubre y máximo en febrero. La radiación global anual es $16,8 \times 10^9$ kcal/ha, de la cual el 61 % es radiación directa. El cuadro 1 resume el clima regional calculado a partir de las observaciones hechas en la estación meteorológica del campus de la Universidad de Lubumbashi.

El clima, en la clasificación de Koppen, pertenece al tipo Cw, con una estación seca de una duración media de 186 días y una precipitación media de 1.270 mm.

Suelos

Los emplazamientos del IBP están situados en los suelos zonales de la serie Kaponda (suelo tipo A-2; Sys y Schmitz, 1959). Estos son suelos profundos, lateríticos, amarillo-rojizos, de textura arcillosa fina, impermeables, pero con buen drenaje. El horizonte orgánico superior es delgado y no excede de 2 cm; el horizonte A 1 también es delgado, menos de 3 cm y, excepcionalmente, alcanza los 5 cm; los horizontes superficiales descansan sobre horizontes más profundos de color más rojo y pobremente diferenciados. En el siguiente cuadro (Miombo de Luiswishi) se dan los valores medios de pH correspondientes a 25 muestras de suelo para una año de observación y para cada horizonte. Los suelos de la serie Kaponda están caracterizados por una marcada acidez; por otro lado, es probable que los altos valores medios en el nivel húmico superior sean consecuencia directa del incendio del matorral. Los valores de la razón C/N se midieron en enero y septiembre, el carbono total según el método de Anne (1945) y el nitrógeno total por el método de Kjeldahl. Los análisis granulométricos, hechos a diferentes profundidades, muestran una fuerte predominancia de elementos finos (-2μ):

Profundidad (cm)	Distribución granulométrica (por ciento)				
	Arcilla (0-2 μ)	Limo fino (2-20 μ)	Limo grueso (20-50 μ)	Arena fina (50-250 μ)	Arena gruesa (250-2.380 μ)
5	36,5	13,9	24,3	14,3	10,9
10	36,4	14,1	26,0	13,1	10,4
20	36,7	15,1	24,9	12,4	9,7
50	40,3	16,7	21,6	11,3	9,4
100	41,8	14,6	26,1	10,5	6,9
200	35,1	12,3	34,4	11,4	6,5
		pH		C/N	
Horizonte		Enero 1969	Septiembre 1969		
L		20,6	17,5		
F+H					
A 1 (-3 cm)		5,3	11,8	13,9	
-10 a -20 cm		4,6	11,7	13,0	

Estructura y función

Distribución

De acuerdo con el mapa de vegetación de África publicado por la AETFAT (Association pour l'étude taxonomique de la flore de l'Afrique tropicale) en 1959, la vegetación forestal representa el 12,1 % de la superficie de África, aproximadamente 3.765×10^6 km². De acuerdo con Ernst (1971) esto corresponde al límite de resistencia al calor y al frío de los principales árboles (+48 °C para hojas y yemas, -2 °C para los tallos de *Brachystegia spiciformis*). El área está subdividida en dos partes, una estrecha faja situada al norte del ecuador y la mayor parte en el dominio zambeziano. El miombo zaireño se encuentra en esta última y ocupa el 11 % de la superficie de Zaire.

Son raros los mapas recientes que aporten más datos sobre la distribución de los bosques abiertos; algunos, por ejemplo, Angola (Grandvaux Barbosa, 1970), áreas de Shaba (Sys y Schmitz, 1959; Streel, 1963; Malaisse, 1975) y la reserva de caza de Selous, en Tanzania (Rodgers, 1973).

El examen de fotografías aéreas recientes de Shaba permite la rápida detección del miombo, el cual se diferencia fácilmente de otros tipos de vegetación importantes. Sin embargo, los densos matorrales que cubren los termiteros modifican ocasionalmente su aspecto.

La ausencia de un mapa detallado de la vegetación de Shaba es una laguna importante. Su realización a partir de la fotografía aérea y, cuando existen, de parcelas controladas, no ofrece dificultades importantes. Previamente, es necesario realizar reconocimientos sobre el terreno a lo largo de itinerarios elegidos cuidadosamente. Es conveniente que se realice un mapa de este tipo en un plazo breve que, no solo proporcionaría información sobre los principales tipos de vegetación, sino que también permitiría la evaluación general de la biomasa de la vegetación.

Fisiología, estratificación y estructura

Aspectos generales

El estrato arbóreo está caracterizado por su escasa cobertura y por su baja densidad. Los troncos son cortos y retorcidos; no hay contrafuertes, salvo en el caso de *Marquesia macroura*, de modo que hay pocos troncos bien formados. Las ramas superiores están retorcidas y abiertas hacia afuera; la copa es, con frecuencia, aparasolada, especialmente en el caso de *Brachystegia* spp. Las hojas son pequeñas, muy frecuentemente pinnadas o bipinnadas, con foliolas cortamente pecioladas. Solo unas pocas especies de la orla forestal (*Uapaca* spp. y *Protea* spp.) tienen hojas anchas. El limbo es ligeramente flexible, con vellosidad variable y usualmente de margen entero. Las especies tienden a ser heliófilas. El miombo florece durante casi todo el año. La caulifloria es rara pero se presenta en algunas especies de *Ficus*, entre otras. La fructificación es abundante pero, frecuentemente, para algunos individuos o especies, tiene lugar cada dos años. La dispersión es principalmente por medio de animales.

El epifitismo es bastante común en las áreas no incendiadas donde se hallan cortinas de orquídeas heliófilas: *Bulbophyllum* spp., *Polystachya* spp. y *Calyptrochilum christianum*.

Los líquenes crustáceos y foliáceos son más abundantes que los fruticulosos, los cuales solo se presentan en la parte superior de las copas pero, tanto líquenes como briófitos, son escasos. En el cuadro 2 se expone la distribución de la biomasa de epifitos sobre una *Marque-*

CUADRO 2. Distribución de la biomasa (g de materia seca) de epifitos en una *Marquesia macroura* de 16,7 m de altura. Los valores por ha son cuarenta veces mayores.

Altura del árbol (m)	Musgos	Hepáticas	Líquenes			Plantas vasculares
			foliosos	crustáceo	fruticulosos	
0-1						
1-2	0,3					
2-3	1,3	0,6	0,3	6,5		2,6
3-4	2,1		8,5	15,2		
4-5	2,9	0,1	5,5	0,6		
5-6	6,1	0,4	4,4	5,7		
6-7	1,0		0,2	5,5		
7-8	1,2	0,1	0,5	2,1		
8-9	1,5	0,3	11,5	25,6	6,9	
9-10	5,3	0,6	13,0	9,5	3,5	5,1
10-11	1,3	0,1	4,3	54,8	0,2	
11-12	2,2		17,4	10,5	3,2	
12-13		0,1	6,9	20,2	8,9	
13-14			2,5	18,4	4,3	
14-15	0,3		2,2	35,1	0,9	
15-16			9,0	3,3	10,4	
16-17	0,1		16,8	31,3	4,4	
Total	25,6	2,3	103,0	244,3	42,7	7,7
Porcentaje	6,0	0,5	24,2	57,4	10,0	1,8

sia macroura de 16,7 m de altura. Se han encontrado lianas, pero no están bien desarrolladas a casusa de los incendios; también están presentes algunas especies de *Ficus* estranguladores. También existen cierto número de especies de Lorantáceas semiparásitas así como dos verdaderos parásitos, *Pilostyles aethiopica*, en las ramas de los árboles, y *Thonningia sanguinea*, en las raíces.

Los bosques respetados por el fuego evolucionan rápidamente hacia estructuras densas, llamadas ocasionalmente *forêt claire muhuluteuse*, caracterizado por el exuberante sotobosque, las lianas, la acumulación de hojarasca y el pobre desarrollo del estrato herbáceo. El sotobosque es abierto, salpicado de árboles pequeños y algunos arbustos. El estrato herbáceo es más o menos continuo y bien desarrollado. Los estolones son abundantes y se mezclan con las hierbas que dominan en las zonas en las que el nivel freático, después de las últimas lluvias torrenciales, es superficial. Al final de la estación húmeda algunos tallos floridos sobrepasan el metro de altura.

Termiteros altos

Son característicos los montones de tierra construidos por *Macrotermes falciger*, que alcanzan 8 m de altura y 14-15 m de diámetro basal; su densidad varía desde 2,7 hasta 4,9/ha, con una cobertura media del 6 %.

La flora termitófila está formada por un mosaico de grupos ecológicos, entre los cuales dominan las tendencias xerófilas y eutrofas. La xerofilia es debida al alto contenido en arcilla de los termiteros y a la escasa penetración del agua de lluvia, debido a su forma cónica. La eutrofia se debe a que su suelo tiene un pH superior al del substrato circundante. Muchos autores han señalado la existencia de concreciones calcáreas en su interior. Es necesario un estudio detallado de los termiteros en relación con las variaciones locales o regionales y la presencia o ausencia de actividad de las termitas (existen termiteros fósiles).

Florística y adaptaciones

Un análisis fitogeográfico de 235 especies características muestra la siguiente distribución (Schmitz, 1971):

6,6 % de	especies endémicas de las proximidades de Lubumbashi
13,6 % de	especies shabano-zambianas
30 % de	especies zambezianas
9,9 % de	especies zambezianas y orientales
3,3 % de	especies zambezianas y sudafricanas o sudano-sahélicas
6,6 % de	especies zambezianas, orientales y somalo-etíopicas, sudafricanas, sudano-sahélicas o de Madagascar
9,5 % de	especies omni-sudano-zambezianas
2,5 % de	especies zambezianas y guineanas
2,9 % de	especies sudano-zambezianas y guineanas
7 % de	especies desde panafricanas hasta cosmopolitas
7 % de	especies africanas con diversa distribución.

Un análisis fitogeográfico preliminar sobre 336 especies que han sido observadas en los termiteros, muestra la clara predominancia del tipo sudano-zambeziano (Malaisse y Anastassiou-Socquet, 1977): 18,5 % de plantas pertenecientes al tipo de distribución shabano-zambiano, 7,4 % al tipo zambeziano, 12,5 % al tipo zambeziano y oriental, 12,2 % al omni-sudano-zambeziano, 11,3 % a otros tipos de distribución dentro del sudano-zambeziano. El 16,1 % de las plantas representan la conexión entre el tipo sudano-zambeziano y el guineano-zaireño, mientras que otros tipos de conexiones (2,7 %), elementos pluriregionales (8,3 %), paleotropicales (6,2 %), pantropicales (2,1 %), afro-americanos (0,9 %) y cosmopolitas (1,8 %), representan un papel de menor importancia.

Estos análisis muestran una alta proporción de elementos zambezianos que sobrepasan ligeramente los límites de la región zambeziana, y unas pocas especies de amplia distribución (Schmitz, 1963).

El espectro de tipos biológicos muestra una preponderancia de fanerófitos:

	Fanerófitos	Caméfitos	Hemicriptófitos	Geófitos	Terófitos
Espectro global (porcentaje)	41,3	16,6	7,2	27,2	7,7
Espectro ponderado (porcentaje)	47,1	6,3	19,1	26,2	1,6

Las regiones tropicales con estación seca bien definida tienen una flora típicamente tropófila, con gran número de caducifolios (Schnell, 1970). Durante la estación seca, la humedad relativa desciende hasta el 10 % (la media de las mínimas es 32 %), mientras que el grado de hidratación de los 50 cm superficiales del suelo desciende hasta el 11 %. Así, no es sorprendente la existencia de ciertas tendencias xeromórficas en las hojas: a) cutículas gruesas; b) superficie foliar reducida, con rápida caducidad; a veces el limbo falta totalmente; c) limbo arrollado; d) limbo coriáceo; e) desarrollo del tejido de sostén; f) estomas hundidos protegidos por un grueso indumento; g) succulencia (parénquima acuífero y sustancias viscosas); h) capas esclerenquimatosas en torno a los haces vasculares. Los tallos son espinosos frecuentemente, muy leñosos o suculentos. Las raíces se extienden mucho vertical o lateralmente; son frecuentes los xilopodios.

Estas diversas adaptaciones morfológicas y anatómicas caracterizan especialmente la flora de los termiteros. La espinescencia y las adaptaciones carnosas son las más espectaculares.

Variación

Las diferencias regionales en la composición de los bosques de Shaba fue estudiada con detalle por Schmitz (1963, 1971) quien, utilizando el método fitosociológico de Zürich-Montpellier, observó gran número de asociaciones. Para este autor, estas asociaciones deben agru-

parse en tres alianzas: a) *Berlinio-Marquesion* (Lebrun y Gilbert, 1954); b) *Mesobrachystegion* (Schmitz, 1950); c) *Xerobrachystegion* (Schmitz, 1950).

La primera alianza comprende los miombros caducifolios y semiperennifolios, localizados principalmente en el borde de la región guineana. Es, sobre todo, una vegetación arbórea alta, ampliamente dominada por *Marquesia macroua*, que presenta un corto período de foliación. La segunda alianza comprende el miombo de los suelos arcillosos, relativamente fértiles. La tercera alianza corresponde al miombo sobre suelos más secos, frecuentemente poco profundos. Estas tres alianzas forman un orden, *Julbernardia-Brachystegietalia spiciformis* (Duvigneaud, 1949), que incluye todos los bosques zambezianos. Por encima de este orden está la clase *Erythropyletea africana circumguineensis* (Schmitz, 1963), esto es, los bosques formados principalmente por cesalpiniáceas repartidas por la región guineano-zaireña.

En Zambia, el análisis de Fanshawe (1969) distingue cuatro tipos de bosque, incluido el miombo. También han propuesto otras divisiones, Trapnell (1937, 1943) para Zambia, y Lees (1962) para Copperbelt. Fanshawe (1969) cita a Savory (1963), quien ha establecido las preferencias edáficas y características de enraizamiento de las principales especies:

«*Julbernardia paniculata* se adapta bien y se presenta en todas las localidades;

Brachystegia spiciformis prefiere suelos muy profundos y no soporta el encharcamiento;

Brachystegia longifolia prefiere suelos arenosos profundos, no puede penetrar en el murrum, pero puede vivir en aguas freáticas permanentes (móviles);

Brachystegia utilis prefiere los suelos margosos profundos y no puede penetrar en los murrum duros;

Brachystegia floribunda prefiere suelos de gránulo grueso, y puede penetrar en el murrum;

Brachystegia boehmii prefiere las margas arcillosas y puede penetrar el murrum;

Isobertinia angolensis es muy adaptable, y puede vivir en aguas freáticas permanentes (móviles)».

En el sentido de Schlenker, el miombo forma una asociación regional, que incluye un amplio número de variaciones locales estrechamente relacionadas con las condiciones edáficas. Lawton (1972), en un estudio intensivo del miombo zambeziano, distingue varios grupos ecológicos. Inicialmente reconoce dos grupos: el grupo ecológico *chipya*, resistente al fuego, y el *muhulu* (*maleshi* en Zambia) o grupo ecológico de bosques secos perennifolios sensibles al fuego. Además, existe el grupo de bosques cerrados de *Brachystegia-Julbernardia*, el grupo de *Uapaca* y el grupo de especies ubiquistas con amplia ecología. Estos grupos no están delimitados entre sí sino, como muestra el análisis de sus componentes principales forman un continuum de vegetación. Los grupos están relacionados con diferentes tipos de suelos, especialmente con la profundidad y la humedad disponible en la estación seca, y con la intensidad del fuego que hace que algunas de ellas estén dinámicamente relacionadas.

En general, la flora de los termiteros es diferente de la del miombo circundante. Además, la flora de los termiteros varía dentro de la región zambeziana. Wild (1952) encontró en Rodesia 72 especies termitófilas, 10 Caparidáceas, 17 de las cuales se encontraron en los termiteros de Shaba y solo una cerca del río Queve en Cela, Angola (Diniz Aguiar, 1972); ninguna de ellas alcanza el límite de la llanura Chambesi, en el norte de Zambia (Lawton, 1972). El número de especies de los termiteros es considerable: 208 especies leñosas en Zambia (Franshaw, 1969), 212, incluidas las herbáceas, en Shaba (Schmitz, 1963).

Muchos autores han destacado las diferencias de esta flora con la vegetación circundante. Así Mullenders (1954) señala que en la región de Kaniama (Shaba inferior), la vegetación de los termiteros, casi todos ellos deshabitados, es extremadamente pobre y varía de acuerdo con la asociación en la que se presentan. Fanshawe (1969) distingue cinco hábitats (miombo, Kalahari, mopane, muña y ripario) en los que se han encontrado termiteros y cada uno contiene especies propias. Otra razón de esta variación es la presencia o ausencia de actividad de las termitas. Solo los termiteros activos tendrían una vegetación característica. Existen diversas etapas entre un termitero activo y los no activos, erosionados, a los cuales frecuentemente se les denomina fósiles. Existe una sucesión y una zonación entre la vegetación del termitero típico y el miombo o la sabana ordinarios. Este paso hacia el miombo es más rápido en la base del termitero y, por tanto, es posible observar diferencias sobre el mismo termitero.

Fuego

En Shaba se han observado fuegos naturales en los comienzos de la estación húmeda, pero en muy raras ocasiones. La lluvia que sigue normalmente a las tormentas eléctricas, generalmente apaga estos fuegos naturales. El fuego es, casi siempre, iniciado por el hombre. Generalmente tiene lugar una vez al año durante la estación seca. Los incendios, al comienzo de la estación (antes de finales de junio), son menos intensos y menos destructivos para las plantas leñosas que los incendios tardíos, cuando la hierba está más seca y hay más hojarasca en el suelo, y cuando el rebrote puede ya haber comenzado. Algunas áreas pueden permanecer sin incendiarse durante uno o más años, y en ellas crecen algunos árboles y lianas.

- Fuegos experimentales llevados a cabo en Ndola (Trapnell, 1959; Lawton, 1972) y Lubumbashi (Delvaux, 1958; Symoens y Bingen-Gathy, 1959) muestran los siguientes grupos de especies:

- Especies tolerantes al fuego: *Parinari curatellifolia*, *Erythrophleum africanum*, *Pterocarpus angolensis*, *Anisophyllea boehmii*, *Diplorhynchus condylocarpon*, *Combretum* spp., *Ochna schweinfurthiana*, *Ochthocosmus lemaireanus*, *Strychnos innocua*, *S. cocculoides*, *S. spinosa*, *Maprounea africana*, *Hymenocardia acida*, *Syzygium guineense* subsp. *macrocarpum* y *Uapaca nitida*.

- Especies semitolerantes al fuego: *Baphia bequaertii*,

Pseudolachnostylis maprouneifolia, *Strychnos pungens*, *Isoberlinia angolensis*, *Uapaca kirkiana*, *Bridelia cathartica*, *Hexalobus monopetalus*, *Xylopia odoratissima*, *Uapaca pilosa*.

- Especies sensibles al fuego: las especies dominantes de la cubierta arbórea de *Brachystegia* y *Julbernardia*, *Chrysophyllum bangweolense*, *Garcinia huillensis*, *Bridelia duvigneaudii*. Trapnell (1959) también cita especies no tolerantes, pero estas, principalmente lianas y árboles perennifolios como *Entandrophragma devevovi*, *Artabotrys monteiroae*, *Uvaria angolensis*, etc., aparecen en Shaba en el bosque seco perennifolio.

Estructura

La densidad de los estratos varía considerablemente y es difícil dar alturas medias. En la localidad principal de la investigación del IBP, Malaisse reconoce tres estratos:

- un estrato arbóreo dominante, de 14-18 (-21) m de altura, con una densidad de cerca de 65 árboles/ha;
- un estrato arbóreo secundario, de 8-12 (-14) m de altura, con una densidad de cerca de 80 árboles/ha;
- un estrato arbustivo, de menos de 8 m de altura, con 375-500 tallos/ha.

El estrato arbóreo secundario puede faltar localmente. Los fuegos tardíos y la tala hacen que los arbores se ramifiquen desde la base, o cerca de ella: así, una planta de *Diplorhynchus condylocarpon* subsp. *mossambicensis*, puede tener cerca de 20 tallos a 1,3 m de altura, y el sotobosque permanece abierto a pesar del gran número de tallos.

Este es el motivo por el cual, la medida del área basal a 1,3 m por encima del nivel del suelo es un excelente medio para evaluar la densidad del miombo. Esta varía entre 12 y 25 m²/ha. El estrato arbóreo dominante representa cerca del 35 % del área basal. Cuando el área basal es menor de 10 m²/ha, la composición del estrato herbáceo es diferente, y la vegetación es una sabana arbolada. La frecuencia por tamaños de diámetro era (localidad del IBP, en parcelas de 0,5 ha):

Tamaños de diámetro (cm)	Árboles/ha
0-5	358
5-10	264
10-20	174
20-30	54
30-40	18
40-50	14
50-60	4
100-110	2

El fuego regular acelera la muerte de los árboles jóvenes y débiles. Los resultados siguientes indican la cantidad de árboles muertos en pie:

Tamaños de diámetro (cm)	Árboles muertos/ha	Área basal (m ² /ha)
0-5	18	0,02
5-10	16	0,05
10-20	16	0,2
20-30	4	0,2

El miombo tiene una variabilidad local y una relativa riqueza florística; al menos 480 especies con una media de 138/ha (cuadro 3).

CUADRO 3. Diversidad florística de un bosque miombo.

Familia	Número de especies	Tallos 10 cm DBH (porcentaje)
Estrato arbustivo y arbóreo		
Apocináceas	1	22
Cesalpiniáceas	4	15
Combretáceas	1	6
Dipterocarpaceas	3	13
Euforbiáceas	5	12
Papilionáceas	4	11
Rosáceas	1	2
Rubiáceas	4	3
Otras 17 familias	20	15
	43	
Estrato herbáceo		
Acantáceas	4	
Comelináceas	5	
Compuestas	11	
Ciperáceas	4	
Gramíneas	14	
Iridáceas	4	
Lamiáceas	5	
Papilionáceas	14	
Rubiáceas	12	
Otras 26 familias	39	
	112	

En la localidad investigada, numerosas especies de *Diplorhynchus*, muy ramificadas, aumentan las cifras de las Apocináceas; en otras localidades las cesalpiniáceas representan, con frecuencia, el 40 % o más de la población arbórea.

Todavía quedan algunas lagunas por conocer. La lista de las especies del miombo es más rica que la expresada por las estadísticas conocidas, debido a identificaciones incompletas. Sería muy valiosa una clave basada en las hojas y en las plántulas, incluso para géneros como *Brachystegia*.

Se deben emprender estudios sobre la variación en densidad y área basal para contribuir a la comprensión del dinamismo del miombo, su evolución hacia un bosque seco o sabana arbolada y su regeneración.

Función

Fenología

El miombo muestra unas variaciones estacionales bien definidas correlacionadas con la precipitación y la temperatura. Fenológicamente, existen cinco estaciones: estación seca fría (mayo-julio), estación seca cálida (agosto-septiembre), estación húmeda temprana (octubre-noviembre), estación húmeda principal (diciembre-febrero) y estación húmeda tardía (marzo-abril) (Malaisse, 1974).

El miombo zaireño florece a lo largo de todo el año, pero los diferentes estratos tienen su propio ritmo de floración. Los estratos arbóreo y arbustivo presentan un máximo de floración durante la estación seca cálida, aunque algunos arbustos florecen tan pronto como cesan las lluvias. El estrato herbáceo tiene dos máximos: el más largo, especialmente de hemcriptófitos, en la estación húmeda principal, y el segundo, sobre todo de geófitos y geofrúctices, en septiembre.

La frutificación muestra un ritmo estacional, con un máximo durante la estación seca cálida. La cantidad de frutos producida anualmente varía enormemente: de 1968 a 1971, solo 160 kg/ha (expresado en materia seca), comparado con 2 t/ha en 1972; 1970-1971 fue un año húmedo y 1971-1972 fue un año muy seco y soleado.

CUADRO 4. Diásporas del miombo, pesos y áreas.

Especies	Número de diásporas observadas	Peso fresco de las unidades diseminadoras (g)			Máxima superficie de dispersión de la diáspora (cm ²)			Razón x/y (g/cm ²)
		mínimo	media (x)	máximo	mínimo	media (y)	máximo	
<i>Afrormosia angolensis</i>	16	0,65	1,23	1,99	10,7	19,31	31,2	0,0637
<i>Albizia antunesiana</i>	30	0,36	1,23	2,05	17,4	48,43	80,7	0,0254
<i>Brachystegia spiciformis</i>	100	0,34	0,70	0,97	1,6	2,74	3,4	0,2544
<i>Combretum zeyheri</i>	25	1,04	1,71	2,85	13,1	25,14	36,0	0,0682
<i>Dalbergia boehmii</i>	75	0,05	0,10	0,23	3,9	5,87	13,7	0,0174
<i>Dioscorea bulbifera</i>	100	—	0,007	—	1,4	2,01	2,5	0,0035
<i>Monotes africanus</i>	25	0,31	0,58	0,93	4,0	7,81	12,5	0,0747
<i>Ochna schweinfurthiana</i>	150	0,07	0,299	0,57	0,14	0,49	0,79	0,6102
<i>Parinari curatellifolia</i>	77	6,12	13,94	24,34	3,2	6,45	10,0	2,1612
<i>Pseudolachnostylis maprouneifolia</i>	66	1,95	3,12	4,28	1,8	2,28	2,9	1,3672
<i>Pterocarpus angolensis</i>	16	2,60	3,97	6,34	56,0	82,93	118,0	0,0478
<i>Strophanthus welwitschii</i>	100	—	0,0158	—	3,46	10,75	15,76	0,0015
<i>Strychnos innocua</i>	10	42,45	72,41	119,75	16,5	24,49	36,6	2,9567
<i>Uapaca kirkiana</i>	25	3,86	8,10	15,84	2,9	4,92	7,7	1,6444
<i>Vitex mombassae</i>	80	1,51	3,34	5,75	0,84	2,16	3,28	1,5461

CUADRO 5. Producción total de frutos y semillas de diversas especies del miombo.

Especies	Número de frutos o semillas por árbol	Altura (m)	Proyección de la copa (m ²)	Circunferencia a 1,3 m (cm)	Producción total de frutos o semillas (g)		Peso seco por semilla (g)	Máxima dispersión (m)
					peso fresco	peso seco		
<i>Albizia adianthifolia</i>	10.620	11	86,9	101,4	444	397	0,037	103
<i>Brachystegia spiciformis</i> (valvas de las vainas)	4.036	14	56,1	96,3	—	22.446	5,561	13
<i>Brachystegia spiciformis</i> (semillas)	7.921	13	78,2	112,4	4.647	4.196	0,530	20
<i>Chrysophyllum bangweolense</i>	1.250	7,2	27,1	68,3	54.071	—	—	6
<i>Combretum zeyheri</i>	293	5,8	20,7	37,8	502	291	0,993	42
<i>Hymenocardia acida</i>	7.101	8,4	4,2	66,4	538	239	0,034	28
<i>Ochna schweinfurthiana</i>	17.057	6,1	12,5	41,8	5.100	3.151	0,185	6
<i>Pseudolachnostylis maprouneifolia</i>	2.877	6,8	47,8	91,2	8.976	3.087	1,073	9
<i>Pterocarpus chrysothrix</i>	2.530	13	173,0	164,5	8.475	5.027	1,987	20
<i>Strophanthus welwitschii</i> (semillas)	2.338	4,4	2,3	6,8	37	33	0,014	>250
<i>Strophanthus welwitschii</i> (foliculos)	7	4,4	2,3	6,8	—	72	10,27	2
<i>Strychnos innocua</i>	177	5,8	39,2	48,0	12.817	9.733	54,989	6
	462	8,3	51,6	78,9	—	—	—	7
<i>Swartzia madagascariensis</i>	298	8,2	27,1	59,4	3.327	1.273	4,272	7
<i>Uapaca kirkiana</i>	3.998	8,7	49,6	74,7	5.168	2.067	0,517	8
<i>Vitex doniana</i>	1.326	7,2	28,3	70,1	10.389	3.173	2,393	5
<i>Vitex mombassae</i>	1.978	4,6	30,7	67,3	5.616	2.532	1,33	5

Algunos árboles determinados tienden a fructificar abundantemente en los años alternos, mientras que en los años intermedios fructifican parcialmente o no fructifican. Para los árboles dominantes los valores máximos registrados son del orden de 25-30 kg (en materia seca) por árbol, de los que, para algunas Cesalpiniáceas el 84 % son las valvas de las legumbres, y el resto son semillas. Los cuadros 4 y 5 resumen las dimensiones de frutos y semillas y la producción.

Un análisis de la diseminación de 135 especies del miombo muestra un claro dominio de la zoocoria, lo que contrasta con otros tipos de bosques de Zaire (cuadro 6).

La hidratación no ha sido estudiada en el miombo zaireño, pero Ernst y Walker (1973), en Rodesia, encontraron una clara variación estacional. Las hojas jóvenes de las principales especies dan valores, para octubre, entre 230 y 280 % (de materia seca), mientras que las

hojas viejas permanecen entre límites más estrechos, de 100 a 130 %, desde diciembre hasta la caída de la hoja, en julio. La presión osmótica muestra una marcada relación con las estaciones. En las hojas jóvenes de los árboles la presión osmótica es inferior a 10 atmósferas, pero crece rápidamente hasta alcanzar un primer máximo (17-18 atmósferas) al final de octubre; en el medio de la estación húmeda principal la presión decrece hasta 12-16 atmósferas y luego sube progresivamente hasta el comienzo de la estación seca. Estos valores altos se mantienen hasta la caída de la hoja.

Se necesita una mayor información sobre la fenología de la fructificación, especialmente de las principales especies leñosas, sobre todo por ser comestibles tantos de sus frutos. El contenido en agua de los diferentes órganos de las especies características en cada estrato debería estudiarse a lo largo de todo el año.

CUADRO 6. Frecuencia relativa (en porcentaje) de los tipos de diseminación de frutos para algunos bosques zaireños.

Tipo de vegetación	Bosque ecuatorial denso	Bosque semi-caducifolio	Bosque de transición	Bosque montano	Bosque en suelos anegados	Miombo
Área	Befale-Equator	Befale-Equator	Kivu	Kivu	Tshuapa-Equator	Shaba meridional
Bibliografía	Nanson & Gennart, 1960 (citado por Evrard, 1968)		Liben, 1962		Evrard, 1968	Malaisse (inédito)
Autocoria	37,9	33,5	14	8	12,0	30,4
Zoocoria	54,7	54,5	57	49	59,4	38,5
Anemocoria	7,0	11,5	24	37	22,2	31,1
Hidrocoria	0,4	0,4	5	6	6,4	0

Dinamismo regenerativo

Lawton (1972) proporciona información acerca de la regeneración. Cuando un área se aclara para el cultivo es ocupada por *Diplorhynchus condylocarpon*, *Hymenocardia acida*, *Pericopsis angolensis*, *Pterocarpus angolensis*, *Syzygium guineensis* subsp. *macrocarpum* y *Vitex doniana*. Las dos últimas especies forman rodales con una cubierta de 4 m que suprime parcialmente las hierbas altas y los helechos. Diversas especies de *Uapaca* (principalmente *U. benguelensis*, *U. kirkiana*, *U. nitida*, y *U. sansibarica*), se instalan bajo estas condiciones. Cuando la cubierta tiene una altura de 4 a 12 m el estrato herbáceo se reduce a pequeñas hierbas dispersas, la mayoría de ellas cubiertas por una capa de hojarasca. En estas condiciones, el fuego corre por el suelo y las especies de *Brachystegia* y *Julbernardia*, así como *Marquesia macroura*, pueden rebrotar; sobrepasan en altura y desplazan a las de *Uapaca*, aunque algunos árboles sobreviven, mientras el primer grupo de especies colonizadoras forma un monte bajo; sólo si la cubierta se abre de nuevo vuelven a rebrotar.

Biomasa vegetal y producción primaria

Uno de los objetivos primordiales de la investigación sobre el miombo sería la continuación de las observaciones sobre la biomasa y productividad de los estratos leñosos. Schmitz (1971) ha dado alguna indicación sobre el crecimiento medio de tres árboles en las proximidades de Lubumbashi (cuadro 7).

CUADRO 7. Crecimiento medio de tres árboles del miombo en el bosque próximo a Lubumbashi.

Edad (años)	Circunferencia (cm)		
	<i>Julbernardia paniculata</i>	<i>Brachystegia spiciformis</i> var. <i>latifoliolata</i>	<i>Parinari curatellifolia</i> subsp. <i>mobola</i>
5	10	18	12
10	19	32	25
15	28	44	37
20	34	55	48
25	42	65	60
30	49	74	71
35	56	83	82
40	63	91	94
45	69	99	106
50	76	106	118
50	89	119	142
70	103	130	166
80	117	140	192
90	130	148	218
100	144		
110	157		
120	171		
130	185		
140	198		
150	212		
160	226		

El análisis de la productividad de los arbustos y hierbas es completo. La producción anual y la biomasa del estrato herbáceo en el miombo ha sido estudiada por Freson (1973), quien demuestra una correlación

fuertemente positiva ($r=0,72$) entre la precipitación y la producción de materia orgánica. La biomasa aérea se incrementa desde septiembre hasta un máximo en enero. La biomasa muerta comienza en diciembre y se incrementa rápidamente desde enero hasta abril (cuadro 8). Las pérdidas debidas a los herbívoros también comienzan en diciembre y tienen su máximo en marzo.

CUADRO 8. Productividad (materia seca, g/m²) del estrato herbáceo del miombo (según Freson, 1973, modificado).

Mes	Mes Biomasa	Incremento mensual de biomasa	Biomasa muerta incluida la hojarasca	Pérdidas por consumo	Producción neta
1969					
Septiembre	0	—	0	0	0
Octubre	25,1	25,1	0	0	25,1
Noviembre	69,9	44,8	0	0	44,7
Diciembre	129,0	59,1	12,4	0,6	72,1
1970					
Enero	221,8	92,8	17,1	1,2	111,2
Febrero	180,4	-41,5	57,2	3,6	19,3
Marzo	151,6	-28,7	48,4	5,4	25,1
Abril	141,8	-9,8	20,3	4,6	15,1
Mayo	135,5	-6,4	14,4	3,0	11,0
Junio	133,7	-1,7	5,9	1,1	5,3
Julio					

Incendiado el 2 de julio

La producción primaria anual de la parte aérea del estrato herbáceo del miombo es 3,3 t/ha/año, a la cual corresponden $15,4 \times 10^6$ kcal/ha/año. Las pérdidas por el fuego fueron estimadas en el 71 % del total de la materia orgánica presente en el momento del inicio del incendio.

Para el estrato arbustivo, las observaciones se realizaron sobre *Baphia bequaertii*, una especie con un tronco relativamente recto y rara vez ramificado por debajo de 1,5 metros (cuadro 9).

CUADRO 9. Peso seco de hojas y troncos de *Baphia bequaertii* por tramos de altura.

Altura (m)	DBH (cm)	Hojas (g)	Troncos (g)
2-3	3,0	252	1.091
3-4	6,2	1.249	8.051
4-5	9,4	2.865	26.747
5-6	12,2	3.212	54.255
6-7	15,7	4.841	70.236
7-8	18,3	5.552	96.701

El peso seco (g) de los arbustos de *Baphia bequaertii* es el siguiente:

Altura del arbusto (m)	5,5	5,7
Profundidad de las raíces (cm)		
0-50	6.872	13.142
50-100	5.281	1.529
>100	55	35
Total	12.208	14.706

Esto es solo el 15 % de la biomasa de la parte aérea.

Las observaciones durante cuatro años de una parcela de 1/8 ha con un área basal inicial, para el total de las plantas leñosas, de 13,335 m²/ha mostraron un crecimiento medio de 0,388 m²/ha/año. Este crecimiento se distribuye irregularmente entre las diversas categorías de tamaño; los perímetros entre 30 y 40 cm mostraron el mayor crecimiento. La biomasa muerta anual fue 0,037 m²/ha y los troncos recién caídos representaban 0,018 m²/ha.

Estos resultados resaltan la necesidad de continuar la investigación sobre la productividad para conseguir una mayor precisión, especialmente acerca de la biomasa aérea, crecimiento mensual en perímetro de las principales especies y productividad radicular a diferentes niveles.

Producción secundaria

Recientemente se han comenzado estudios referentes a la producción secundaria, y los únicos resultados disponibles son las cifras y biomasa de ciertos taxones (cuadro 10). Los dos grandes grupos taxonómicos más importantes de herbívoros son los Acrididos y las orugas. Los Acrididos presentan su máximo durante la estación húmeda principal.

Las orugas son los herbívoros forestales más activos. Las orugas del miombo comen preferentemente una especie (*Ekebergia benguelensis* por *Rhenea mediata*), o una familia (Cesalpiniáceas por *Elaphrodes lactea*, Pasi-floráceas por *Acraea natalica*, Mirtáceas por *Charaxes druceanus*, Lamiáceas por *Precis octavia*, etc.). Las orugas que se nutren de un solo género son menos frecuentes (*Ficus* por *Myrina silenicus*). Por otro lado, parece que diversas orugas se nutren de plantas pertenecientes a dos o tres familias no relacionadas entre sí, que podrían tener parentesco fitoquímico. Así *Hippotion celerio* e *H. eson* se nutren de Vitáceas, Balsamináceas y Aráceas. El cuadro 11 ofrece la información sobre la dieta de algunas orugas características.

Elaphrodes lactea (Lepidópteros, Notodóntidos) se nutren de Cesalpiniáceas, y a causa de su predominancia en el estrato arbóreo es capaz de producir destrucciones espectaculares y la total defoliación sobre amplias áreas. Cuando se realizaron las observaciones en 1934 y en 1969-1970, en la región de Lubumbashi, se apreció la rápida multiplicación de este insecto. Sus depredadores principales son los pájaros, especialmente el oriole de cabeza negra, los hemípteros, las arañas, los camaleones y los lagartos. Se han observado parásitos en varios estadios: Calcídidos en los huevos, Ichneumonidos y Taquí-nidos sobre las orugas. En 1970 eclosionaron el 82,3 % de los huevos, la mitad de las orugas jóvenes llegaron a adultas y el 74 % de ellas formaron capullo, pero solo el 51 % alcanzaron el estado de crisálidas. Solo el 8,3 % de los huevos dieron lugar a mariposas. Con un coeficiente sexual ($\frac{\sigma}{\varnothing}$) de 11,5 existe un control efectivo de la población por parásitos y depredadores en el segundo año de su multiplicación.

Ciertos experimentos de cria han demostrado que, en su densidad máxima, su consumo de hojas mensual

era de 733 m²/ha (con un peso seco de 98 kg/ha) y el peso seco de sus excrementos era 90 kg/ha. Esto representa una enorme transferencia de materia foliar verde al suelo; su efecto sobre el crecimiento arbóreo es desconocido, pero en mayo o junio aparecen nuevas hojas.

También otras especies tienen una alta densidad (cuadro 12). Todos los árboles de *Pericopsis angolensis* fueron defoliados en marzo de 1971, al tiempo que las especies de *Uapaca* fueron atacadas por una especie de *Parasa*.

CUADRO 12. Principales Lepidópteros del miombo de Kaspa +++>2.500 orugas/100 m²; ++>250; +>25.

Período	1968-1969	1969-1970	1970-1971	1971-1972	1972-1973	1973-1974
Atácidos						
<i>Cyrtogone</i> sp.	+	—	—	+	—	—
Lasiocámpidos						
<i>Pachymeta robusta</i>	—	—	—	—	—	+
Limacódidos						
<i>Parasa</i> cf. <i>urda</i>	—	+	++	—	—	—
Limántidos						
<i>Dasychira goodi</i>	—	—	—	+	+	—
Notodóntidos						
<i>Elaphrodes lactea</i>	+++	+++	—	—	—	—
Taumetopóideos						
<i>Paradrallia rhodesi</i>	+	+	++	+	—	—
Tortricidos						
especies sin identificar	—	—	+	—	—	—

Se deberían emprender, en cuanto fuera posible, estudios sobre la dinámica de poblaciones de las principales especies de Lepidópteros. También es conveniente el estudio de ciertos Hemípteros y Coleópteros fitófagos que muestran una rápida multiplicación.

Los roedores todavía no han sido estudiados en el miombo zaireño. En un miombo de Zambia sobre suelos hidromórficos, Sidorowicz (1974) halló que el miombo es más pobre en micromamíferos que las sabanas de *Lou-detia*, las sabanas aluviales con *Acacia*, o los matorrales sobre suelos halomórficos. Observó la presencia en el miombo, en importancia decreciente, de *Praomys natalensis*, *Tatera leucogaster*, *Saccostomus campestris* y *Bea-mys major* y consideró que los mamíferos carnívoros, pájaros, reptiles y parásitos controlaban la densidad de los roedores, que estaban bien adaptados al fuego. Dowsett (1966), en el área de Ngoma del Parque Nacional de Kafue, en Zambia, ha estudiado la estructura de la población cinegética y la biomasa en el miombo durante la estación húmeda. El área de estudio era una unidad ecológica autocontenida, con 31 km² de bosque. El siguiente cuadro da para cada especie, la densidad y la biomasa por km² de hábitat adecuado:

	Densidad por km ²	Peso medio (kg)	Biomasa (kg/km ²)
Ñu azul (<i>Connochaetes taurinus</i>)	1,62	195	315,6
Cobos (<i>Kobus defassa</i>)	1,47	147	216,4
Alcelafu de Lich (<i>Alcelaphus lichtensteini</i>)	1,47	140	206,4
Redunca (<i>Redunca arundinum</i>)	2,31	52	120,3
Hipotrago negro (<i>Hippotragus niger</i>)	0,66	180	119,6
Cebra de Burchell (<i>Equus burchelli</i>)	0,42	250	104,6
Elefante africano (<i>Loxodonta africana</i>)	0,02	4.980	99,7
Gran kudú (<i>Tragelaphus strepsiceros</i>)	0,58	140	81,4
Hipotrago equino (<i>Hippotragus equinus</i>)	0,23	140	32,3
Facocero (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	0,39	68	26,5
Eland común (<i>Taurotragus oryx</i>)	0,04	362	14,5
León (<i>Panthera leo</i>)	0,08	154	12,3
Silvicapra (<i>Sylvicapra grimmia</i>)	0,01	14	11,0
Antilope enjaezado (<i>Tragelaphus scriptus</i>)	0,31	32	9,8
Hiena manchada (<i>Crocuta crocuta</i>)	0,15	59	8,8
Antilope enano (<i>Raphicerus sharpei</i>)	0,85	7	6,2
Impala (<i>Aepyceros melampus</i>)	0,08	59	4,7
Guepardo (<i>Acinonyx jubatus</i>)	0,08	27	2,2
Papión ursino (<i>Papio ursinus</i>)	0,23	14	3,1
Cercoopiteco de cara negra (<i>Cercopithecus aethiops</i>)	0,50	3	1,6
Chacal rayado (<i>Canis adustus</i>)	0,23	5	1,2

Producción terciaria

Los estudios sobre carnívoros son todavía escasos, pero ya se han llevado a cabo investigaciones preliminares sobre arañas. Las arañas que habitan los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo se pueden dividir en seis tipos de comportamiento, que corresponden a sus nichos ecológicos:

1. Arañas sedentarias que tejen amplias telarañas verticales en la periferia de las copas de los árboles.
2. Arañas que son comensales con las primeras.
3. Arañas sedentarias que tejen telarañas horizontales, principalmente a nivel de las ramas.
4. Arañas sedentarias que tejen pequeñas telarañas verticales en las irregularidades de los troncos.
5. Arañas cazadoras de movilidad muy rápida.
6. Arañas cazadoras miméticas con largas esperas inmóviles.

Nephila pilipes pilipes es muy abundante, y tiene una tela relativamente permanente con largos hilos pegajosos. Se conoce su ciclo biológico: la copulación tiene lugar en abril y la puesta se realiza en bolsas pegadas a las hojas y ramillas en los comienzos de la estación seca. Después de cierta actividad dentro de la bolsa, las arañitas las abandonan entre mediados de agosto y mediados de octubre para formar una comunidad; en octubre-noviembre cada una de ellas establece una telaraña individual y posteriormente pasan a adultos. La dieta de las arañas jóvenes se compone de un 59 % de Himenópteros, 22 % de Coleópteros y 11 % de Dípteros. Los adultos se nutren de Acridídeos, Heterópteros, Lepidópteros adultos y abejas. Durante el mes de mayo el peso seco de alimento capturado diariamente por la población es de 7,9 g/ha, que se pueden comparar con los 0,97 g/ha a mediados de diciembre. Entre los depredadores se cuentan, los roedores para los huevos, especies de lagartos del género *Mabuya* y arañas para los jóvenes, y camaleones y *Ammophila* (Esfécidos) para los adultos. El 87 % de los huevos eclosionan y la mayoría de las pérdidas son debidas a los parásitos, especialmente Cálcididos. Así el número por hectárea varía, desde 188.000 arañas jóvenes en octubre, 36.320 en noviembre, 24.160 en diciembre, 8.320 en marzo, 1.610 en mayo y 790 en junio, antes del fuego.

Se ha seguido la variación en número y en biomasa de arañas en el estrato herbáceo durante un año, tanto en lugares quemados como no quemados (cuadro 10). Existen dos máximos (abril, con 335 y noviembre, con 347 individuos/100m²) y un mínimo en septiembre (80/100 m² en los sitios no quemados y 34/100 m² en los quemados). La máxima biomasa viva tiene lugar en noviembre (16,9 g/ha) y la mínima después del fuego (0,4 g/ha). La importancia relativa de las diferentes familias se expone en el cuadro 13.

CUADRO 13. Frecuencia relativa (porcentaje) de arañas en el estrato herbáceo del miombo.

(Marzo 1973)	
Licósidos	18,5
Saltícidos	10,5
Oxiópodos	10,1
Drásidos	9,4
Clubiónidos	9,1
Tomísidos	9,1
Pisaúridos	7,0
Cténidos	5,6
Araneidos	5,6
Esparásidos	4,5
Teridiidos	3,1
Asamiidos	2,8
Otras familias que representan menos del 2 %	4,7

Estos resultados apuntan a posibles investigaciones futuras en los grupos carnívoros o en aquellos con dieta mixta; las hormigas y los Lepidópteros son los más necesitados de estudio.

CUADRO 14. Balance hídrico en el miombo de Kaspa durante 1973 y 1974 en una parcela de 625 m².

Período	Precipitación (mm)	Penetración							
		Caída libre		Escorrentía de tallos		Total		Intercepción	
		mm	Porcentaje	mm	Porcentaje	mm	Porcentaje	mm	Porcentaje
1973									
Enero ¹	239,0	201,6	84,4	3,3	1,4	204,9	85,8	34,1	14,2
Febrero ¹	228,5	198,3	86,8	5,0	2,2	203,3	89,0	25,2	11,0
Marzo	95,8	82,0	85,6	1,5	1,5	83,5	87,1	12,3	12,9
Abril	118,3	88,0	74,4	2,2	1,9	90,2	76,3	28,1	23,7
Mayo-Agosto	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Septiembre	21,5	18,9	88,0	0,3	1,4	19,2	89,4	2,3	10,6
Octubre	10,1	7,2	72,4	0,0	0,2	7,2	72,6	2,9	27,4
Noviembre	119,6	95,3	79,7	2,0	1,7	97,3	81,4	22,3	18,6
Diciembre	272,4	198,8	73,0	1,8	0,7	200,6	73,7	71,8	26,3
Total	1.105,2	890,1	80,5	16,1	1,5	906,2	82,0	199,0	18,0
1974									
Enero	363,6	294,6	81,0	3,8	1,0	298,4	82,0	65,2	18,0
Febrero	217,7	185,4	85,2	2,9	1,3	188,3	86,5	29,4	13,5
Marzo	370,5	284,6	76,8	5,8	1,6	290,4	78,4	80,1	21,6
Abril	52,7	40,7	77,2	0,3	0,6	41,0	77,8	11,7	22,2
Mayo	90,9	75,5	83,0	0,5	0,6	76,0	83,6	14,9	16,4
Junio	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Julio	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Agosto*	(3,4)	—	—	—	—	—	—	—	—
Septiembre	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Octubre	2,4	1,9	78,2	0,0	—	—	—	—	—
Noviembre	63,4	48,6	76,6	1,2	1,9	49,8	78,5	13,6	21,5
Diciembre	301,9	217,1	71,9	6,0	2,0	223,1	73,9	78,8	26,1
Total	1.463,1	1.148,4	78,5	20,5	1,4	1.168,9	79,9	294,2	20,1

* Caída libre no medida; precipitación excepcional (observada sólo dos veces en 53 años) y no tomada en cuenta.

¹ Observaciones sobre 400 m².

Balance hídrico y ciclos biogeoquímicos

Balance hídrico

En el cuadro 14 se expone la intercepción de la precipitación y la escorrentía en los estratos arbóreo y arbustivo de una parcela de 625 m² (con 52 plantas leñosas, equivalentes a 832/ha y un área basal, a 1,3 m del suelo, de 19,6 m²/ha). La proporción interceptada parece estar más relacionada con la duración y la intensidad de la precipitación que con la cubierta de hojas. La densa capa herbácea reduce considerablemente, sin duda, la cantidad de agua que llega a la superficie del suelo.

Alexandre (1973) trató de establecer un balance hídrico global. Del total de cerca de 1.200 mm/año de precipitación, escasamente se pierden 50 mm/año por cursos superficiales, y esto principalmente durante la segunda mitad de la estación húmeda, cuando en las sabanas dembo la capa freática está cerca del suelo y se producen inundaciones periódicas. El agua infiltrada durante la primera mitad de la estación húmeda restituye al suelo la capacidad de campo; esta representa una media de 220 mm por encima del nivel capilar. Un volumen similar alimenta la capa freática. Con el crecimiento de la vegetación la intercepción crece hasta un 35 % (19 % por los estratos de arbustos y árboles). La infiltración de escorrentía es de cerca de 18 mm, y la evaporación di-ración (ETR) real es igual a 360 mm, y durante la esta-

recta 200 mm. Durante la estación seca, la evapotranspi-ción húmeda 680 mm, excepto en octubre y noviembre, cuando el crecimiento de las plantas es activo. En total, la evapotranspiración anual es 1.050 mm, de los cuales 200 mm son de evaporación directa y 850 mm transpira-dos. La transpiración alcanza los 3 mm/día durante la estación húmeda y 1,5 mm/día durante la estación seca. La corriente de los ríos equivale a 160 mm/año, lo que solo representa un coeficiente de pérdida del 13 %.

Caída y descomposición de la cubierta muerta

El 92 % de las especies del miombo son caducifolias y la caída de hojas anual de los estratos arbóreo y arbustivo es de 2.5-3,4 t/ha de materia seca, con una media de 2,9 t/ha. Esto representa el 68 % de los restos totales (cuadro 15).

CUADRO 15. Variación del aporte de cubierta muerta (materia seca en g/m²) en el miombo de Kaspa (1968-1973).

Año	Hojas	Flores y frutos	Madera	Total
1968	261,0	9,9	96,7	367,6
1969	338,5	26,8	78,7	444,2
1970	295,0	19,5	84,9	399,4
1971	307,5	11,4	86,1	405,0
1972	255,5	201,0	90,6	546,8
1973	271,1	37,3	85,6	394,0
Media	288,1	51,0	87,1	426,2

Un estudio realizado en 1973 sobre los diversos constituyentes de la cubierta muerta daba los siguientes porcentajes:

hojas	68,1	escamas y yemas	0,45
frutos	6,7	ramas (diámetro <1,5 cm)	17,3
flores	2,2	ramas (diámetro >1,5 cm)	2,7
líquenes	0,03	cortezas	1,5
hongos	0,04	cadáveres animales	0,4
musgos	0,01	excrementos	0,7

Está en estudio la proporción de ramas gruesas. Las flores y escamas contribuyen poco, pero un gran número de especies presentan frutos pesados. La capa de hojarasca en el suelo alcanza un máximo durante las primeras épocas de la estación húmeda (4,4 t/ha) y un mínimo

durante la estación seca fría, inmediatamente después del fuego (1,6 t/ha) y antes de que las hojas chamuscadas comiencen a caer; la media es 3,3 t/ha/año.

La descomposición de la hojarasca se debe a tres agentes: microorganismos, termitas y fuego. Los microorganismos edáficos muestran una distribución espacial relativamente homogénea y una periodicidad estacional bien definida. Sin embargo, la velocidad de descomposición de las hojas de las diferentes especies varía considerablemente; aquellas que se descomponen lentamente protegen al suelo de los primeros chaparrones de los inicios de la estación húmeda y moderan la erosión; parece que este fenómeno es más frecuente en el miombo que en la sabana arbolada.

Las termitas (cuadro 16) son muy activas, excepto durante la estación seca cálida, cuando los fuegos son

CUADRO 16. Abundancia y biomasa de los principales grupos de la fauna edáfica en el miombo zaireño (Goffinet, 1973a y b, 1975).

	Densidad (individuos/m ²)	Biomasa (materia seca, mg/m ²)	
Protozoos (Rizópodos testáceos)	1,44×10 ⁶	—	
Acaros	81.514	30,92	
Colémbolos	14.531	14,70	
Proturos	213	—	
Dipluros	206	—	
Tisanuros	1	—	
Paurópodos	1.882	—	
Sífilos	90	—	
Homópteros (larvas)	1.985	—	
Oligoquetos (gusanos)	10	225,69	
Moluscos	escasa	despreciable	
Isópodos	escasa	—	
Isópodos	5,21	—	
Pseudoescorpiones	11,83	47,55	
Araneidos	4,71	10,04	
Quilópodos	4,17	71,24	
Diplópodos	469,92	60	
Isópteros {	termitas hipogreas	lignívoros	250
	termitas epigeas	humívoros	950
	— lignívoros (<i>Macrotermes</i>) *		490
— humívoros (<i>Cubitermes</i>)	±200	0,39	
	860	29,41	
Embiópteros	0,54	—	
Dictiópteros	5,17	—	
Dermápteros	0,46	22,66	
Ortópteros	2,17	31,23	
Formícidos	390,92	45,17	
Homópteros (adultos)	9,17	0,09	
Tisanópteros	38,46	0,07	
Psocópteros	10,25	263,97	
Larvas holometábolos	69,17	71,37	
Coleópteros (adultos)	21,29	7,47	
Carábidos		1,02	
Tenebriónidos		5,12	
Lágridos		0,14	
Elatéridos		0,09	
Curculiónidos		0,38	
Escolítidos		2,33	
Estafilínidos		49,23	
Escarabeidos		5,59	
Otras familias			

* Valor aproximado en base a un cálculo de 2 millones de individuos por nido de *Macrotermes falciger*.

más destructores. La actividad de estos reemplaza a la de los insectos.

Se pueden distinguir tres tipos de dieta entre las termitas: humívoras, lignívoras y mixtas. Los géneros humívoros (*Cubitermes*, *Anoplotermes*, *Crenitermes* y *Basidentermes*) excretan compuestos orgánicos más resistentes a la degradación por agentes físico-químicos y bacterias. Las termitas lignívoras (*Microcerotermes*, *Amitermes* y en general los *Microtermitinae*) comen materia vegetal muerta intacta; sus invasiones superficiales son particularmente espectaculares y sus densidades pueden exceder de 15.000/m².

El coeficiente *k* de descomposición (véase el capítulo 13) varía entre 1,32 y 1,11, según la presencia o ausencia de fuego. El efecto acumulativo de las termitas y del fuego duplica la velocidad de descomposición de la hojarasca.

Ciclos biogeoquímicos

Los ciclos biogeoquímicos no han sido estudiados, pero los análisis preliminares sugieren:

las hojas de las principales especies muestran pequeñas diferencias en la composición de macroelementos (en porcentaje de materia seca): N=1,5-2,9; K=0,6-1,2; Ca=0,16-0,90; P=0,07-0,15;

Mn=0,05-0,32; Fe=0,013-0,027; Na, Cu y Zn=trazas; los ramillos de un año y las raíces tienen bastante semejanza en sus cifras (N=1,3-1,6), que son más altas que las de los troncos y ramas principales (N=0,4-0,6).

Ernst (1975) ha estudiado la variación del contenido mineral de las hojas de los árboles en un mionbo rodeado situado en Warren Hill (17° 50' S, 30° 57' E) durante la estación húmeda principal. Los resultados medios para los árboles dominantes (*Brachystegia* spp. y *Julbernardia* spp.) fueron 3,89 de ceniza (expresado en porcentaje de peso seco) y 524 (Ca), 150 (Mg), 78 (K), 19 (Na), 10 (Mn), 52 (P) y 28 (Cl) µg/g de peso seco. Se investigaron tres árboles dominantes, desde la foliación hasta la caída de la hoja. A excepción de hierro, manganeso y sodio, parecen tener la misma capacidad de acumulación de elementos minerales, pero las hojas jóvenes son más ricas en nitrógeno, fósforo y potasio que las adultas, mientras que las concentraciones de aluminio, calcio, hierro, manganeso y sodio crecieron hasta su caída.

Freson (1974) ha demostrado que la exportación mineral por los ríos es de 124 kg/ha/año.

Se debería emprender el estudio de los ciclos biogeoquímicos tan pronto como fuera posible; debido a su importancia agrícola podría hacerse un estudio especial, más detallado, del ciclo del nitrógeno.

CUADRO 17. Características ecológicas del bosque denso seco, bosque abierto y sabana del alto Shaba (de Freson *et al.*, 1974, modificado).

	Bosque denso seco	Bosque abierto	Sabana
CLIMA			
Temperatura media anual (°C) *	19,2	20,6	22,1
Amplitud media diaria (°C) *	10,4	16,5	20,8
Radiación solar a 1,3 m (porcentaje de la radiación externa)	2,3	26,8	100,0
Precipitación directa (porcentaje de la total)	57,7	78,8	100,0
Humedad relativa media anual (porcentaje)	81,7	71,8	64,0
SUELO			
Profundidad de A ₁ (cm)	5-10	2-3	0-1
pH (A ₁)	4,2	5,3	5,9
Humedad media anual (porcentaje) a			
10 cm	27,6	16,7	18,7
25 cm	24,4	17,9	17,2
50 cm	21,8	18,0	18,6
100 cm	21,3	19,2	19,4
VEGETACIÓN			
Altura (m)	18-22	14-17	1,1-5
Diversidad específica **	105	480	330
Número de plantas leñosas/ha	8.500	500-900	30-70
Área basal a 1,3 m (m ² /ha)	35-45	15-25	0,5
Total biomasa (materia seca, t/ha)	320	150	10

* temperatura de la superficie del suelo.

** número de fanerógamas en el conjunto de la flora.

Modificaciones antropógenas

La sucesión regresiva

En general, el miombo no se considera como una climax climática, sino una climax de fuego. La climax climática es un bosque denso, seco, muy raro y en trance de desaparición, llamado muhulu; su estudio detallado es, por lo tanto, muy urgente. El fuego y la tala lo han transformado en un bosque de tipo miombo; esta piroclimax todavía cubre el 85 % del Alto Shaba, pero ya comienza a ser reemplazada por la sabana.

El bosque seco, denso, es un tipo de vegetación cerrada con varios estratos; en las capas superiores la mayoría de los árboles pierden sus hojas por un corto período, el sotobosque es perennifolio o caducifolio y la cobertura herbácea es discontinua. La sabana está compuesta de hierbas que alcanzan 1,1 m de altura, salpicada de arbustos.

Las características de los tres estratos de una serie regresiva (bosque denso seco-bosque abierto-sabana), frecuentemente expresada como serie regresiva muhulu-miombo-sabana, quedan expuestas en el cuadro 17.

En la sabana aumenta la temperatura media anual, y la amplitud media diaria y decrece la humedad relativa. Estos cambios a gran escala pueden modificar el clima regional y el balance hídrico. Por otra parte, la sabana protege el suelo menos que los bosques cerrados o abiertos. Para un territorio, cubierto en su mayor parte de bosques abiertos, la exportación de minerales es de 125 kg/ha/año aproximadamente; esta cifra podría aumentar como resultado del incremento progresivo de las sabanas antropógenas.

El estudio comparativo de las tres etapas de la serie regresiva podría suministrar una información muy útil para la ordenación de las regiones tropicales secas. Los primeros temas a tratar serían el papel de la cubierta muerta, la evolución de los suelos, el balance hídrico y los ciclos biogeoquímicos. Los restos de muhulu, a pesar de ser muy escasos, requieren un estudio y protección inmediatos.

Silvicultura

Los suelos del bosque abierto son relativamente pobres e inadecuados para la agricultura permanente y requieren una cobertura de vegetación considerable para protegerlos de la degradación; estos suelos tienen una vocación esencialmente forestal. Los silvicultores, por consiguiente, han intentado adaptar las técnicas adecuadas con vistas a la utilización racional de estas inmensas áreas.

El bosque natural puede enriquecerse con la introducción de especies indígenas o exóticas (Schmitz, 1959). Los experimentos con especies indígenas generalmente han fracasado y solo han dado resultados aceptables las especies exóticas (*Cupressus lusitanica* y *Callitris* sp.) y aún estas requieren una protección de varios años contra el fuego.

El crecimiento del monte bajo puede ser estimulado por claros mecánicos a ras del suelo y quema de los restos en pequeños montones, con objeto de no matar los tocones, lo cual da lugar a una regeneración densa, excepto en los sitios quemados. Los incendios tempranos se siguen aplicando hasta que el crecimiento del monte bajo sea lo suficientemente alto como para desplazar con su sombra a las hierbas. Un claro posterior facilita la producción de los mejores troncos. Al cabo de 20 años, el ritmo de crecimiento en diámetro disminuye. Es necesaria una mayor experimentación sobre este método.

En plantaciones experimentales se han utilizado diversas especies de *Eucalyptus* (*E. saligna*, *E. maculata*, *E. umbellata*, *E. camaldulensis*, *E. citriodora*, etc.) y, si bien no está claro cual es la especie más idónea, se confirman sus resultados beneficiosos sobre las superficies carbonizadas. Las poblaciones siempre producen más de 300 m³/ha a los 25 años y a veces exceden de 500 m³/ha (Schmitz, 1969). El monte bajo natural, que necesita los mismos cuidados que las parcelas enriquecidas con *Eucalyptus*, solo produce la cuarta parte de esta cantidad. Una hectárea de plántulas puede producir, a los doce años, 6 toneladas de carbón vegetal.

Pinus kesiya muestra un rápido crecimiento, una cobertura relativamente densa en formaciones jóvenes, y alcanza alturas adultas en 4-5 años. Tiene un fuste bastante derecho, pero con frecuencia presenta una curvatura en su base. *P. insularis* presenta el mismo crecimiento, fustes más rectos y sin curvatura en la base, pero su cobertura es menos densa. Ambas especies, junto con *Cupressus lusitanica*, muy sensible al fuego, son las tres coníferas mejor adaptadas a las condiciones locales.

El papel del fuego y la protección contra el mismo son tópicos controvertidos. Las experiencias de Delvaux (1958) y observaciones de Symoens y Bigen-Gathy (1959) sugieren que la productividad de las parcelas protegidas es mayor que la de las parcelas quemadas tempranamente. Pero un fuego accidental en áreas protegidas causa pérdidas considerables y, entonces, la producción es menor que en las áreas quemadas tempranamente. Además, la quema temprana es mejor que la protección para la rápida selección de los mejores elementos locales. Siempre es posible pasar del incendio previo a la protección, pero el paso inverso no es posible. La alta tolerancia al fuego de ciertos pinos y eucaliptos puede mejorarse por quemas tempranas; así, se puede eliminar la obsesión del fuego y obtener una velocidad aceptable en la producción de madera.

El carbón vegetal, obtenido del miombo desde hace mucho tiempo, ha dado lugar a un comercio e industria del mismo. Las necesidades de las ciudades mineras de Shaba han crecido, y millares de personas incontroladas están deforestando la región. Todo el carbón vegetal para usos domésticos es suministrado por el método tradicional de obtención en carboneras. La capacidad de las carboneras es, normalmente, de 20 m³ pero pueden alcanzar hasta 60 m³. A pesar de su bajo rendimiento (se carboniza un máximo del 17,5 % del peso de madera),

satisface las demandas de los consumidores que prefieren más el uso fácil de la calidad del producto.

Desgraciadamente, la tala anárquica (abatido disperso, rebrote defectuoso) que se practica en áreas inmensas es desastrosa. Después de la tala, el bosque queda abierto y en sus claros crecen hierbas y unos pocos árboles sin valor. De esta forma se extienden progresivamente las sabanas seriales y éstas, en el mejor de los casos, bajo las condiciones actuales, solo pueden evolucionar hacia sabanas arboladas.

Pastoreo

Las mejores especies forrajeras son las gramíneas *Setaria thermitaria* y *Brachiaria brizantha* y algunas especies de las leguminosas *Indigofera*, *Crotalaria*, *Eriosema* y *Vigna*. Estas especies raramente son abundantes, y su baja palatabilidad determina una capacidad de carga de una cabeza de ganado, al menos por 15 hectáreas.

Durante la estación seca crece el contenido de celulosa del pastizal, mientras que decrece el de proteína. De aquí la necesidad de una quema temprana y una alimentación suplementaria de ensilado. Para el miombo zambiano, Rees (1974) sugiere la tala de árboles y arbustos a $\pm 1,2$ m de altura (el método chitimene). Los tocones producen numerosos vástagos durante la estación seca y sus hojas jóvenes, que contienen cuatro veces más proteína que el estrato herbáceo, son ramoneadas por el ganado. El pastoreo puede modificar la flora, y son necesarias las investigaciones previas para la introducción y extensión del ganado vacuno.

El vector de la tripanosomiasis, *Glossina morsitans*, no se ha encontrado en la sabana herbácea de las altas mesetas de Shaba, que son las zonas de cría de ganado

vacuno. La actual prohibición de cazar, en tanto sea respetada, permitirá reestablecerse a los mamíferos y extenderse la tripanosomiasis. Si bien, en la actualidad, la mayoría de los investigadores llegan a la conclusión que el control de los mamíferos salvajes no tiene efecto sobre la mosca tsetse en las áreas de sabana.

Una producción ganadera racional necesita dos baños mensuales para la protección contra las garrapatas, que son los vectores de la anaplasmosis, piroplasmosis, etc. Por ello el ganado no debe deambular a más de 10 km de un punto central.

El miombo alberga diversas plantas tóxicas para el ganado y las intoxicaciones son bastante frecuentes durante el comienzo de la estación húmeda. Es necesaria una lista de estas plantas y urgente un estudio botánico y toxicológico de las mismas. *Buphane disticha* y *Gnidia kraussiana* son las dos especies responsables principales de las intoxicaciones locales. También se han observado intoxicaciones cuando el ganado ha comido *Gloriosa superba*, *Peucedanum wildemanianum* y *Urginea altissima* y diversas especies de *Moraea*. La eliminación de los órganos subterráneos de las plantas tóxicas es la única forma de evitar fatales accidentes. El descuaje de bulbos y rizomas es una tarea larga, pero posible en áreas pequeñas (en Shaba se ha dado el caso de una sociedad que destruyó 20.000 bulbos). Para áreas mayores parece problemática una operación de este tipo.

Uso tradicional

El miombo también proporciona alimentos, medicamentos, plantas ictiotóxicas y fibras, carne y productos ganaderos. El miombo de la región de Lubumbashi produce más de medio centenar de especies de plantas comesti-

CUADRO 18. Valor alimenticio de algunos productos del miombo zaireño (de Heymans *et al.*, 1970; Thoen *et al.*, 1974).

	Agua %	Materia seca %	Porcentaje del peso de materia seca					
			Cenizas	Lípidos	Nitrógeno	Proteínas	Fibras	Calcio
Cantareláceos								
<i>Cantharellus</i> spp.	89,2	10,8	12,0	6,6	3,0	19,0	4,9	—
Amanitáceos								
<i>Termitomyces</i> spp.	87,8	12,1	8,8	4,1	6,3	39,1	7,0	—
Boletáceos								
<i>Boletus granulatus</i>	85,5	14,5	4,5	4,7	3,1	19,5	9,6	—
Tricolomatáceos								
<i>Schizophyllum commune</i>	35,0	65,0	3,0	0,5	2,7	17,0	4,0	—
Rusuláceos								
<i>Lactarius</i> spp.	89,3	10,7	7,0	6,7	3,6	22,7	7,2	—
Acrídidos								
<i>Homoxyrrhopes punctipennis</i>	74,6	25,4	4,5	4,9	11,3	70,6	—	0,13
Notodóntidos								
<i>Elaphrodes lactea</i> (orugas secas)	14,6	85,4	3,4	29,6	9,6	60,1	—	0,06
Termítidos								
<i>Macrotermes</i> sp. (soldados)	66,0	34,0	6,8	5,3	9,8	61,3	—	0,17
Estonogíridos								
<i>Achatina</i> sp.	80,5	19,5	6,6	4,1	8,7	54,4	—	1,44

bles: bayas de *Strychnos* y *Chrysophyllum bangweolense*; drupas de *Vitex*, *Parinari* y *Uapaca*; siconos de *Ficus*; falsas bayas y frutos carnosos de *Syzygium* y *Aframomum*; flores y semillas de *Sphenostylis*, frutos compuestos de *Annona*; tubérculos de especies de *Dioscorea* y de ciertas Orquidáceas, bulbos de *Cyanastrum johnstonii*, brotes jóvenes de *Adenia gummifera* y *Pteridium aquilinum*. Además se cuentan más de veinte hongos. A menudo, además de los animales de caza, también se comen orugas, saltamontes y termitas, como insectos más frecuentes. Su valor alimenticio (cuadro 18) y su importancia ya han sido determinados por Lambrecht y Bernier (1953).

Las plantas medicinales de Shaba han sido inventariadas por Schmitz (1967). El miombo también produce plantas ictiotóxicas (aunque algunas de ellas no se utilizan como tales en Shaba): *Pterocarpus angolensis*, *Strychnos innocua*, *Syzygium guineense*, *Ziziphus mucronata* subsp. *rhodesica* y *Balanites aegyptiaca*, cuyo uso ha sido reseñado en Zambia y Camerún. *Diospyros mweruensis*, *Neorautanenia pseudopachyrhiza*, *Gnidia kraussiana* y *Euphorbia* cf. *ingens* son utilizadas en el miombo zaireño. *Diospyros mweruensis* (katula) es la planta silvestre más usada, seguida en segundo lugar por la cultivada *Tephrosia vogelii* (buba).

El inventario y estudio del valor alimenticio de los productos vegetales y animales debe continuar. Se debe hacer una lista de las plantas medicinales e ictiotóxicas, dando los nombres vernáculos y científicos, así como la determinación de los principios activos. Esta, constituiría una valiosa guía para la selección de especies en las cuales se debe emprender un estudio fitoquímico profundo.

Investigaciones necesarias y prioridades

Los bosques abiertos cubren el 12 % de África y representan una de sus formaciones vegetales más importantes. A su vez, el miombo es el tipo más esencial. Este ecosistema ha sido objeto en Zaire de estudios multidisciplinarios, pero quedan algunas lagunas y es necesario continuar la investigación.

La primera área de estudio debe ser su estructura y función, el grado de modificación que puede tolerar y su capacidad para alcanzar el equilibrio. Es necesario determinar la productividad de las especies principales, incluyendo las raíces. La composición y papel de varios

grupos animales, principalmente las hormigas, saltamontes, pájaros y termitas. Se debe aclarar más la incidencia de los varios tipos de fuegos, así como los ciclos biogeoquímicos los cuales indicarán los métodos para mejorar el ecosistema.

Una segunda área de estudio está dirigida al uso más racional del territorio. Es, por consiguiente, necesario cartografiar los diferentes tipos de vegetación de alto Shaba y determinar con más precisión los factores que controlan sus diferentes aspectos y, en especial, las relaciones entre el suelo y la vegetación. Es necesaria la investigación en dos opciones fundamentales posibles: silvicultura y pastoreo. El desarrollo forestal implica una tala controlada y un mejor conocimiento de la regeneración natural, y la plantación de especies indígenas o exóticas, incluidos árboles frutales, como el mango o el guayabero. El pastoreo implica una mejora del estado sanitario del ganado, enmienda de la alimentación durante la estación seca, reducción de la frecuencia de los tratamientos de baño y la delimitación de áreas libres de plantas tóxicas.

La última área de investigación debe ser la historia de la vegetación y la actividad humana en el alto Shaba. La larga controversia sobre si el bosque seco es la climax climática de alto Shaba, o una climax edáfica con una distribución limitada, se puede resolver si se protegen diversas áreas de vegetación arbolada sobre diferentes suelos y se observan a lo largo de quince años. Se debe iniciar un estudio inmediato de las pocas manchas que quedan del bosque seco. Este estudio debe incluir el microclima, el balance hídrico, la defoliación, acumulación y descomposición de la hojarasca y características del suelo. Se debe completar el inventario florístico de Schmitz (1963) con los datos fenológicos. Estos bosques deben protegerse como reservas naturales.

El conocimiento y evaluación de los alimentos naturales debe incluir observaciones fenológicas y ecológicas, que permitirían una estimación de la máxima capacidad de carga humana sobre un miombo no perturbado, aspecto que está relacionado con la investigación de los antropólogos del Museo Nacional de Zaire. En el mismo sentido se deberá completar el inventario de las plantas medicinales e ictiotóxicas, dando sus nombres vernáculos y científicos, así como sus principios activos, caso que hayan sido determinados. Este trabajo será una valiosa guía para seleccionar estudios fitoquímicos más detallados. Estos dos inventarios se deben completar rápidamente, ya que los conocimientos tradicionales se están perdiendo rápidamente debido a los cambios de costumbres y a las migraciones.

Bibliografía selectiva

- ALEXANDRE, J. Le bilan hydrique du miombo. In: Malaisse, F. *Semaine Étude Problèmes Intertropicaux*, p. 144-150. Gembloux, 1973, 839 p.
- AUBRÉVILLE, A. Muhulus, termitières fossiles géantes et forêt claire katangiens. *Bois et Forêts des Tropiques* (Nogent-sur-Marne), 51, 1957, p. 33-39.
- COLONVAL-ELENKOV, E.; MALAISE, F. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 20. Remarques sur l'écomorphologie de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaire). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, vol. 108, n.º 2, 1975, p. 167-181.
- ERNST, W. Zur Ökologie der Miombo-Wälder. *Flora*, 160, 1971, p. 317-331.
- ; WALKER, B. Studies on the hydrature of trees in miombo woodland in south central Africa. *J. Ecol.*, 61, 1973, p. 667-673.
- FANSHAWE, D. The vegetation of Zambia. *For. Res. Bull.*, 7, 1969, 67 p.
- FRESON, R. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 13. Aperçu de la biomasse et de la productivité de la strate herbacée au miombo de la Luiswishi. *Ann. Univ. Abidjan, E*, vol. 6, n.º 2, 1973, p. 265-277.
- ; GOFFINET, G.; MALAISE, F. Ecological effects of the regressive succession muhulu-miombo-savannah in Upper Shaba (Zaire). In: *Proc. 1st Int. Congr. Ecol.* (The Hague, September 1974), p. 365-371. Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1974, 414 p.
- GOFFINET, G. *Synécologie comparée des milieux édaphiques de quatre écosystèmes caractéristiques du Haut-Shaba (Zaire)*. Université de Liège, thèse de doctorat, 1973a, 332 p.
- . Recherches préliminaires sur les fluctuations saisonnières des peuplements d'Acariens et de Collemboles au niveau de la litière du miombo. *Ann. Univ. Abidjan, E*, vol. 6, n.º 2, 1973b, p. 257-263.
- . Écologie édaphique des milieux naturels du Haut-Shaba (Zaire). 1. Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Écol. Biol. Sol* (Paris), vol. 12, n.º 4, 1975, p. 691-722.
- ; FRESON, R. Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosystème forêt claire (miombo). *Bull. Soc. Écol.*, vol. 3, n.º 2, 1972, p. 138-150.
- HEYMANS, J. C.; EVRARD, A. Contribution à l'étude de la composition alimentaire des insectes comestibles de la Province du Katanga. *Problèmes Sociaux Congolais* (Lumbashi), 90-91, 1970, p. 333-340.
- LAWTON, R. M. *An ecological study of miombo and chipya woodland with particular reference to Zambia*. Oxford, Ph. D. thesis 1972, multigr.
- MALAISE, F. Caractéristiques climatiques et écologiques du Shaba (Zaire). In: *Semaine Études Problèmes Intertropicaux*, p. 144-150. Gembloux, 1973, 839 p.
- MALAISE, F. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 8. Le Projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan, E*, vol. 6, n.º 2, 1973, p. 227-250.
- MALAISE, F. Phenology of the Zambezi woodland area, with emphasis on the miombo ecosystem. In: Lieth (ed.). *Phenology and seasonality modelling*, p. 269-286. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 8, 1974, 444 p.
- . Conséquences écologiques de certaines modifications récentes de l'environnement rural au Shaba méridional (Zaire). In: *Semaine Études Agriculture Environnement*, p. 343-352. Gembloux, 1974, 726 p.
- . De l'origine de la flore termitophile du Haut-Shaba (Zaire). *Boissiera*, 24b, 1976, p. 505-513.
- . Quelques méthodes d'étude de la structure en forêt. Exemple d'application au miombo zaïrois, écosystème tropical. In: *La pratique de l'écologie*, p. 104-118. Bruxelles, Administration générale de la coopération au développement, AGCD, 1976, 140 p.
- ; MALAISE-MOUSSET, M. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Phénologie de la défoliation. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, vol. 103, n.º 1, 1970, p. 119-124.
- ; VERSTRAETEN, C.; BULAIMU, T. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 3. Dynamique des populations d'*Elaphrodes lactea* (Gaede) Lepidoptera, Notodontidae). *Rev. Zool. Afr.*, vol. 88, n.º 2, 1974, p. 286-310.
- ; ALEXANDRE, J.; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISE-MOUSSET, M. The miombo ecosystem: a preliminary study. In: Golley, P. M.; Golley, F. B. (eds.). *Tropical ecology with an emphasis on organic production*, p. 363-405. Athens (Georgia, USA), Univ. of Georgia, 1972, 418 p.
- ; FRESON, R.; GOFFINET, G.; MALAISE-MOUSSET, M. Litterfall and litter breakdown in miombo. In: Golley, F. B.; Medina, E. (eds.). *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, p. 137-152. Berlin, New York, Springer Verlag, Ecological Studies no. 11, 1975, 398 p.
- ; ANASTASSIOU-SOCQUET, F. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (miombo). Note 24. Phytogéographie des hautes termitières du Shaba méridional (Zaire). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, vol. 110, n.º 1, 1977.
- SCHMITZ, A. Aperçu sur les groupements végétaux du Katanga. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 96, 1963, p. 233-447.
- . L'utilisation des plantes du Haut-Katanga. *Africa-Tervuren*, vol. 13, n.º 2, 1967, p. 41-54.
- SCHNELL, R. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. 2 vol. Paris, Gauthier-Villars, 1970, 951 p.
- THOEN, D.; PARENT, G.; TSHITEYA, L. L'usage des champignons dans le Haut-Shaba. *Problèmes Sociaux Zaïrois*, 100-101, 1974, p. 69-85.
- WHITE, F. The savanna woodlands of the Zambezi and Sudanian domains. An ecological and phytogeographical comparison. *Webbia*, vol. 19, no. 2, 1965, p. 651-681.