

REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

LA ACADEMIA ES ORGANO CONSULTIVO DEL GOBIERNO NACIONAL

VOLUMEN XVI

NOVIEMBRE DE 1986

NUMERO 61

PATRONO DE LA ACADEMIA:
SEÑOR PRESIDENTE DE LA REPUBLICA

PRESIDENTE DE LA ACADEMIA:
LUIS EDUARDO MORA-OSEJO

DIRECTOR DE LA REVISTA:
JULIO CARRIZOSA UMAÑA

S U M A R I O :

Presentación por <i>Luis Eduardo Mora-Osejo</i> Presidente de la Academia	5	Ecología de poblaciones: una cronica de desarrollo conceptual y de recursos humanos en México, por <i>José Sarukhán</i>	73
La micología en América Latina. Pasado, presente y futuro por <i>Gastón Guzmán</i>	7	Apicabilidad de las plantas medicinales en la terapéutica moderna, por <i>Hernando García-Barriga</i>	79
Formas de crecimiento: Su definición y naturaleza de sus adaptaciones al ambiente utilizando el sistema de monocaracteres, por <i>Gloria Montenegro</i>	11	La taxonomía y su relación con las ciencias agrícolas, por <i>Ghillean T. Prance</i>	89
Embriología de Angiospermas, por <i>Alfredo E. Cocucci</i>	21	La biología en el desarrollo y la conservación en Latinoamérica, por <i>Peter H. Raven</i>	95
Phytochemical Evolution, por <i>Otto Richard Gottlieb</i>	39	Sumario de patrones fitogeográficos neotropicales y sus implicaciones para el desarrollo de la Amazonía, por <i>Al Gentry</i>	101
La contribución de la biología de poblaciones a los estudios evolutivos, por <i>Otto T. Solbrig</i>	47	The conservation and utilization of the Amazon rain forest, por <i>Ghillean T. Prance</i>	117
La botánica económica: Un punto de vista, por <i>Arturo Gómez-Pompa</i>	57	Monitoreo global de los bosques tropicales mediante satélites: Estado actual, por <i>L. Giddings y Juan Chávez-Alarcón</i>	129
Carboidratos de reserva em plantas superiores e sua importância para o homem, por <i>Sonia M. C. Dietrich y</i> <i>Rita C. L. Figueiredo Ribeiro</i>	65		

(La responsabilidad de las ideas emitidas en la Revista corresponde a sus autores. La colaboración es solicitada. No se devuelve la colaboración espontánea ni se mantiene correspondencia sobre ella).



EMBLEMA DE LA ACADEMIA MATRIZ ESPAÑOLA

SEDE DE LA ACADEMIA: CARRERA 3a. A No. 17-34
APARTADO AEREO 44763 - BOGOTA 1. D. E., COLOMBIA

Presentación

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, recoge en las páginas de este Número, los textos de las "Conferencias Magistrales" que sobre temas de interés general y de gran actualidad se dictaron durante el IV Congreso Latinoamericano de Botánica, reunido en Medellín del 29 de junio al 5 de julio de este año.

La diversidad de los temas tratados en las Conferencias, así como la profundidad en los planteamientos, muestran el considerable avance de la investigación botánica en la América Latina, tanto en lo que toca a los estudios fundamentales como a los de aplicación.

En cuanto concierne a estos últimos, merece subrayarse cómo en la hora presente, al igual que en el pasado, el avance del conocimiento botánico continúa teniendo particular relevancia en el desenvolvimiento económico de Latinoamérica. Para el caso, valga la pena mencionar el enriquecimiento del repertorio de especies vegetales de importancia económica potencial, a raíz de la intensificación en las últimas décadas de la exploración botánica en toda el área del subcontinente. Así, son ahora muchas las especies susceptibles de aprovecharse, ya sea como fuente de principios activos utilizables en la medicina, o de nuevos materiales y sustancias para la industria de alimentos o como recursos energéticos.

A la par que estos estudios prosperen, será más evidente la urgencia de impulsar cada vez con mayor ahínco los estudios botánicos de aplicación en los países latinoamericanos. Desde luego, sin que ésto signifique el menoscabo de los estudios fundamentales o de base, fuente irremplazable de nuevos conocimientos, nuevas ideas, nuevos procedimientos, nuevos diseños tecnológicos, ligados de manera mediata o inmediata con la producción económica. Así, no podrán abandonarse, entre muchos otros, los inventarios florísticos, los estudios fisiológicos, morfológicos, genéticos, sinecológicos, o aquellos cuyo objetivo sea el de develar la estructura y el funcionamiento de nuestros ecosistemas sometidos paradójicamente, en la hora presente, a fuertes presiones de exterminio.

De ahí que, como se destacó en varias de las Conferencias, Mesas Redondas y Simposios del IV Congreso Latinoamericano de Botánica, es asimismo urgente desarrollar acciones, por parte de la comunidad botánica del Continente, dirigidas a preservar los ecosistemas naturales supervivientes y a procurar el restablecimiento del equilibrio de aquellos que ya fueron objeto de modificaciones profundas por la intervención humana. Lo contrario podría significar el deterioro irreversible del ambiente y por ende, el descenso cada vez más acentuado de la calidad de la vida de las presentes y futuras generaciones de latinoamericanos.

Estos y muchos otros temas interrelacionados, no menos interesantes, se discuten y analizan a profundidad en los textos que conforman este Número de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas

Físicas y Naturales. El lector encontrará en ellos, además de datos e informaciones especializadas sobre los temas pertinentes, puntos de vista integradores que facilitan ganar la comprensión global de los problemas y del papel que como protagonistas corresponde a los Botánicos en la búsqueda de soluciones a muchos de ellos.

La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales consciente, desde el primer momento, de la trascendencia que tendría no sólo para Colombia, sino para toda la América Latina este certamen científico, le ofreció todo su apoyo. Por la misma razón, abre ahora las páginas de su Revista para divulgar al menos los textos de las contribuciones sobre temas generales tratados en el Congreso, bajo la forma de "Conferencias Magistrales". De esta manera, la Academia ha querido también reafirmar la vieja tradición que une y funde en una sola su propia historia con el desenvolvimiento de la botánica en nuestro país, y, en general, con todo cuanto ha significado avance y estímulo de la ciencia en nuestro medio.

LUIS EDUARDO MORA-OSEJO
Presidente
Academia Colombiana de Ciencias

LA MICOLOGIA EN AMERICA LATINA: PASADO, PRESENTE Y FUTURO

Por *Gastón Guzmán*¹

EL DESARROLLO DE LOS ESTUDIOS SOBRE LOS MACROMICETOS EN LOS PAISES LATINOAMERICANOS

El estudio de los hongos en América Latina se remonta a los tiempos prehispánicos, a través de las observaciones que los indígenas de diversas culturas hicieron sobre los organismos, observaciones que no dejan de ser interesantes, dado el estado de la ciencia en aquel entonces.

Los escritos de Fray Bernardino de Sahagún, del siglo XVI, nos enseñan, al relatar las costumbres de Los Aztecas en México, que los indígenas conocían y usaban los hongos comestibles y alucinógenos, los primeros como parte importante de su alimentación diaria y los segundos dentro de un contexto religioso único, descifrado científicamente hace apenas 30 años.

Es sorprendente descubrir el gran conocimiento que los antiguos pobladores de América Latina tenían sobre los hongos, ya que para ellos estos organismos eran parte importante del medio en que vivían.

La etnomicología, la ciencia que nos habla del conocimiento de los hongos entre los grupo étnicos, nació precisamente en América Latina, cuando el Dr. Gordon Wasson, inquieto investigador amateur de los Estados Unidos, estudió entre los Mazatecas y Zapotecas de México, los hongos sagrados o alucinógenos.

Sin embargo, este conocimiento aquilatado por la cultura indígena y que nos ayudaría ahora a entender varios aspectos taxonómicos, ecológicos y de aplicación de los hongos y de los organismos en

general, se está perdiendo rápidamente, debido contradictoriamente al avance de la civilización "moderna".

Estudiando el que habla, el conocimiento micológico entre un grupo étnico del Estado de Michoacán, en colaboración con la Bióloga Cristina Mapes, en México, con los llamados Purepechas, quedé sorprendido del profundo conocimiento que tienen estas personas sobre los hongos, las plantas y los animales. Pero fue muy difícil encontrar auténticos informantes, ya que entre los jóvenes era imposible, no así entre algunos señores ancianos, en donde al hacer cierta amistad con ellos para demostrarles confianza, se pudo obtener un conocimiento preciso sobre los hongos. Por ejemplo se descubrió que los Purepechas distinguen bien a los hongos, del resto de los organismos, ya que al mostrarles una serie de fotografías en color sobre las plantas y los animales, mezcladas intencionalmente con las de los hongos, se les pidió que separaran dos grupos de fotografías, el de las plantas y el de los animales, pero fue sorprendente observar que hicieron tres grupos: el de los vegetales, el de los animales y el de los hongos y al preguntarles el por qué de ello, se desconcertaban de nuestra ignorancia y al insistir en por qué los hongos no se incluían entre los vegetales, decían: "No señor, los hongos no son plantas", pero, entonces son animales, decíamos nosotros inquisitivamente; "No señor, los hongos no son animales", respondían ellos, pero bueno, ¿qué son los hongos?, preguntábamos y sabia y tranquilamente decían: "Señor, son hongos". Este hecho coincide sorprendentemente con los estudios científicos modernos, que con base en la composición química de los hongos, sus características morfológicas y su reproducción, separan a los hongos en un reino independiente al de las plantas y al de los animales.

Los hongos tienen quitina en su pared celular, sustancia solamente conocida en la célula animal y

¹ INIREB, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, 91000, Xalapa, Veracruz, México.

nunca en la vegetal, por otra parte, los hongos no tienen celulosa, tan común en los vegetales, hecho que aunado a las diferencias en la morfología y en la reproducción sexual, separa definitivamente a este grupo de organismos del reino vegetal (lo que pone en desventaja al micólogo ante la comunidad botánica, ya que este especialista no es ni botánico ni zoólogo, ni tampoco microbiólogo).

Pero, ¿cómo saben nuestros indígenas latinoamericanos tanto sobre los hongos? y ¿cuándo se iniciaron los estudios científicos sobre los hongos en América Latina?, sería esta última, la pregunta a contestar, ya que la primera es obvia en contestación, porque el indígena vive con la naturaleza, de la cual aprende.

Parece que la obra de Kunth en 1825, en donde describe los hongos colectados por Humboldt y Bonpland en Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y México, es la primera referencia bibliográfica que tenemos sobre el estudio de los hongos en esta región. De 1825 brincamos hasta 1845 con Kick, un micólogo belga y en 1855 con Fries, ilustre micólogo sueco, cuando estos dos personajes describieron diversos hongos de México, colectados por algunos exploradores europeos en aquellas épocas.

A fines del siglo pasado y principios de éste, fue el micólogo Carlos Spegazzine, de origen italiano, quien en Argentina hizo labor pionera en la micología en América Latina, publicando un gran número de trabajos y creando el primer herbario de hongos en estas tierras. Casi contemporáneo de Spegazzine es el padre Rick, quien radicado en Sao Leopoldo en Brasil, hizo grandes estudios sobre los Macromicetos brasileños, dejando un legado de publicaciones y un gran herbario.

El francés N. Patovillard en los principios de este siglo estudió los hongos latinoamericanos que le enviaron de Venezuela, Ecuador, Colombia y México. F. Earle, de E.U.A., estudió los hongos de Cuba y W. Murrill, de E.U.A., exploró México y las Antillas colectando una gran cantidad de hongos, ambos en las primeras décadas de este siglo. Y ya en los tiempos contemporáneos, tenemos a varios micólogos que se han dedicado actualmente a diversos grupos taxonómicos, formando en su época especialistas en la micología. Así tenemos, para citar algunos ejemplos, a J. Wright e Irma Gamundi, en la Argentina; a los esposos Fidalgo, A. Teixeira y Vera Bononi, en Brasil; Gustavo Escobar, en El Salvador; Waldo Lazo, en Chile; Carlos Chardon y Rafael Toro, en Puerto Rico; Heidi Logeman y colaboradores en Guatemala; Sara Herrera, en Cuba y Margarita Pulido, en Colombia, quien junto con el entusiasta grupo de profesores de la Universidad de Antioquia están haciendo una labor pionera en la micología en estas tierras colombianas.

En México, los grupos de especialistas de la UNAM, del IPN, de la Universidad de Guadalajara,

de la Universidad de Baja California, de la Universidad de Morelos y del INIREB, están colaborando significativamente en los estudios micoflorísticos de este país.

Por otra parte, tenemos la fuerte colaboración de especialistas extranjeros, como es la de Rolf Singer, primero en Argentina en la década de los 50 y después en toda América Latina, quien ha puesto las bases de la micología moderna en lo referente a la taxonomía de los Macromicetos. Norteamericanos que también han influido en la micología de América Latina son: G. Martin en América Central, A. Welden en México y el Caribe, B. Lowy en toda América Latina, Stevenson en el Caribe y muchos otros especialistas. De Inglaterra tenemos la fuerte influencia de Denison, Dring y Pegler; el primero con una obra monumental sobre los hongos de Venezuela y sus países vecinos, única en su género; el segundo sobre Gasteromicetos de Brasil y el Caribe y el último con un gran libro sobre los Agaricales de las Antillas. Kreisel, de Alemania y Kotlaba, de Checoslovaquia, en Cuba y Rivarden, de Noruega, en toda América Tropical.

Quizá este panorama haga ver cierta fantasía favorable acerca de la micología en América Latina; sin embargo, la realidad es otra, ya que todavía hay mucho que hacer y son pocos los especialistas que en la actualidad están trabajando sobre los hongos latinoamericanos. Por ejemplo, al observar que Brasil y Argentina, con su gran extensión territorial y diversidad florística, solamente tienen no más de 5 micólogos, cada uno de ellos, refleja la falta de especialistas en el área. El número de herbarios con colecciones micológicas en la región es también muy bajo, pues de no ser los de Argentina, Brasil y México, no encontramos herbarios con más de 25.000 especímenes.

Publicaciones periódicas latinoamericanas avocadas únicamente a los hongos, solamente tenemos una, el Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología, ahora llamada Revista Mexicana de Micología, la cual se publica ininterrumpidamente desde 1968 a la fecha.

Mucho tenemos que hacer en América Latina con los hongos y tendrá que hacerse antes de que el avance de la destrucción de la vegetación llegue a los límites de la tolerancia, sobre todo en las zonas tropicales, en donde grandes ecosistemas están desapareciendo rápidamente, sin que sepamos nada de los hongos que en ellos crecen.

Mis primeros contactos con América Latina fuera de México, se iniciaron en 1954, en un viaje de exploración botánica a América Central, en Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua, en donde al colectar plantas de interés económico encontré hongos que me llamaron la atención y al compararlos años más tarde con los de México y el Caribe, comprendí la importancia de los estudios

micoflorísticos de tipo biogeográfico, ya que los hongos no reconocen fronteras políticas.

En 1964 fue mi primer contacto con Colombia, en donde tuve el gusto de coleccionar muchas especies interesantes de hongos en los páramos y en los bosques montanos y de donde salieron varias especies nuevas de hongos alucinógenos, todo gracias a la gran ayuda del Dr. Polidoro Pinto, a quien se le dedicó una especie.

En 1971 volví a América del Sur, a explorar micológicamente tierras de Argentina, Uruguay, Brasil, Venezuela y Colombia, bajo un programa de la Fundación Guggenheim. En 1978 visité las selvas del Perú y en 1981 hice un viaje rápido a Puerto Rico. En 1982 tuve la oportunidad de impartir un curso en Sao Paulo, Brasil y encauzar a un grupo entusiasta de jóvenes en la micología, al cual visité nuevamente en 1983 y 1984. En este último año, 1984, inicié un contacto significativo con micólogos guatemaltecos, quienes formaron un herbario y a quienes visité nuevamente en 1985; en agosto de este año, 1986, inaugurarán la segunda exposición nacional de hongos, a la cual me han invitado para colaborar.

Finalmente, hagamos ver la parte práctica de los trabajos micológicos en nuestro medio. Ciertamente que son muy importantes los estudios florísticos y taxonómicos en la región, pero no descuidemos la aplicación de los mismos, al menos las especies comestibles, las cuales podemos aprovechar y cultivar industrialmente, pues muchas de ellas crecen

perfectamente bien en residuos agro-industriales, como son la pulpa del café.

En el INIREB de México, hemos desarrollado una tecnología apropiada que permite cultivar varias especies de hongos comestibles, como el *Pleurotus ostreatus*, de una manera rápida y económica, demostrando así que los estudios micológicos contribuyen a la obtención de alimento con alto contenido proteico para el pueblo y, por otra parte, dichas investigaciones micológicas ayudan a combatir la contaminación ambiental, al usar en los cultivos de los hongos desperdicios de la industria agrícola, los cuales se generan por miles de toneladas al año, dañando tierras de cultivo y contaminando el agua.

La pulpa de café después de usarla en el cultivo de los hongos, al perder todos los fenoles como la cafeína, se vuelve un forraje o un abono agrícola, con lo cual, al cultivar hongos comestibles en la pulpa del café, no producimos ninguna basura sino que al contrario la reciclamos, y de un material que no es utilizado y que contamina, obtenemos alimento para nosotros, para las vacas y abono para la agricultura.

Los micólogos tenemos la obligación moral, como todos los científicos del mundo, de aplicar nuestros conocimientos al desarrollo de la comunidad, además de formar especialistas en nuestros laboratorios, todo ello independiente de las investigaciones de ciencia básica que realizamos, las que debemos publicar a través de artículos científicos, técnicos y de divulgación aquí y allá.

FORMAS DE CRECIMIENTO: SU DEFINICION Y NATURALEZA DE SUS ADAPTACIONES AL AMBIENTE UTILIZANDO EL SISTEMA DE MONOCARACTERES

Por Gloria Montenegro¹

INTRODUCCION

Chile constituye una larga y estrecha franja de terreno situada en la costa del Pacífico, de América del Sur, entre las latitudes 18 y 55° Sur. La zona central aproximadamente entre los paralelos 29 y 40° L. S. se caracteriza por poseer un clima mediterráneo (Fig. 1) el cual cambia gradualmente hacia un clima árido y desértico en el Norte y hacia un clima oceánico en el Sur (Di Castri, 1968).

El relieve de la zona central mediterránea determina una planicie costera que se extiende alrededor de 40 km hacia el continente, encumbrándose abruptamente en la Cordillera de la Costa, la cual alcanza alturas de 2.000 m.s.n.m. La topografía descende hacia el Este formando una depresión intermedia o valle central, de alrededor de 20 km de ancho, el cual limita al Este con la Cordillera de los Andes, que alcanza alturas hasta aproximadamente 7.000 m.s.n.m.

A lo largo de un transecto altitudinal de mar a cordillera en esta zona central (altura del paralelo 33° L.S.) el patrón regional de precipitación anual es de 350 mm en la Costa y 550 mm en la Cordillera de la Costa a 1.000 m de altitud (Miller, 1981). Latitudinalmente la precipitación aumenta 315 mm por grado de latitud hacia el Sur y disminuye 28 mm por grado de latitud hacia el Norte (Fuenzalida, 1950; Miller y col. 1977).

Las adaptaciones de las especies vegetales a gradientes de stress ambiental pueden adoptar una gran variedad de formas de crecimiento (Montenegro y col. 1981; Medina, 1983; Mooney and Miller, 1985) siendo la forma de crecimiento que una planta adopta función de la distribución y alocación de los carbohidratos resultantes del proceso de fotosíntesis a los distintos compartimentos de la planta (Rundel 1979) y a la habilidad de ésta para sustentar senescencias y muertes repetidas de ramas terminales y laterales durante períodos de stress. Las formas de crecimiento entonces serían el resultado de varios procesos de crecimiento (Orshan, 1980).

En la zona central de Chile el gradiente ambiental de mayor significancia ecológica es el de la aridez, resultante del predominio de un clima mediterráneo, el cual se caracteriza por un período de sequía en el verano e inviernos fríos y lluviosos. La longitud del período de sequía varía a lo largo de este gradiente latitudinal (Fig. 1) lo que ha permitido con base en índices climáticos anuales y mensuales distinguir zonas bioclimáticamente distintas (Di Castri, 1968).

La fisonomía de la vegetación cambia a lo largo de este gradiente latitudinal desde comunidades subdesérticas con predominio de especies suculentas de los géneros *Copiapoa* y *Trichocereus* en la zona perárida a, formaciones boscosas higrófilas con especies como *Nothofagus dombeyi*, *Persea lingue*, *Drimys winteri* y epífitas en la zona per-húmeda (Di Castri, 1981).

La comunidad vegetal dominante de las zonas áridas y semiáridas es un "matorral" definido como

1 Laboratorio de Botánica, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

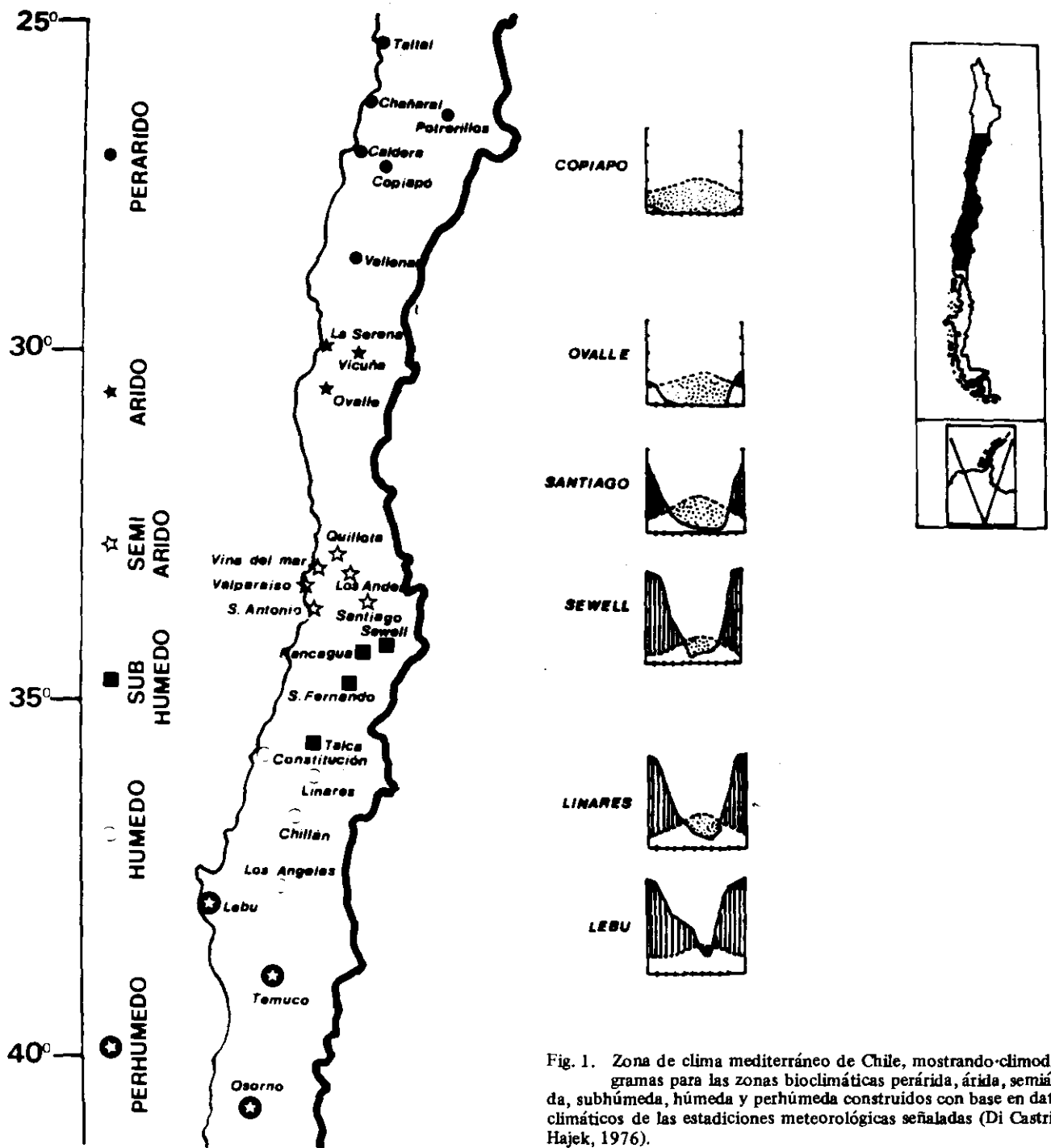


Fig. 1. Zona de clima mediterráneo de Chile, mostrando climodiagramas para las zonas bioclimáticas perárida, árida, semiárida, subhúmeda, húmeda y perhúmeda construidos con base en datos climáticos de las estaciones meteorológicas señaladas (Di Castri y Hajek, 1976).

una formación arbustiva constituida por especies siempreverdes esclerófilas o malacófilas; especies deciduas de verano, subarbustos de hojas estacionalmente dimórficas y especies suculentas (Montenegro y col. 1979; Montenegro y col. 1981). El estrato subarbustivo lo conforman hierbas anuales y perennes (Montenegro y col. 1978).

El estudio de las adaptaciones de las especies que conforman las comunidades vegetales en este gradiente de aridez, ha conducido a definir las formas de crecimiento que dominan en las distintas zonas bioclimáticas permitiendo así identificar estrategias a través de las cuales las plantas se adaptan al ambiente para optimizar y maximizar el uso de los recursos disponibles.

Para definir formas de crecimiento se han desarrollado varios sistemas, los cuales han sido revisados en detalle por Du Rietz (1931). La mayoría de ellos están basados en combinaciones de caracteres morfológicos, anatómicos y fenomorfológicos, tales como altura de la planta, protección de las yemas, estacionalidad, etc., caracteres generalmente seleccionados en forma subjetiva por su importancia relativa. En contraste, el sistema de Raunkiaer (Raunkiaer, 1934) se basa en un solo carácter, el cual corresponde a la ubicación de las yemas de renuevo.

En el contexto de estos antecedentes Orshan (1982) ha sugerido un nuevo enfoque para analizar formas de crecimiento el cual corresponde al así

llamado "sistema de monocaracteres". Este sistema permite caracterizar las especies vegetales de una comunidad dada abarcando aspectos de la planta los cuales en su conjunto dan cuenta de la biología de la especie. La caracterización de las especies se obtiene determinando para cada una de ellas 36 monocaracteres adaptativos, independientes entre sí y que comprenden parámetros morfológicos, anatómicos, fenomorfológicos, fenológicos y ecofisiológicos.

Estos monocaracteres corresponden a atributos de la planta, los cuales se organizan de la siguiente manera:

- Atributos de la planta en general, los cuales corresponden a altura, diámetro, densidad foliar, ubicación de las yemas de renuevo, estacionalidad de órganos caedizos, consistencia de los tallos, espinescencia, consistencia y grosor de la corteza.
- Atributos de los órganos asimiladores como son tamaño y área de órganos asimiladores, consistencia de las hojas, presencia de resinas o aceites esenciales, presencia de tricomas, ubicación y posición de estomas, ángulo foliar, tasa entre área foliar y tallos asimiladores.
- Atributos del sistema radical y de los tallos subterráneos como son los que se refieren a morfología del sistema radical, morfología de los tallos subterráneos, modificaciones de la raíz y raicillas, profundidad y extensión del sistema radical.
- Atributos que se refieren a la longevidad y estacionalidad, los cuales corresponden a duración de la planta, de las hojas y de los tallos asimiladores, duración y estacionalidad del crecimiento vegetativo y de la floración.
- Atributos que tienen relación con las características de la germinación, regeneración y reproducción, entre los cuales se caracterizan monocaracteres tales como floración pirogénica, regeneración vegetativa después del fuego, reproducción vegetativa, tipo de germinación y de trofismo.

Caracterizando las especies de una comunidad utilizando la serie de atributos descritos se obtiene para cada una de ellas el "pasaporte ecológico", información que se ha utilizado para caracterizar las comunidades vegetales por tipos ecomorfológicos y determinar la distribución de los tipos de monocaracteres presentes en una especie y/o en unidades vegetacionales. La importancia adaptativa de cada monocaracter se calcula en términos de la frecuencia de la especie portadora del carácter en una comunidad dada y en términos de la dominancia de la especie a través de su valor de cobertura relativa. Detalle de esta metodología, se describe en Orshan

y col. (1984a); Orshan y col. (1984b) y Montenegro y col. (1985).

La presencia de estos monocaracteres o la combinación de ellos expresarán la similitud o diversidad adaptativa en las especies que conforman distintas comunidades y en su armonía de conjunto estos monocaracteres permitirán definir formas de crecimiento que globalizan las adaptaciones que predominan en regiones o zonas con distintos factores limitantes, pudiendo ser posible delimitar estrategias de la vegetación para enfrentar y sobrevivir a las condiciones del medio.

El objeto de este trabajo es analizar la aplicabilidad de este sistema de monocaracteres definiendo formas de crecimiento que predominan en zonas bioclimáticamente distintas del área de clima mediterráneo de Chile y discutir las en relación con la naturaleza de sus adaptaciones al ambiente.

Los resultados serán analizados en dos etapas. La primera comprenderá el análisis de la distribución de monocaracteres aislados o en combinaciones.

La segunda tendrá relación con la determinación de modelos de formas de crecimiento contruidos con base en los monocaracteres que aparecen con mayor frecuencia en una determinada zona bioclimática.

DISTRIBUCION DE MONOCARACTERES ADAPTATIVOS EN LA VEGETACION DE LA ZONA MEDITERRANEA DE CHILE

Las adaptaciones estructurales o funcionales de las plantas con base en variaciones estacionales de la disponibilidad hídrica, son dinámicas, siendo un parámetro importante el ajustar el tamaño y la resistencia de los órganos que realizan la función de transpiración. El carácter deciduo parece ser un claro mecanismo para reducir la superficie transpiratoria durante la estación desfavorable (Orshan, 1954).

La figura 2 muestra la distribución de los monocaracteres deciduo de verano, deciduo de invierno y siempreverde que representan la estacionalidad de los órganos asimiladores. En esta figura se muestra el porcentaje de especies que se caracterizan por uno u otro monocaracter, porcentajes calculados con base en la totalidad de especies muestreadas en cada zona bioclimática. La distribución de especies siempreverdes no es homogénea a lo largo del transecto latitudinal de la zona mediterránea de Chile, observándose diferencias altamente significativas ($P < 0.005$) entre los porcentajes de la zona árida y semiárida. El porcentaje de especies deciduas de verano es significativamente mayor en la zona árida ($P < 0.005$) con respecto a la zona semiárida no siendo significativamente distintos los

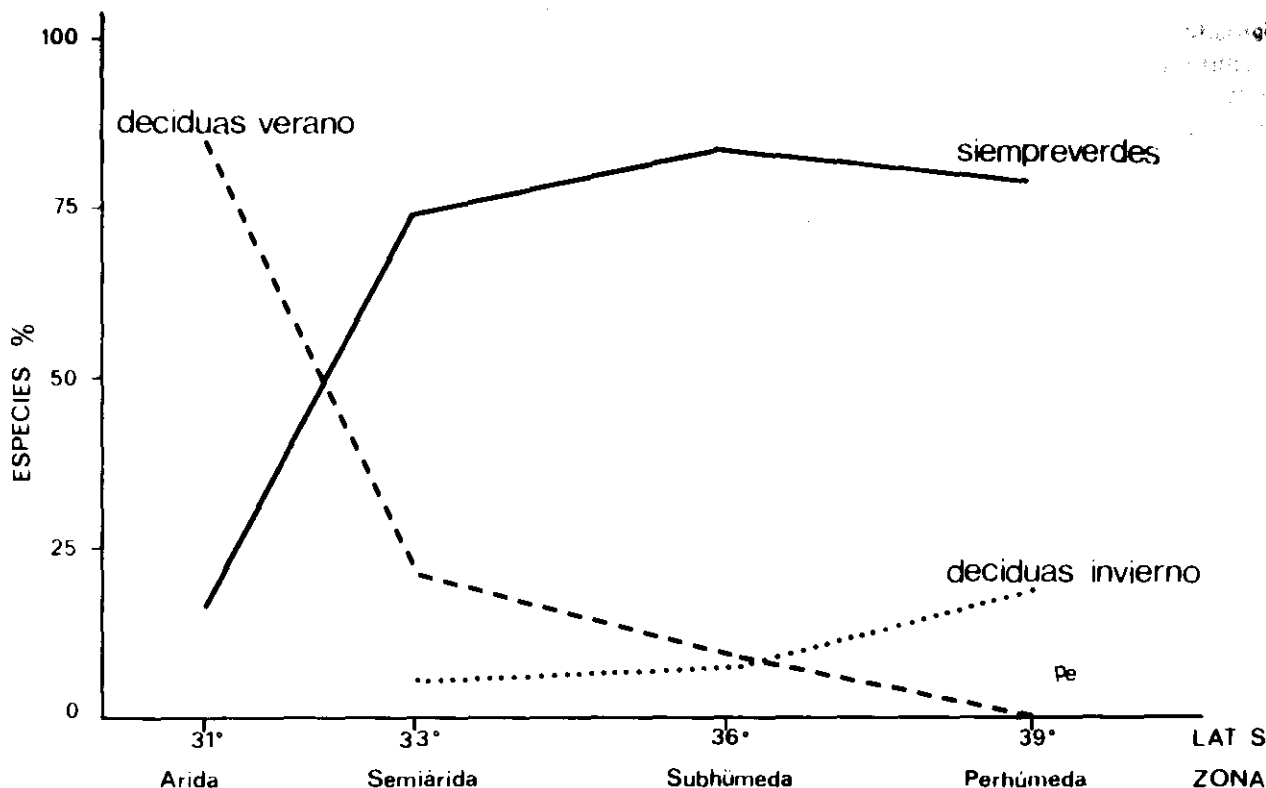


Fig. 2. Distribución de especies siempreverdes ———; deciduas de verano - - - - y deciduas de invierno en un transecto latitudinal de la zona mediterránea de Chile. Los valores expresan porcentajes calculados con base en la totalidad de especies muestreadas en cada zona bioclimática (Test estadístico G no paramétrico).

porcentajes entre la zona semiárida y subhúmeda. Los porcentajes de especies deciduas de invierno sólo son significativamente diferentes ($P < 0.05$) entre la zona semiárida y perhúmeda (Datos no publicados de las zonas húmedas fueron realizados en colaboración con los Dres. C. Ramírez, M. Alberdi, M. Romero y G. Avila).

El patrón geográfico de plantas siempreverdes y deciduas está relacionado directamente con los patrones de disponibilidad de agua y temperaturas a través de la influencia que estos factores tienen sobre el balance de carbono. Miller y Mooney (1976) sugieren que el tipo de estacionalidad que presentan las plantas se debe por un lado al largo del período de sequía y por otro lado al costo energético de mantener las hojas o bien de volver a formar todo el follaje en cada período de crecimiento. En este análisis las especies siempreverdes predominan en zonas donde el costo energético de mantener las hojas a través del período desfavorable es menor que el costo de construir las hojas después de la sequía (caso de las deciduas de verano) o después del período de bajas temperaturas (caso de deciduas de invierno).

La distribución de estos monocaracteres en un transecto altitudinal de la zona mediterránea semiárida (Fig. 3) muestra un patrón similar al descrito en el transecto latitudinal. Los valores representan

el porcentaje de cobertura de la vegetación que aparece fisonómicamente siempreverde o bien con sus ramas desnudas en el verano o en el invierno. Estos tres monocaracteres se han valorado utilizando la cobertura relativa de la especie portadora de uno y otro carácter. En este contexto la fisonomía de la vegetación es un matorral siempreverde desde la costa hasta alturas de 2.000 m.s.n.m. donde dominan especies siempreverdes como *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba* y *Peumus boldus*. En las zonas cercanas a la costa, la influencia del mar suaviza las temperaturas del invierno, las cuales son lo suficientemente altas para permitir el crecimiento y la fotosíntesis (Miller, 1981), favoreciéndose así las formas deciduas de verano. Estas deciduas de verano son reemplazadas en zonas montañas sobre los 1.600 m.s.n.m. por deciduas de invierno, zonas donde el período de sequía es más corto y donde las bajas temperaturas del invierno reducen la fotosíntesis y no permiten el crecimiento (Kummerow y col. 1981).

El desarrollo de características xeromórficas en los órganos de las plantas que crecen bajo condiciones áridas se atribuye fundamentalmente a factores como stress hídrico y alta intensidad lumínica (Oppenheimer, 1960) considerándose entre estas características el desarrollo de gruesas cutículas, presencia de tricomas y de gran cantidad de fibras esclerenquimáticas (Fahn, 1974; Daubenmire,

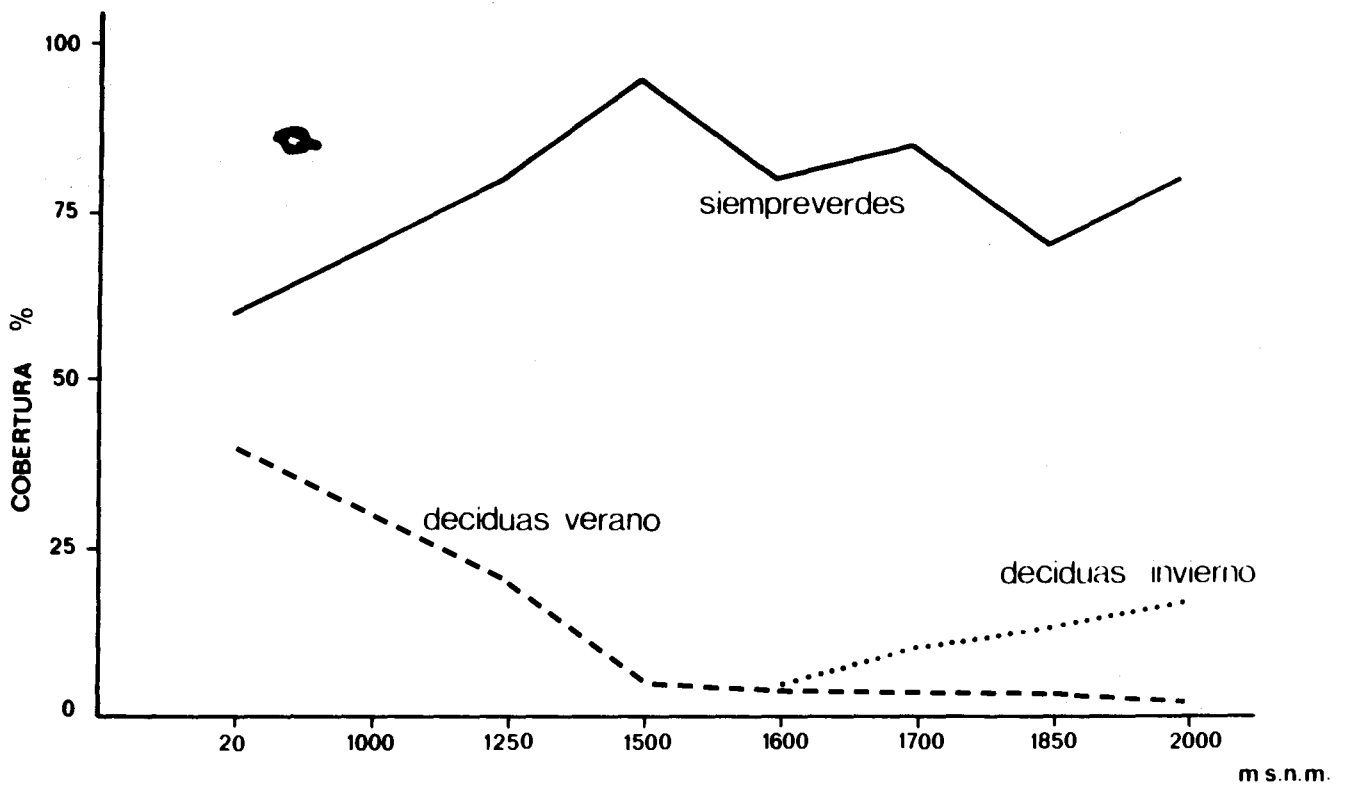


Fig. 3. Distribución de especies siempreverdes —; deciduas de verano - - - - y deciduas de invierno en un transecto altitudinal desde la Costa hasta 2.000 m.s.n.m. en la Cordillera de los Andes de la zona mediterránea semiárida. Los valores expresan porcentajes de cobertura de la vegetación calculados con base en los valores de cobertura relativa de las especies (Test G).

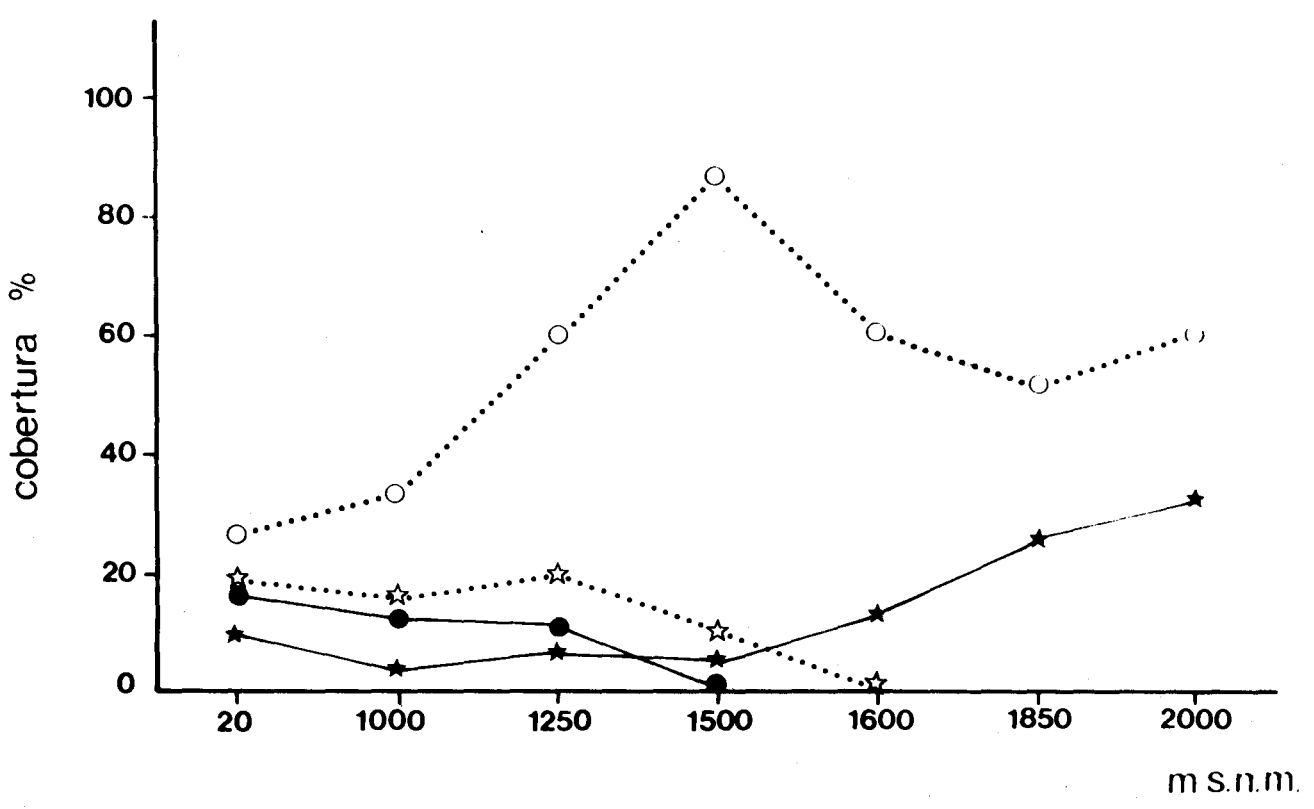


Fig. 4. Distribución de especies de hojas esclerófilas sin tricomas ○ ····· ○, esclerófilas con tricomas ● —●, malacófilas sin tricomas ☆ ····· ☆ y malacófilas con tricomas ★ —★ a lo largo de un gradiente altitudinal de la zona mediterránea semiárida de Chile. Los valores expresan porcentaje de cobertura de la vegetación calculados con base en los valores de cobertura relativa de las especies (Test G).

1974). Estos parámetros contribuyen a dar resistencia a los órganos que realizan la función de transpiración. El grosor de la cutícula y las fibras esclerenquimáticas presentes en las hojas esclerófilas se considera ventajoso para prevenir el quebrar de la lámina foliar por marchitez durante la época de stress hídrico, contribuyendo la cutícula cerosa a reflejar en parte la radiación solar, disminuyendo así la absorción de calor, lo que en última instancia reduce la evaporación de agua desde las superficies foliares (Montenegro y col, 1981).

Combinando los caracteres consistencia foliar (esclerófila o malacófila) versus la presencia o no de tricomas (Fig. 4) se observa que las especies con las hojas esclerófilas sin tricomas constituyen los valores de cobertura más altos de la vegetación de matorral del gradiente altitudinal de la zona central. La esclerofilia asociada a tricomas sólo ocurre en especies de los matorrales costeros y de media altura de la Cordillera de la Costa. Las hojas malacófilas, de escaso contenido en fibras esclerenquimáticas, se observan asociadas a la presencia de tricomas desde los matorrales costeros. Aumentan luego significativamente en la vegetación montana de la Cordillera de los Andes. La malacofilia sin tricomas no parece ser un carácter adaptativo en zonas donde el factor limitante son las bajas temperaturas.

El porcentaje de especies que presentan tricomas es significativamente mayor ($P < 0,05$) en la zona árida del gradiente latitudinal (Fig. 5) donde un 75% del total de especies muestradas los poseen. En la zona semiárida sólo el 42% de las especies muestradas poseen tricomas, siendo las especies de hojas malacófilas las que dominan en términos de cobertura (Fig. 4) a lo largo del transecto altitudinal.

DETERMINACION DE MODELOS DE FORMAS DE CRECIMIENTO EN LAS ZONAS ARIDA Y SEMIARIDA DE CHILE

Las zonas bioclimáticas áridas y semiáridas difieren en la longitud del periodo de sequía (Fig. 1) correspondiendo 9 a 10 meses en la árida y 7 a 8 meses en la semiárida (Di Castri y Hajek, 1976) condiciones que se reflejan en las especies dominantes a través de la presencia de monocaracteres que sugieren adaptaciones a un mayor o menor grado de aridez. El sistema de los monocaracteres fue empleado como una herramienta para determinar cuáles son los monocaracteres que dan cuenta de las diferencias a nivel "Bio" entre estas dos zonas climáticamente distintas (Montenegro y col, 1985).

El pasaporte ecológico con base en los 36 monocaracteres adaptativos fue elaborado para las especies vegetales que conforman las comunidades de los sitios indicados en la tabla 1, seleccionándose para este estudio sitios sin intervención humana y representativos de la fisonomía de la vegetación de la zona. Por esta última razón en la zona semiárida se analizaron las especies a lo largo de un gradiente altitudinal desde la Costa hasta los 1.500 m.s.n.m. en la Cordillera de los Andes.

Para establecer una asociación entre monocaracteres y sitios en los cuales ellos aparecen con significativa frecuencia, se empleó el análisis factorial de correspondencias (Benzecri, 1973; Hill 1973).

La matriz se construyó con las localidades versus los monocaracteres estableciéndose asociaciones que son evidentes. De tal manera que si uno o un grupo de sitios vegetacionales, aparecen asociados a un grupo de monocaracteres será posible asumir que estos caracteres representan una estrategia común adaptativa a factores limitantes que predominan en esa o esas localidades.

Las letras mayúsculas entre paréntesis indican sitios o monocaracteres y los números entre paréntesis indican correlación de ellos al eje.

El primer eje que da cuenta del 55% de la varianza segrega en el lado negativo (Fig. 6) las localidades de la zona árida (QH: 0.97) y (JS: 0.70), y la localidad de la zona semiárida (OC: 0.70).



Fig. 5. Distribución de especies que presentan tricomas a lo largo del gradiente latitudinal de la zona mediterránea de Chile. Los valores expresan porcentajes calculados con base en la totalidad de especies muestradas en cada zona bioclimática (Test G). Tricomas filamentosos en la epidermis inferior de *Sophora microphylla* $\times 450$.

T A B L A 1

Sitios de estudio		Zonas Bioclimáticas	Grados latitud sur	Altura m.s.n.m.	Número de especies
Quebrada Honda	(QH)	Arida	29° 38'	80	22
Juan Soldado	(JS)	Arida	29° 40'	150	22
Cachagua	(CA)	Semiárida	32° 25'	20	36
Quintero	(QC)	Semiárida	32° 47'	15	42
Quintero	(QS)	Semiárida	32° 47'	150	38
Palmar	(PM)	Semiárida	32° 55'	400	27
Palmar	(PH)	Semiárida	32° 55'	500	32
Til-Til	(TT)	Semiárida	33° 04'	1.000	41
Andes Mountain	(AM)	Semiárida	33° 20'	1.250	28
Andes Mountain	(AC)	Semiárida	33° 20'	1.500	17

constituyendo en conjunto el grupo de localidades A.

En el lado positivo del primer eje se segrega el resto de las localidades ubicadas en la zona semiárida (QS: 0.59); (CA: 0.69); (TT: 0.69); (PM: 0.71); (PH: 0.69); (AM: 0.86) y (AC: 0.86) constituyendo en su conjunto las localidades grupo B (Fig. 6).

El segundo eje que da cuenta del 15.2% de la varianza, asocia en dos grupos las localidades del lado positivo del eje uno, un grupo formado por sitios ubicados sobre los 1.000 m de altura (B₁) y el otro constituido por los sitios ubicados desde el nivel del mar hasta los 1.000 m (B₂).

La figura 7 representa el conjunto de monocaracteres asociados a los grupos de localidades descritos anteriormente, lo que permitió definir y construir modelos de formas de crecimiento que indican tendencias adaptativas representadas en las dos zonas bioclimáticas, modelos construidos con base en la frecuencia de monocaracteres (Fig. 8).

Asociados a las localidades del grupo A existiría un modelo de forma de crecimiento i) representado por una caméfita (CHM: 0.89) de hojas suculentas (SL: 0.97) o bien caméfita decidua de verano (SDL: 0.96) con tricomas (TR: 0.71). Este tipo de forma de crecimiento presentaría un sistema radical superficial (SRH: 0.72) que se extiende lateralmente hasta 2 metros (SR2: 0.71) o bien un

Fig. 6. Carta de localidades o unidades vegetacionales asociadas con base en los monocaracteres (ver texto para explicación de símbolos. La flecha representa tendencia del crecimiento vegetativo (Montenegro, Serey y Gómez 1985).

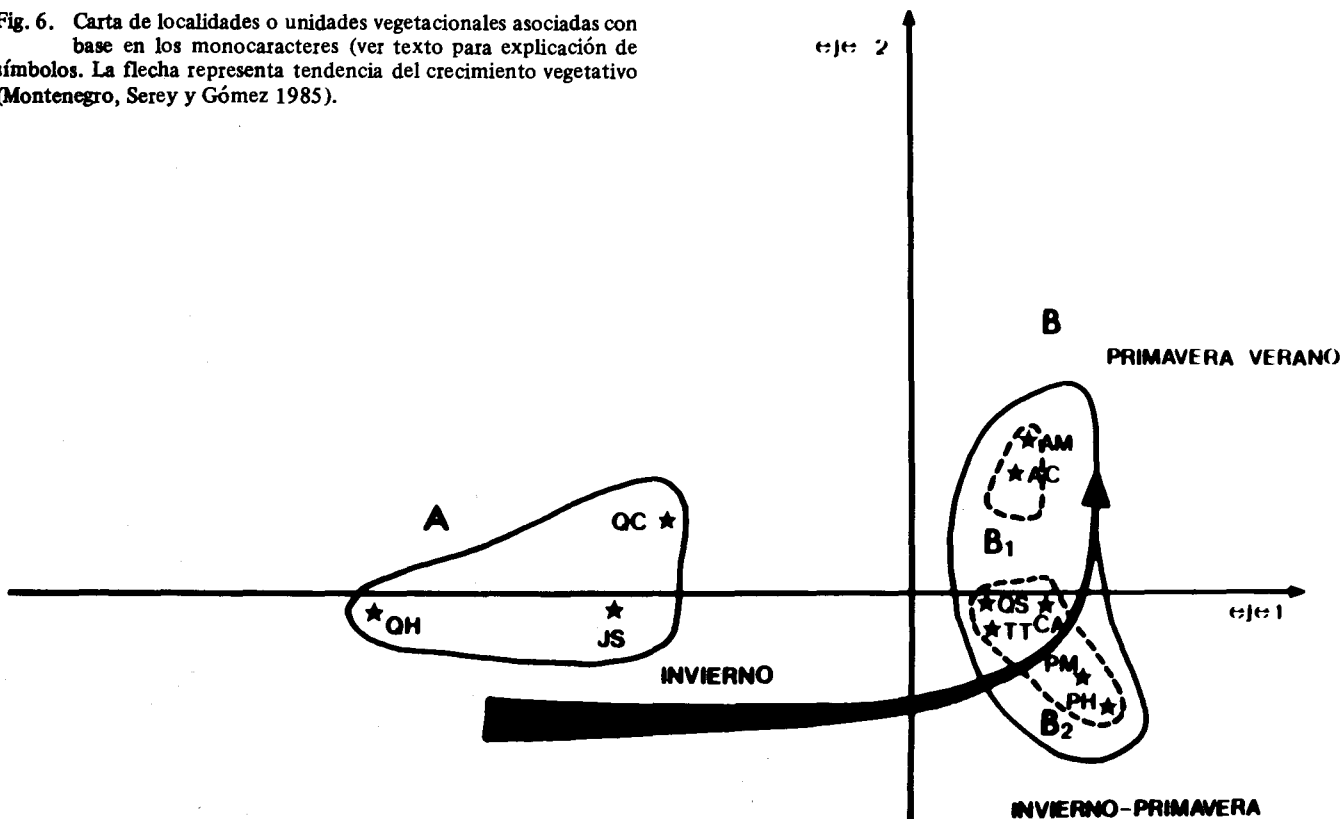
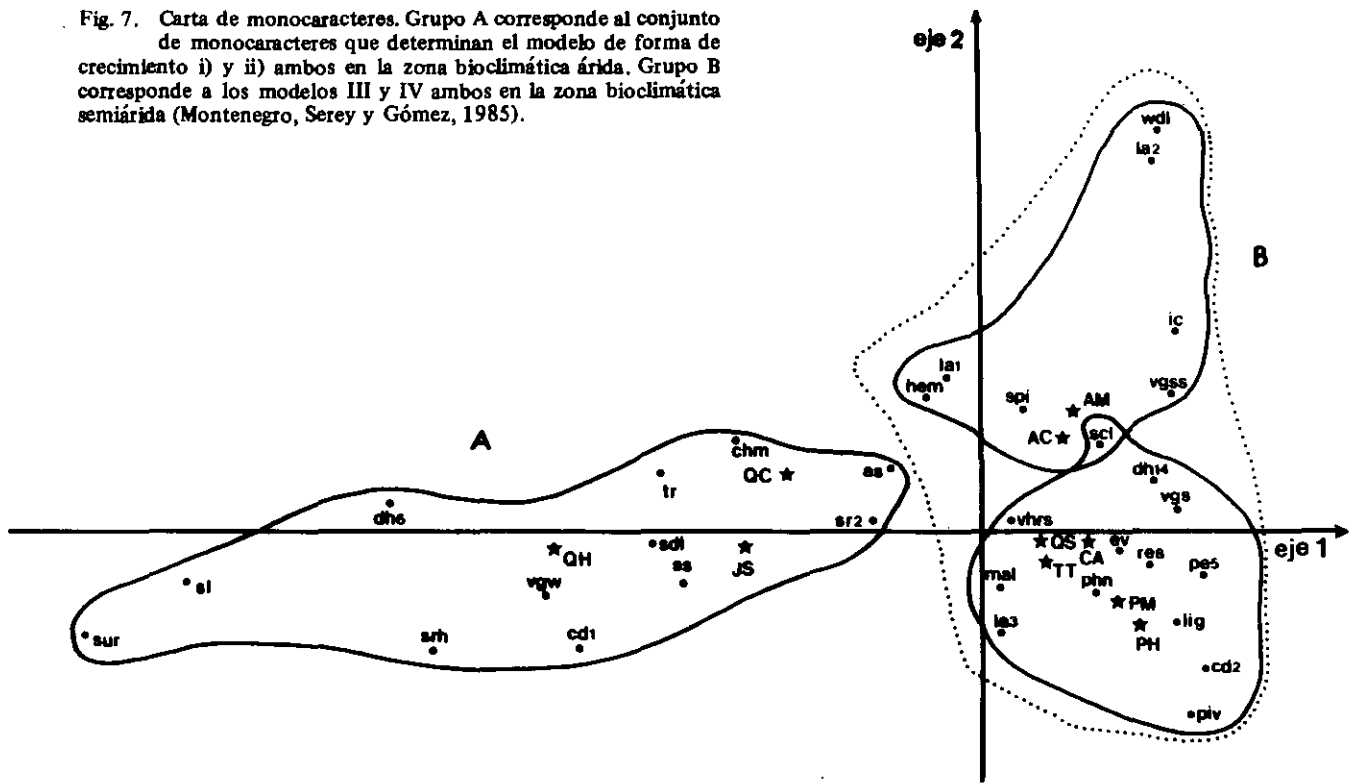


Fig. 7. Carta de monocaracteres. Grupo A corresponde al conjunto de monocaracteres que determinan el modelo de forma de crecimiento i) y ii) ambos en la zona bioclimática árida. Grupo B corresponde a los modelos III y IV ambos en la zona bioclimática semiárida (Montenegro, Serey y Gómez, 1985).



sistema radical superficial con raíces de consistencia sucuenta (SUR: 0.50). El otro modelo asociado a las localidades del grupo A ii) está representado por una planta de tallo sucuento (SS: 0.70) con diámetro de copa menor que 1 metro (CDI: 0.70) y un sistema radical superficial. Ambos tipos i) y ii) tendrían en común la presencia de tallos asimiladores (AS: 0.84) y un período de crecimiento

vegetativo en invierno (VGM: 0.98), ambos monocaracteres altamente correlacionados al lado negativo del primer eje. En el lado positivo del eje 1, las localidades del grupo B presentarían con mayor frecuencia el modelo iii) representado por una fanerófita (PHN: 0.79) siempreverde (EV: 0.95) con hojas cuya duración es de 14 meses (DH 14: 0.89), fanerófitas con presencia de lignotuber

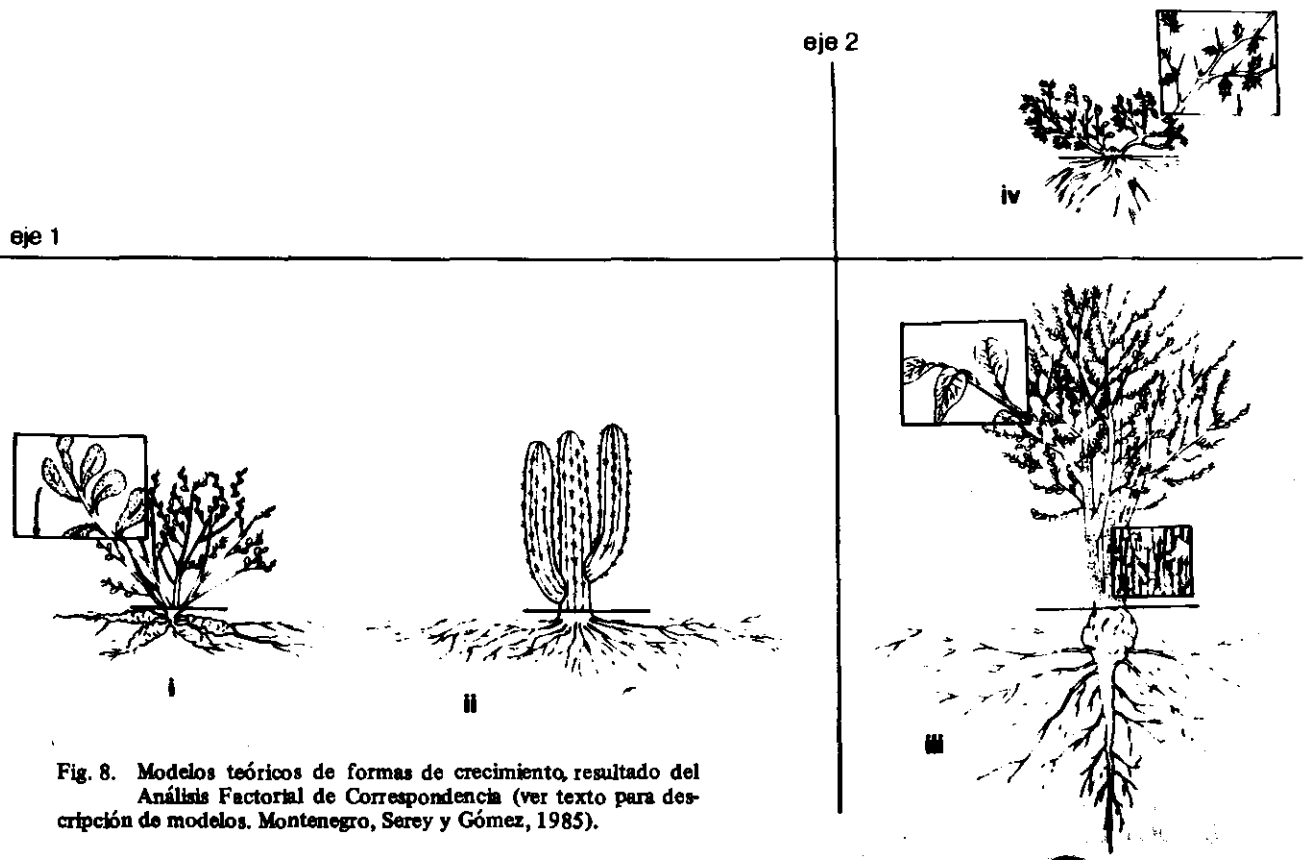


Fig. 8. Modelos teóricos de formas de crecimiento, resultado del Análisis Factorial de Correspondencia (ver texto para descripción de modelos. Montenegro, Serey y Gómez, 1985).

(LIG: 0.83) y un sistema radical dual (VHRS: 0.70) o bien pivotante (PIV: 0.71). En función del eje 1 no se diferencian otros caracteres. El segundo eje representa una variación de los monocaracteres encontrados entre las localidades del grupo B, describiéndose para el grupo de localidades B₁ un modelo de forma de crecimiento iv) representando por una hemicriptófito (HEM: 0.85) leptófila (AF1: 0.88) o nanófila (AF2: 0.66) con hojas de consistencia esclerófila (SCL: 0.75) y espinosas (SPI: 0.84). Estas hemicriptófitas están asociadas a la presencia de corcho interxilar (IC: 0.71).

El primer eje representa un gradiente de adaptación a un déficit hídrico temporal, representando el eje dos, un gradiente de temperaturas.

Especies suculentas, las cuales en término de estacionalidad corresponden a siempreverdes y especies deciduas de verano son las dos estrategias adaptativas que aparecen con mayor frecuencia en las especies analizadas de la zona árida. La estructura de las suculentas presenta una alta resistencia a la pérdida de agua debido a la presencia de cutículas gruesas en sus tallos a menudo columnares y, a la reducción de ramas laterales transformadas en braquiblastos de fascículos de pelos o areolas. En *Trichocereus chilensis*, especie suculenta dominante, la existencia de estomas hundidos con largas cavidades subestomáticas contribuyen a alargar el camino de difusión del vapor de agua desde las células del parénquima asimilador, disminuyendo así el gradiente de difusión y la tasa de transpiración (Montenegro, 1984). El carácter suculento se asocia a menudo con la presencia de grandes células de mucílago en el parénquima (Mauseth y col. 1984) permitiendo a la planta almacenar agua durante la corta estación lluviosa. En contraste, las deciduas de verano muestran un mecanismo para evadir la sequía, dejando caer sus hojas al comienzo del verano. Estas dos formas de crecimiento, suculentas y deciduas de verano, aparecen asociadas a la presencia de tallos asimiladores, carácter que compensaría la baja tasa anual de asimilación de carbono (Oechel y col. 1981). Las formas de crecimiento descritas son reemplazadas en la zona semiárida por las fanerófitas siempreverdes las cuales dominarían hasta las comunidades de 1.000 m.s.n.m., presentándose asociadas a monocaracteres (alta correlación al eje) como la presencia de un sistema radical dual y la presencia de lignotubers. Los lignotubers, estructuras morfológicas subterráneas y fuente de yemas en dormancia, permiten la regeneración de la especie después que la copa ha sido destruida por fuego o herbívoros (Montenegro y col. 1983). Esta estrategia regenerativa de las plantas terrestres es particularmente importante en regiones mediterráneas donde debido a la sequía del verano los incendios son frecuentes. Sin embargo el desarrollo de nuevos brotes a partir de estos lignotubers permite recuperar la cubierta vegetal pero no implica la

reproducción vegetativa de la planta, lo que ha fomentado políticas de reforestación en estas zonas áridas. La forma de crecimiento dominante en zonas montanas sobre los 1.000 m aparece adaptada al mecanismo de reproducción vegetativa, el cual se lleva a cabo desarrollándose en raíces y tallos suber interxilar entre dos anillos de crecimiento. La suberificación produce una ruptura longitudinal de toda la planta (Montenegro y col. 1979). La alta frecuencia del monocarácter presencia de suber interxilar en especies de los matorrales montanos sería una eficiente adaptación en zonas donde las bajas temperaturas y la nieve en invierno hacen difícil la sobrevivencia de plántulas. La resistencia de las hojas a estos factores estaría dada por el carácter esclerófilo, el cual también puede ser resultado de suelos deficientes en fósforo (Loveless, 1962).

Los modelos de formas de crecimiento descritos no corresponden a una determinada especie, sino que ellos representan grupos de monocaracteres que son más frecuentes en una zona o localidad determinada, obteniéndose la frecuencia del análisis de los monocaracteres asociados a las especies que conforman las comunidades allí existentes, de tal manera que algunas especies presentarían un gran número de monocaracteres descritos en el modelo teórico, mientras que otras especies presentarían sólo unos pocos. El diagnóstico de las especies que presentan mayor similitud con el modelo teórico, permite contribuir con recomendaciones para lograr un mejor manejo y planificación de los recursos vegetales. Más aún el definir estos modelos de formas de crecimiento permite diagnosticar el potencial de uso y la capacidad de regeneración de la vegetación ante diversas actividades del hombre comunes a estas zonas áridas, como son la crianza de ganado caprino y la utilización de la vegetación con fines de obtener combustible en forma de leña y carbón.

Nuestro sentir es que tanto en programas de desarrollo como de conservación se debe considerar al hombre como parte integral de estos ecosistemas, ya que este es uno de los agentes más importantes en producir cambios vegetacionales y modificar el ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido financiada por Proyectos UNESCO-MAB6 118-83; UNESCO MAB-6 155-84 y DIUC 79/85 a G. Montenegro. El autor agradece al Dr. Gideon Orshan de la Universidad Hebrea de Jerusalem por sus permanentes sugerencias, interés y estímulo, otorgado a lo largo del desarrollo de esta investigación y al alumno Sr. Miguel Gómez por su constante colaboración y dedicación a este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BENSECRI J. P. 1973. L'analyse des données II. L'analyse des correspondances. Dun Paris 615 pp.
- DI CASTRI F. 1968. Esquisse ecologique du Chile. *In*: C. Delamare Deboutteville and E. Rapaport (eds.). Biologie de l'Amérique Australe. 4. Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.), Paris pp. 7-52.
- DI CASTRI y E.R. HAJEK 1976. Bioclimatología de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile 107 pp.
- DI CASTRI F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. *In*: F. Di Castri, D. W. Goodall and R. L. Specht (eds.) Mediterranean type shrublands. Elsevier Scientific Publ. N. York 1-52.
- DU RIETZ. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica* 34: 3-10.
- FUENZALIDA H. 1950. Clima. *En*: Geografía Económica de Chile. Corfo I. Editorial Universitaria, Santiago 188-257 pp.
- FAHN A. 1982. Plant Anatomy (3rd. ed.) Pergamon Press Inc. N. Y.
- HILL M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigen Vector method for ordination. *J. Ecol.* 61: 237-245.
- KUMMEROW J., G. MONTENEGRO and D. KRAUSE 1981. Biomass, phenology and growth. *In*: P. C. Miller (ed.) Resource use by chaparral and matorral. Springer-Verlag. N. Y. 69-96.
- LOVELESS A. 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Ann. Bot.* 26: 551-561.
- MAUSETH J. D., G. MONTENEGRO and A. WALKOWIAK 1984. Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae) *Can. J. Bot.* 62: 847-857.
- MEDINA E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. *In*: Golley F. B. (ed.) Tropical rainforest ecosystems. Structure and function. Elsevier Publ. Co. Amsterdam 225-237.
- MILLER P. C. and H. A. MOONEY 1976. The origin and structure of American arid-zone ecosystems. The producers; interactions between environment form and function. *In*: De Witt C. T. and Arnold G. W. (eds.) Critical evaluation of system analysis in ecosystems research and management. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentations 38-56 pp.
- MILLER P. C. (ed.) 1981. Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two mediterranean-type ecosystems. *Ecological studies* 39. Springer-Verlag. N. Y. 455 pp.
- MONTENEGRO G., O. RIVERA and F. BAS 1978. Herbaceous vegetation in the Chilean matorral: Dynamics of growth and evaluation of allelopathic effects of some dominant shrubs. *Oecología* 36 (2): 237-244.
- MONTENEGRO G, M. E. ALJARO and J. KUMMEROW 1979a. Growth dynamics of Chilean matorral shrubs. *Bot. Gazette* 140 (1): 114-119.
- MONTENEGRO G, A. J., HOFFMAN, M. E. ALJARO and A. E. HOFFMAN 1979b. *Satureja gilliestii*, a poikilohydric shrub from the Chilean mediterranean vegetation. *Can. J. Bot.* 57: 1206-1213.
- MONTENEGRO G, M. E. ALJARO, A. WALKOWIAK and R. SAENGER, 1981. Seasonality, growth and net productivity of herbs and shrubs of the Chilean matorral. *In*: C. E. Conrad and W. C. Oechel. Dynamics and management of mediterranean type ecosystems USA Dept. Agriculture and Forest Service. Gen. Tech. Report PSW 58.
- MONTENEGRO G., B. SEGURA, R. SAENGER y A. M. MUJICA 1981. Xeromorfismo en especies arbustivas del matorral chileno. *Anales Museo Historia Natural* 14: 71-81.
- MONTENEGRO G., G. AVILA and P. SCHATTE. 1983. Presence and development of lignotubers in shrubs of the Chilean matorral. *Can. J. Bot.* 61: 1804-1808.
- MONTENEGRO G. 1984. Atlas de Anatomía de Especies Vegetales Autóctonas de la zona central de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 154 pp.
- MONTENEGRO G., I. SEREY and M. GOMEZ, 1985. Model type of growth forms of arid and semiarid bioclimatic zones in Chile through the monocharacter approach. *Medio Ambiente* 7 (2): 21:30.
- MOONEY H. A. and P. C. MILLER, 1985. Chaparral *In*: Chabot B. F. and Mooney H. A. (eds.) Physiological ecology of North American plant communities University Press. Cambridge G. B. 213-231.
- OECHEL W. C., W. LAWRENCE, J. MUSTAFA and J. MARTINEZ 1981. Energy and carbon acquisitions *In*: Miller P. C. (ed.) Resource use by chaparral and matorral. Springer Verlag N. Y. 152-182.
- OPPENHEIMER H. R. 1960. Adaptation to drought: xerophytism. *En*: Plant water relationships in arid and semiarid conditions. *Arid zone Res. UNESCO-París*, 15: 105-138.
- ORSHAN G. 1954. Surface reduction and its significance as a hydroecological factor. *J. Ecol.* 42: 442-444.
- ORSHAN, G. 1980. Approach to the definition of mediterranean growth forms. *Procc. International Symposium on Mediterranean Ecosystems. Stellenbosh, South Africa.*
- ORSHAN G. 1982. Monocharacter growth form types as a tool in mediterranean-type ecosystems. A proposal for an interregional program. *In*: *Definiciones et localisation des ecosistemas mediterraneens terrestres (Colloque St. Maximin, France)*, *Ecología Mediterránea, Marseille* 8: 159-171.
- ORSHAN G, G. MONTENEGRO, G. AVILA, M. E. ALJARO, A. WALKOWIAK and A. M. MUJICA 1984a. Plant growth forms of Chilean matorral. A monocharacter growth form analysis along an altitudinal transect from sea level to 2,000 m.a.s.l. *Bull. Soc. Bot. Fr. Actual Bot.* 131: 411-427.
- ORSHAN G., A. LE ROUX and G. MONTENEGRO 1984b. Distribution of monocharacter growth form types in mediterranean plant communities in Chile, South Africa and Israel.
- RAUNKIAER C. 1934. The life forms of plants and terrestrial plant geography. Clarendon Press. Oxford 632 pp.
- RUNDEL P. W. 1979. Adaptations of mediterranean-climate oaks to environmental stress. *Procc. Symposium Ecology, management and utilization of California oaks. Gen. Tech. Report PSW-44 USAA.*

EMBRIOLOGIA DE ANGIOSPERMAS

Por Alfredo E. Cocucci¹

INTRODUCCION

La biología reproductiva de las Angiospermas involucra fenómenos muy complejos debido a la condición parásita de las generaciones gametofíticas. En efecto, esta situación particular ha producido interacciones esporofito-gametofito que han condicionado la evolución del sistema de reproducción sexual. De tal forma las estructuras esporofíticas de la flor exhiben adaptaciones tendientes a asegurar el encuentro de las gametofitos contra-sexuados a fin de que tenga lugar la fecundación para que se formen nuevos embriones esporofíticos y xenofíticos (endosperma). Por su parte, los gametofitos, restringidos a los límites del medio interno del esporofito, no se hallarán sujetos a la presión de selección de las innumerables variaciones del ambiente externo, lo cual ha tenido 2 consecuencias principales; primero producir una relativa uniformidad estructural en todas las Angiospermas; segundo, las variaciones operadas durante el proceso evolutivo son comunes a grupos taxonómicos relativamente grandes: órdenes, familias y, en menor grado, géneros o secciones de estos.

La consideración de todos los asuntos que derivan de esta particular situación sería demasiado vasta para los fines de esta conferencia, de manera que se han elegido sólo algunos temas de interés, cuyo pronóstico indica que se trata de cuestiones que deberán explotarse en el futuro.

Los temas elegidos son los siguientes: 1. Tipología del endosperma; 2. Interacción esporofito-gametofito en el tiempo; 3. Desplazamiento de los núcleos durante gametogénesis; 4. Evolución de los óvulos y el gineceo en *Loranthaceae*; 5. Diferenciación de gametos.

TIPOLOGIA DEL ENDOSPERMA

Los estados iniciales en la formación del endosperma, considerados como el embrión de la generación auxiliar o xenofito, siempre despertó el interés de los embriólogos, por presentar mayores adaptaciones que los embriones esporofíticos. No obstante la valoración de sus características desde un punto de vista comparativo ha encontrado numerosos obstáculos debido a la falta de un sistema tipológico.

Recientemente Di Fulvio (1983) ha ideado un sistema basándose en ciertas características estructurales y funcionales que se manifiestan durante la endospermogénesis. El sistema ha sido denominado con la sigla EODP, formada con las letras iniciales de las palabras que expresan los caracteres considerados en la clasificación, a saber: *Endospermogénesis*, en cuanto a su carácter nuclear o celular, según tenga lugar o no la citocinesis durante los primeros estadios. *Orientación*, carácter referido a la posición relativa de los ejes de los husos mitóticos (y a la posición de las paredes, en los casos en que ocurre citocinesis) durante los primeros estadios de la endospermogénesis. *Destino*, referido a la naturaleza haustorial o reservante de las células o tejidos derivados de las primeras células generadas durante la endospermogénesis. *Posición*, se relaciona con la posición de los haustorios primarios.

No es el caso entrar ahora en los detalles descriptivos de los distintos tipos, pero sí realizaré un comentario de interés que estimo constituye una de las virtudes de este sistema tipológico (Figs. 1 y 2). Esto es relacionar entre sí los megatipos nuclear y celular mediante la posición de los ejes de los husos mitóticos, durante la primera división cariocinética. En efecto, esta característica resulta muy esclarecedora cuando comparamos un megatipo nuclear con otro celular al punto de poder establecer correspondencias de todos los tipos de uno con los del otro.

¹ IMBIV, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.

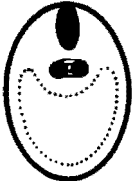

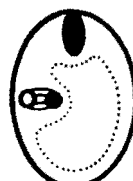
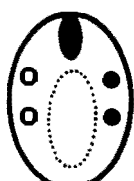

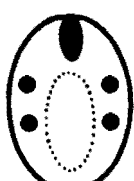



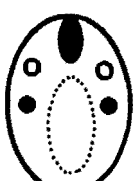
E	O	D 1er ciclo mitótico	P 2do ciclo mitótico
megátipo	01	tipo 011  isolateral	subtipo 0110  periférico
		tipo 012  heterolateral	subtipo 0120  periférico
nuclear	02	tipo 021  isopolar	subtipo 0210  periférico
		tipo 022  heteropolar micropilar	subtipo 0220  periférico
		tipo 023  heteropolar calazal	subtipo 0230  periférico

Fig. 1. Tipología del endosperma nuclear.

E	O	D		P	
		1er ciclo mitótico		2do ciclo mitótico	
megatipo 1	11	tipo 111 isolateral	1111 longitudinal	subtipos 1112 transversal	
		tipo 112 heterolateral	1121 longitudinal	subtipos 1122 transversal	
	12	tipo 121 isopolar	1211 longitudinal	subtipos 1212 transversal	
		1213 longitransversal	1214 translongitudinal		
		tipo 122 heteropolar micropilar	1221 longitudinal	subtipos 1222 transversal	
		tipo 123 heteropolar calazal	1231 longitudinal	subtipos 1232 transversal	

Fig. 2. Tipología del endosperma celular. Las áreas grisadas corresponden al destino haustorial de las células.

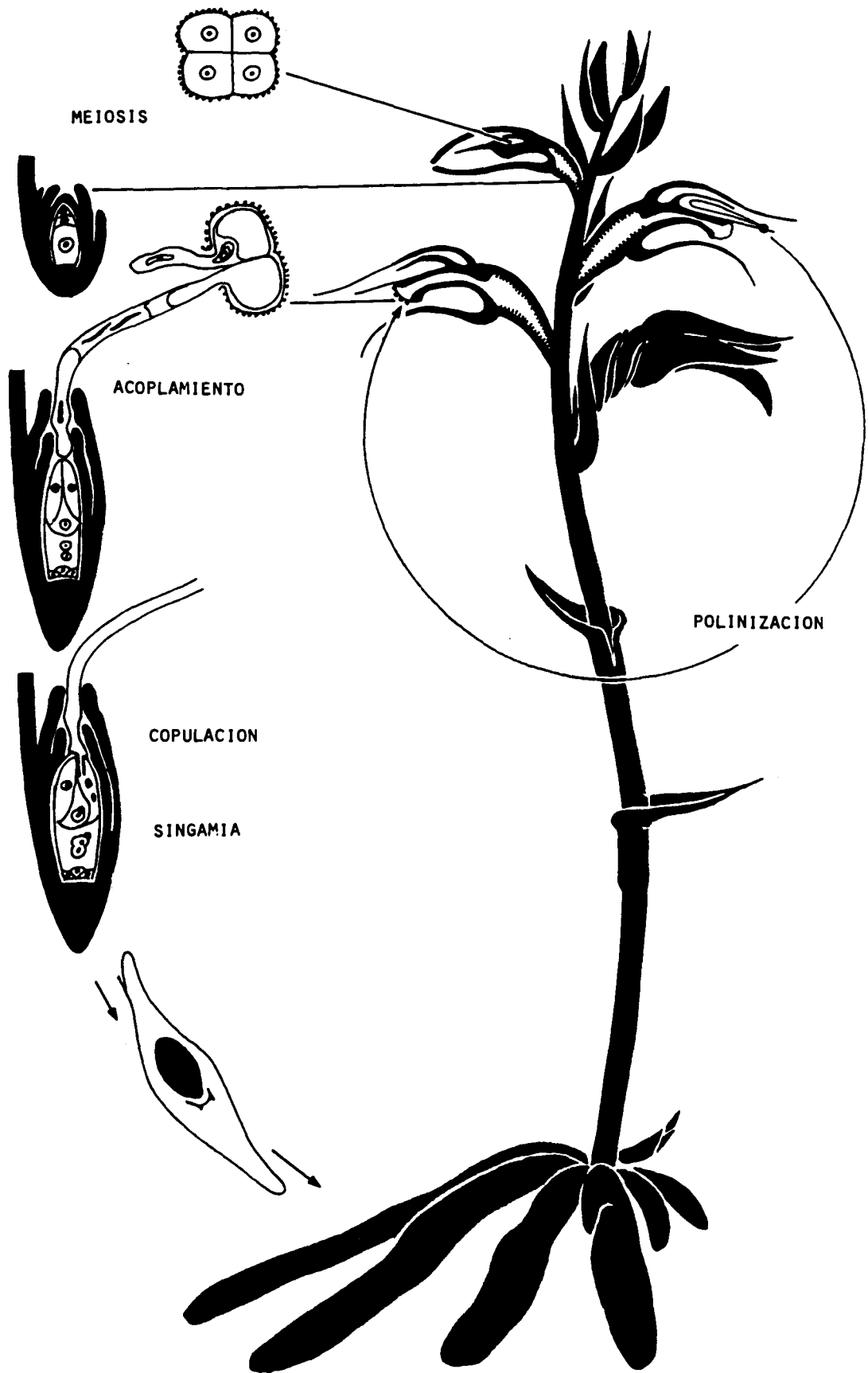


Fig. 3. Esquema diagramático del ciclo biológico en una especie de Orquídeas. Simbología negro pleno diplofase, esporofito; diseño de líneas haplofase gametófitos masculino y femenino (Cocucci, 1981).

Esto resulta todavía más significativo si tenemos en cuenta que el megatipo nuclear se considera derivado del celular de tal manera parece claro que cualquier tipo celular, en forma independiente, podría originar tipos nucleares. La clave para establecer esta relación la hallaremos en la determinación del eje del huso de la primera cariocinesis de un megatipo nuclear.

INTERACCION ESPOROFITO-GAMETOFITO EN EL TIEMPO

El ciclo biológico de las Angiospermas es uno de los más complejos de los seres vivos por cuanto involucra la existencia de 3 generaciones a saber: una generación sexuada que produce gametos (gametofito), una asexual que forma esporas (esporofito) y una generación auxiliar que no forma estructuras reproductivas propias (xenofito).

Los gametofitos o sea los individuos sexuados, son plantas microscópicas, parásitas sobre los esporofitos de su misma especie (Fig. 3). Los esporofitos, o sea los individuos asexuados, son plantas de vida independiente, macroscópicos y de estructura muy compleja según se advierte por los variados tejidos especializados que las integran. Sus órganos de reproducción son esporangios agrupados en estructuras de orden superior que son las flores (Fig. 3). Los micro- y mega-sporangios que integran las flores formarán, meiosis de por medio, micro- y mega-sporas. Dichas esporas representan las células reproductivas terminales del esporofito y las iniciales del gametofito. Los microsporos formarán los gametofitos masculinos que completarán su desarrollo en el estigma y el estilo después de efectuada la polinización. Las megásporas, que nunca abandonan el esporangio originario, formarán los gametofitos femeninos. Estas peculiaridades determinan interacciones esporofito-gametofito que se correlacionan en el tiempo según las estrategias reproductivas propias de cada especie. A este respecto presentaré 2 casos muy diferentes a fin de destacar la relevancia de este tipo de información que es imprescindible para tener una idea integral del sistema reproductivo de una especie.

El caso de *Epidendrum scutella* LINDL. (Cuccini & Jensen 1971: 25-39) ilustrado en la Fig. 4, muestra los fenómenos que se observan en la flor antes, durante y después de la polinización (parte superior); todo lo cual se corresponde con el origen de los gametofitos y la fecundación (parte inferior), en el marco de la escala temporal (línea horizontal del centro), cuyas divisiones corresponden a semanas y meses.

Durante el primer mes la flor se halla en estado de pimpollo con su labelo (área grisada) en posición adaxial; a lo largo de este período tiene lugar la maduración de los microsporangios, la meiosis y la formación de las microsporas. Durante la

primera semana del segundo mes la flor ha sufrido una torsión de 180° a nivel de su pedicelo con lo cual la posición del labelo pasa a ser abaxial; esto se corresponde con la división de las microsporas resultando en la formación de la célula vegetativa y la generativa del gametofito masculino. A todo esto la zona placentaria, donde deberían diferenciarse los megasporangios, permanece indiferenciada.

Durante la segunda semana del segundo mes se produce la antesis, la polinización y el desarrollo de los tubos polínicos. Estos últimos crecen a lo largo del estilo, penetran en el ovario y hacen contacto con las placentas todavía indiferenciadas; allí tiene lugar la división de las células generativas que formarán los gametos masculinos concluyendo así la diferenciación de los gametofitos masculinos. Todos estos fenómenos se hallan acompañados por cambios en la morfología externa manifiestos por una flexión del pedicelo que coloca al ovario, antes en posición erguida, en posición péndula; las piezas periánticas se cierran, luego se marchitan y finalmente mueren.

Los tubos polínicos, en contacto con la zona placentaria indiferenciada, producen su activación desencadenando el desarrollo de los megasporangios y la diferenciación de las arqueosporas cuya meiosis concluye con la formación y diferenciación de las megásporas. El proceso continúa con el desarrollo y concluye con la diferenciación del gametofito femenino, después de 9 semanas desde su iniciación. Durante todo este tiempo los gametofitos masculinos completamente maduros han esperado a la formación y maduración de los femeninos.

En unas pocas semanas más, después de ocurrida la fecundación, habrán completado su desarrollo los embriones y las semillas alcanzarán su madurez.

Una de las peculiaridades más llamativas en el comportamiento de esta especie la constituye el hecho de que los gametofitos femeninos no se desarrollarán si la flor no ha sido polinizada y su ovario no está invadido por gametofitos masculinos. De esta forma se garantizará la fecundación de los miles de gametofitos femeninos que se formarán. Queda así manifiesto el por qué los granos de polen de las Orquídeas se hallan asociados en polinias, esto es trasladar a un tiempo, en forma masiva, gran cantidad de polen al estigma a fin de asegurar que todos los gametofitos femeninos formados simultáneamente encuentren a los de su sexo opuesto en el estado adecuado de maduración.

El segundo caso corresponde a *Struthanthus vulgaris* MART. (Venturelli 1981: 73-100) presenta características muy distintas. La Fig. 5 se ha construido siguiendo la misma idea que en el caso anterior; sin embargo hay algunas diferencias debidas a que en esta especie las flores son imperfectas, lo que ha obligado a representar separadamente las pistiladas de las estaminadas.

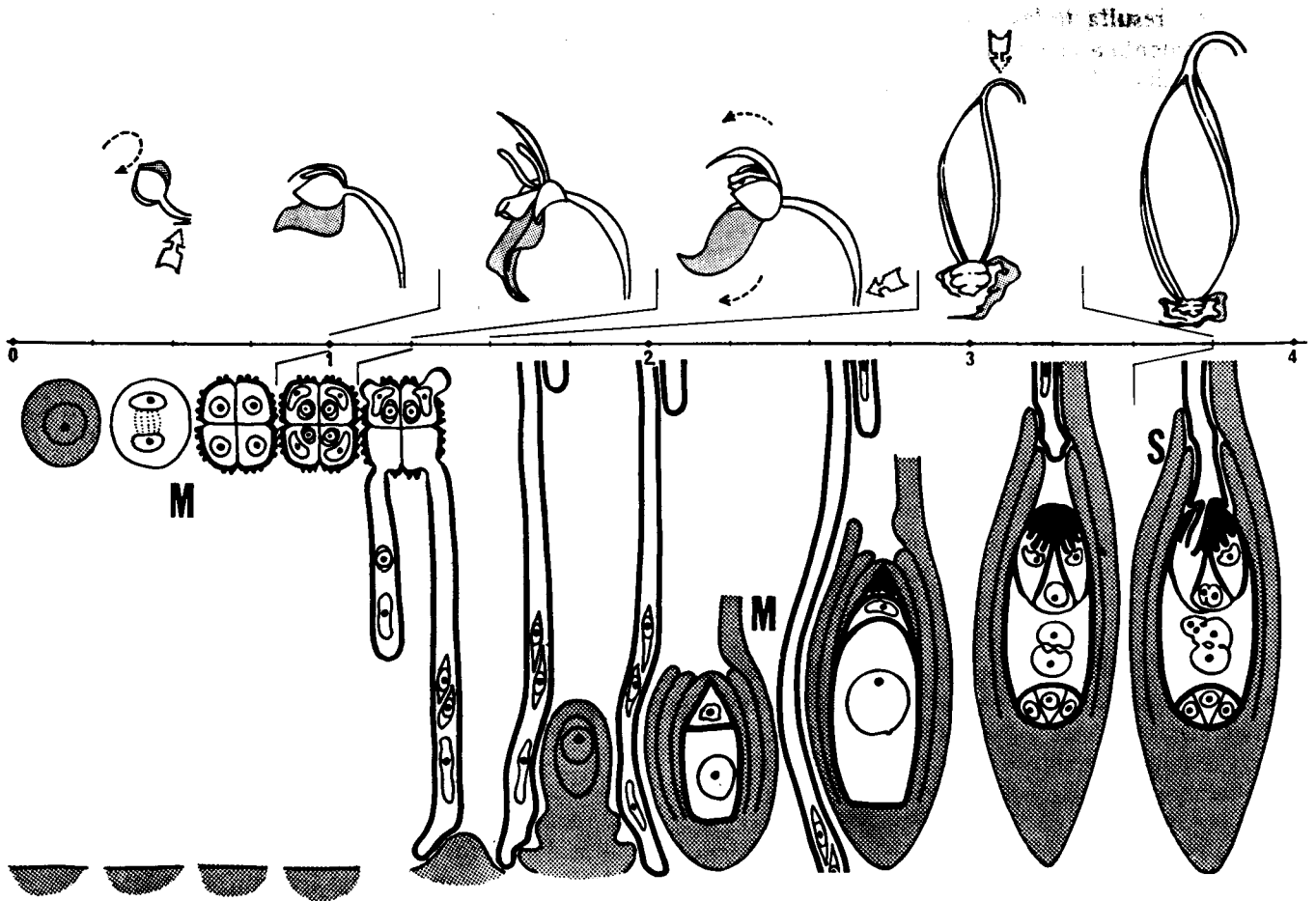


Fig. 4. Interacción gametófito-esporofito en *Epidendrum scutella* en relación con el tiempo. Arriba, cambios operados en la flor. Abajo, desarrollo de los gametófitos y fertilización. Dentro escala del tiempo en semanas y meses (Cocucci, 1971).

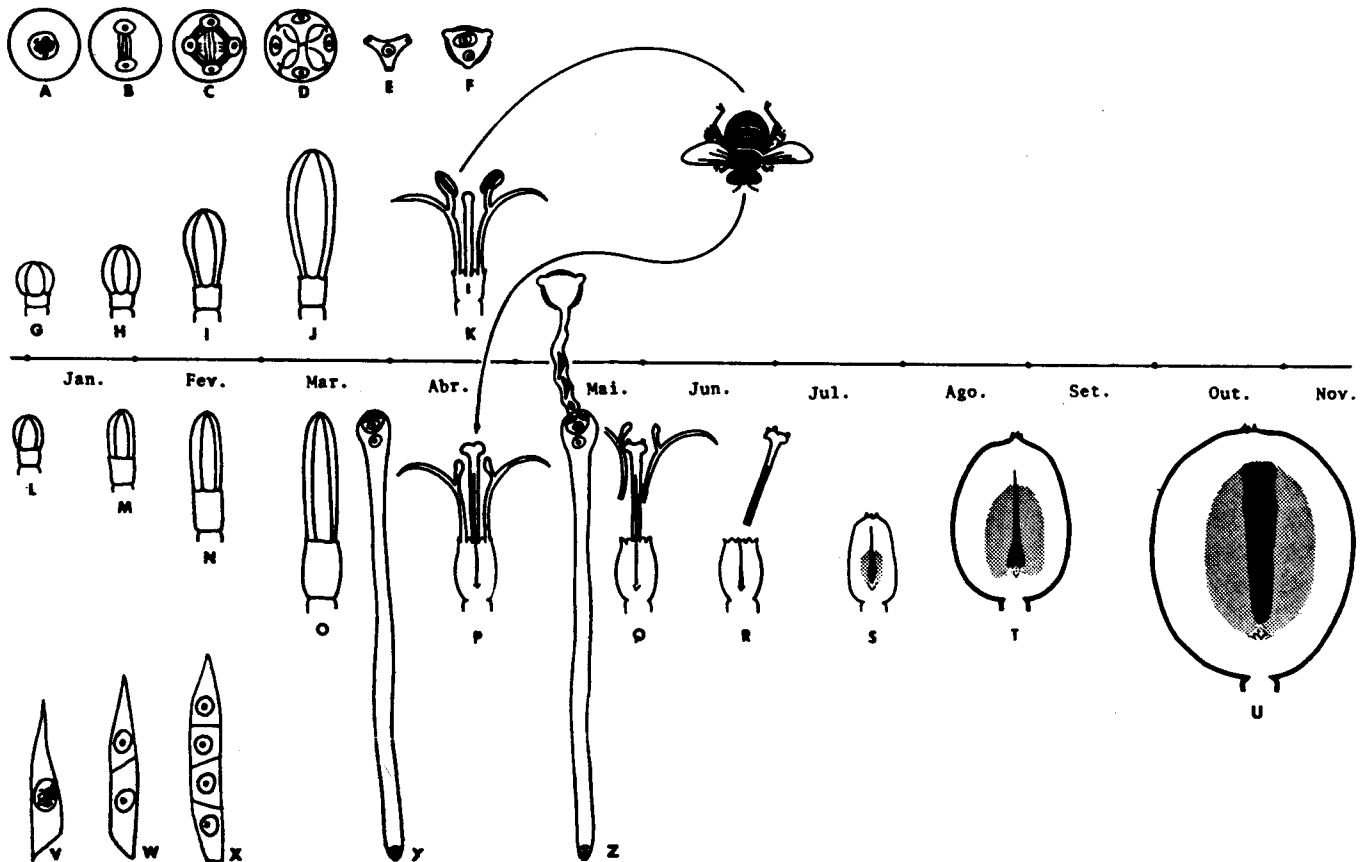


Fig. 5. Interacción gametófito-esporofito en *Struthanthus vulgaris* en relación con el tiempo. Arriba y abajo desarrollo de las generaciones gametofíticas masculinas y femeninas, respectivamente. En el centro, escala del tiempo en meses; por encima y por abajo de ella flores estaminadas y pistiladas, respectivamente. (Venturelli, 1981).

Los procesos de esporogénesis tienen lugar en estado de pimpollo tanto para las flores pistiladas como para las estaminadas y abarca algo más de 2 meses. Al finalizar el tercer mes el gametófito masculino se halla en estado bicelular contenido en el grano de polen, mientras que el gametófito femenino ha alcanzado su desarrollo completo. Este último tiene peculiaridades muy especiales comparado con el de otras Angiospermas; en efecto, el gametófito femenino crece consumiéndose los tejidos vecinos dirigiéndose hacia el estilo que penetra hasta los 2/3 de su longitud. En este momento se producen la antesis y la polinización mediante insectos.

La germinación de los granos de polen en el estigma y el desarrollo del tubo en los tejidos estigmáticos y estilar genera una señal que actúa sobre el esporófito produciendo la abscisión de la corola junto con el androceo soldado a ella. A poco de formado el tubo polínico ocurre la división de la célula generativa y la diferenciación de los gametos masculinos. Luego de un corto recorrido el tubo alcanza al aparato oosférico y tiene lugar la doble fecundación.

El núcleo endospermogénico desciende hasta la base del ovario seguido de cerca por el proembrión cuyo suspensor experimenta una gran elongación de sus células. Cuando la parte basal del proembrión, que contiene el grupo de células que darán origen al embrión propiamente dicho, alcanza la cavidad ovárica, una nueva señal es generada con la consecuencia de producir la abscisión del estilo en la zona de unión con el ovario. Esta etapa abarcará un mes aproximadamente. De aquí que en 5 meses más se habrán desarrollado completamente el embrión y el endosperma alcanzando al mismo tiempo la maduración del fruto.

Algunos hechos sobresalientes propios de esta especie, lo constituyen su agresivo gametófito femenino que, puede decirse, va al encuentro del masculino, el que por su parte forma un tubo muy corto, alrededor de 1/3 de longitud respecto del femenino. En cuanto a la interacción gametófito-esporofito se destacan las señales de abscisión de la corola primero y del estilo después.

DESPLAZAMIENTO DE LOS NÚCLEOS DURANTE LA GAMETOGENESIS Y DESPUES DE LA FECUNDACION EN *STRUTHANTHUS*

El gametófito femenino de muchas Lorantáceas es muy largo y angosto. Por ello, sus núcleos —tanto en las fases cenocítica y celular como después de la fertilización— deben realizar recorridos relativamente extensos (Cocucci y Venturelli, 1984).

El desplazamiento de los núcleos se inicia en el estado 2-nucleado, durante la fase cenocítica (que comprende los estados de 2 a 8 núcleos) y ocurre

mediante la formación de un vacúolo que aumenta progresivamente de tamaño. Concomitantemente, se lleva a cabo un proceso de digestión de los tejidos esporofíticos que alojan al joven gametófito, proceso que se localiza en los 2 extremos del saco; es precisamente allí, donde se concentra la mayor parte de los orgánulos citoplásmicos del cenocito (Fig. 6). Sin embargo los desplazamientos de los núcleos polares, secundario y endospermogénico se efectúan por métodos completamente diferentes; esto es mediante la acción de microtúbulos que actúan desde centros organizadores asociados a esos núcleos. De esta manera, se produce el ascenso del núcleo polar inferior hasta que hace contacto y luego se fusiona con el núcleo polar superior dando origen al núcleo secundario. Este sistema de microtúbulos continúa actuando sobre el núcleo secundario hasta llevarlo contra la oosfera, sobre la cual presiona adaptándose a su contorno. Después de ocurrida la fecundación, el núcleo endospermogénico resultante inicia su descenso debido al acortamiento del haz de microtúbulos (Fig. 6) por desorganización de sus componentes en el mismo centro donde antes se organizaron.

No se sabe hasta ahora cuán generalizado está, dentro de las Angiospermas, este fenómeno, pero sí podemos decir que es un asunto al que habrá de prestarse mucha atención en el futuro.

EVOLUCION DE LOS OVULOS Y EL GINECEO EN *LORANTHACEAE*

Para comprender mejor las tendencias evolutivas del gineceo en la familia es imprescindible recordar la organización general de la estructura del gineceo en una especie poco modificada. Tomaremos como un representante al género *Tripodanthus* (Fig. 7) en el cual el gineceo posee 3 lóculos con un óvulo atégmico cada uno. Los lóculos se hallan conectados entre sí mediante un cómpito abierto, aunque de espacio virtual. La superficie del cómpito delimita un área cónica, por encima de las 3 zonas placentarias, que ha sido bautizado con el nombre de mamelón. Las zonas grisadas de la Fig. 7 representan a un tejido amilífero que servirá de tejido transmisor ya sea tanto para los gametófitos femeninos como para los tubos polínicos.

En el curso de la evolución, el gineceo ha sufrido profundas modificaciones, debidas principalmente al desplazamiento de los ejes nucleares según un patrón que corresponde a los radiovectores de una parábola cuyo foco se halla cerca del ápice del mamelón.

Dos líneas evolutivas quedan así determinadas según los ejes nucleares correspondan a los diferentes valores angulares de los radiovectores de la parábola (Fig. 8).

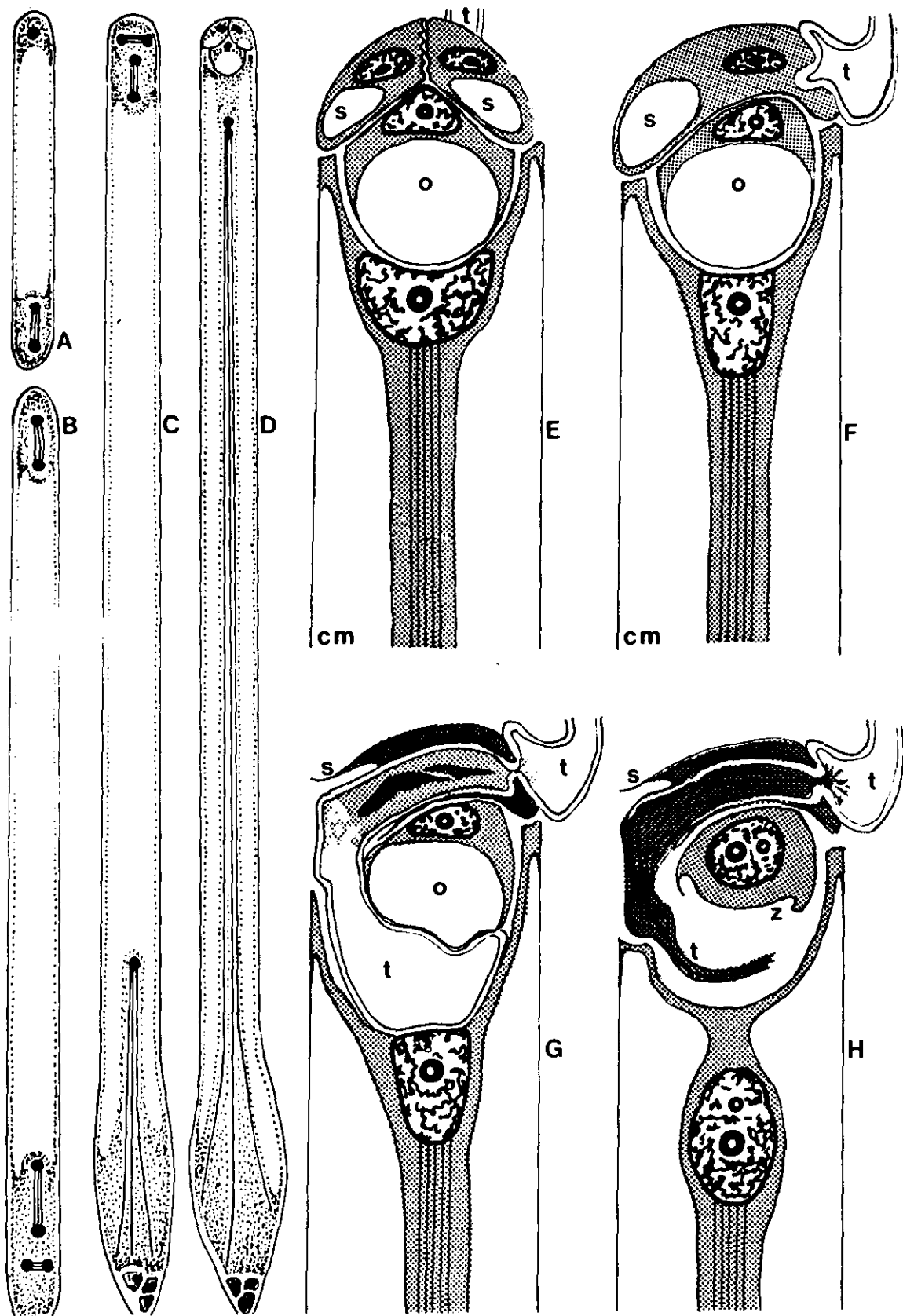


Fig. 6. Movimiento de los núcleos durante el desarrollo del gametófito femenino y la fertilización en *Struthanthus*. A-D: desarrollo esquemático del megagametófito; A: estado trinucleado, separación de los núcleos por acción del vacúolo central; B: estado telofásico hexanucleado, nótese los núcleos separados por los husos secundarios; C: estado octonucleado, el cuarteto superior en telofase, el cuarteto inferior con las 3 antípodas y el número polar elevándose por acción de los microtúbulos; D: megagametófito completamente diferenciado; pueden verse la unión de los núcleos polares y la columna de microtúbulos asociada al núcleo polar inferior; E-H: polo superior del megagametófito en estadios progresivos durante la fertilización; E: vista frontal del aparato oosférico, el tubo polínico ha hecho contacto con la parte posterior de la sinérgida derecha, obsérvense el vacúolo inferior de la oosfera y el núcleo secundario asociado a los microtúbulos; F: vista lateral del mismo estadio, adviértase el tubo polínico insinuándose dentro de la sinérgida; G: vista lateral de un aparato oosférico con la sinérgida atravesada por el tubo polínico cuya punta se halla entre la oosfera y la célula media; nótese los espermios en la porción del tubo dentro de la sinérgida; H: vista lateral de un aparato oosférico fertilizado, en el cual se ven el cigoto con los núcleos en fusión y la falta de vacúolo, la sinérgida atravesada con el tubo después de la descarga de los espermios y el núcleo endospermogénico en descenso. Abreviaturas: cm: célula media; ce: célula endospermogénica; o: oosfera; s: sinérgida; t: tubo polínico; z: cigoto. (Cocucci & Venturelli, 1984).

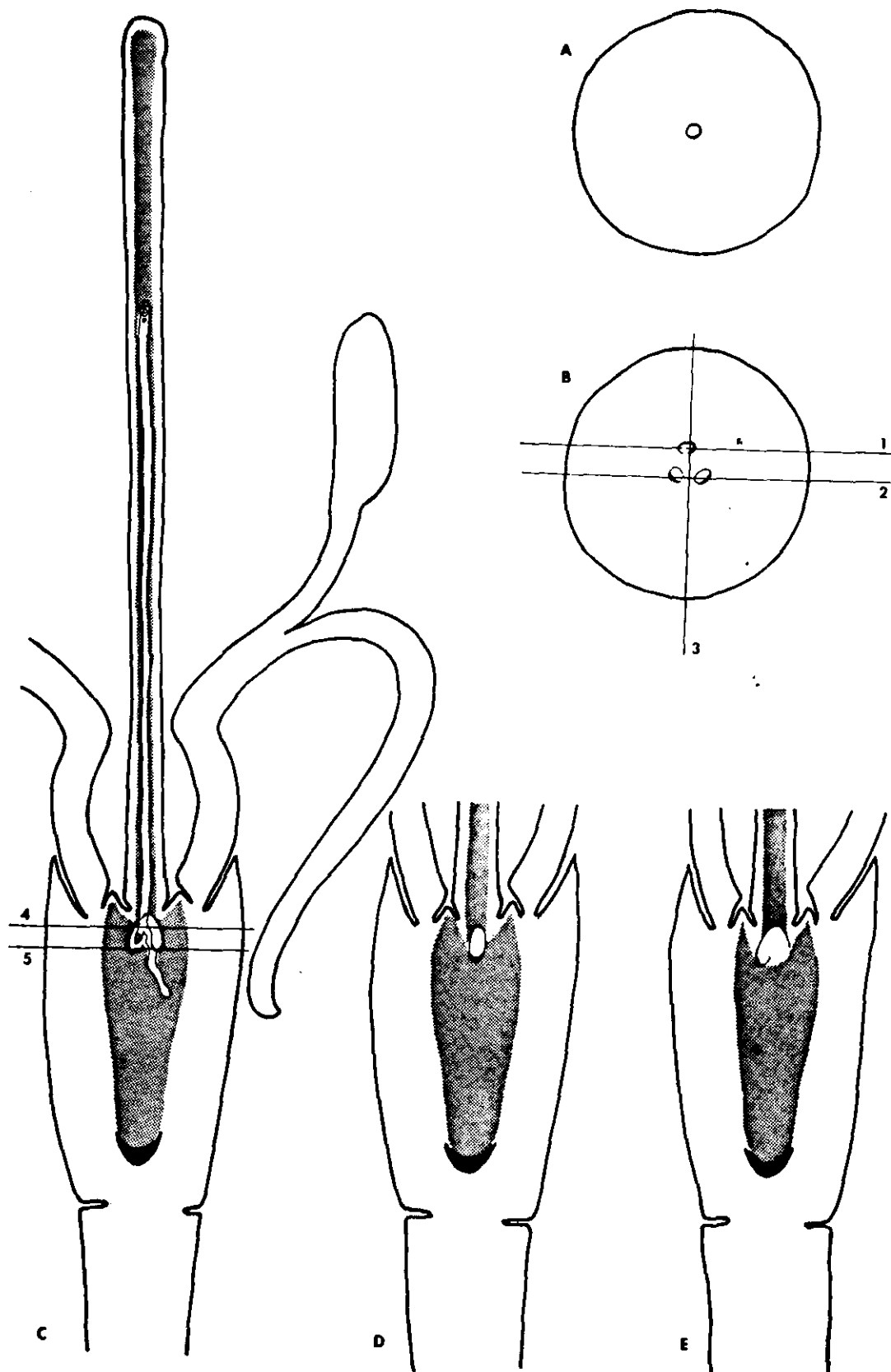


Fig. 7. Esquemas diagramáticos mostrando la organización de una flor perfecta de *Tripodanthus*. A, cortes transversales a través de los planos 4 y 5 de C; C, D, E, secciones longitudinales a través de los planos 2, 1 y 3 de B. Tejido amilífero en grisado (Cocucci y Venturelli, 1982).

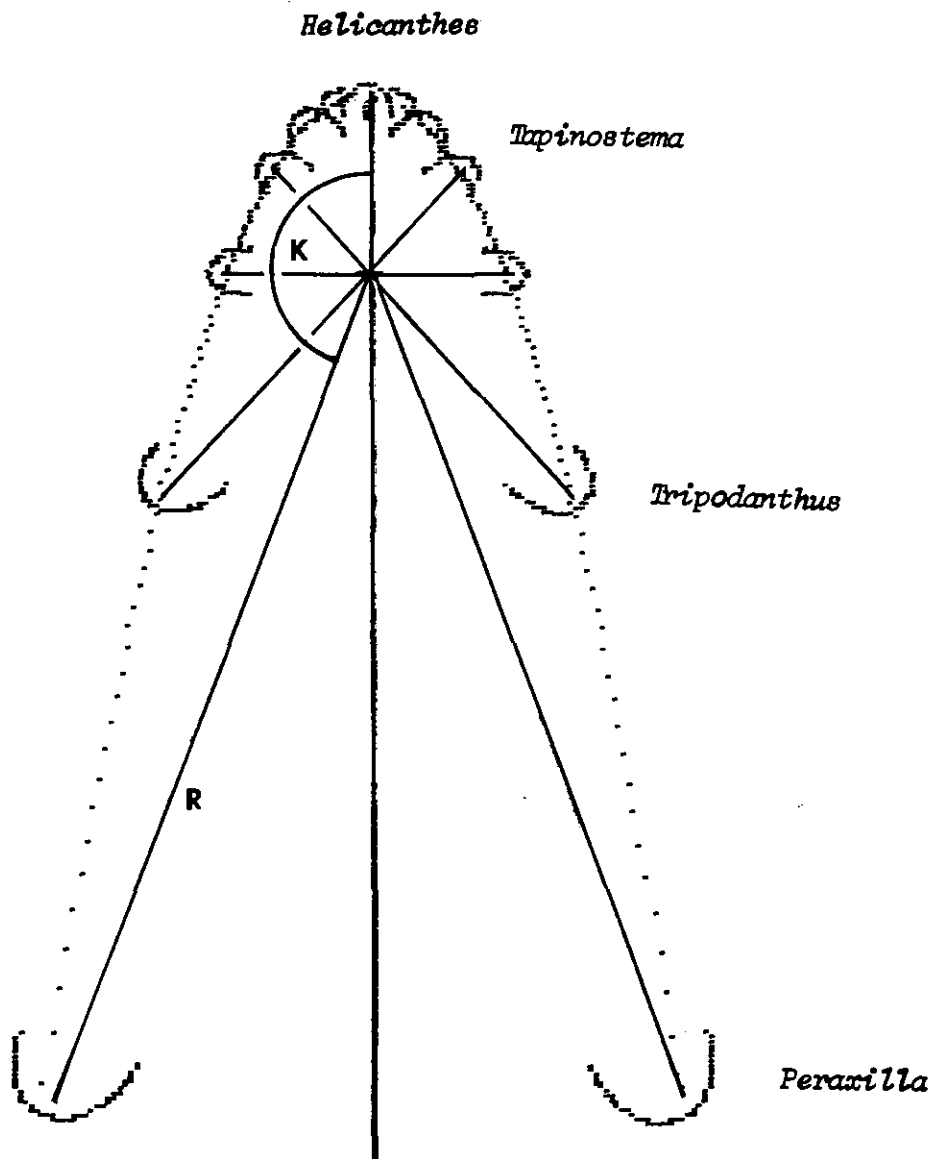


Fig. 8. Diagrama generado mediante un programa de computadora especialmente preparado, donde la estructura del gineceo de las Lorantáceas se ha asimilado al patrón de una parábola cuyos radiovectores (R) corresponden a los ejes nucleares de los óvulos. Los distintos valores angulares K de R representados corresponden a diferentes géneros o situaciones teóricas.

La primera línea ha causado (Fig. 9), en su posición extrema la fusión de los óvulos en un cuerpo común (óvulo colectivo) y la desaparición del mamelón, según podemos apreciar en la serie *Tapinostema*, *Helicanthes*, *Amyema* y *Moquiniella* (Cocucci & Venturelli, 1982).

La segunda línea representada por el progresivo aumento de los valores angulares (Fig. 9), ha resultado en el desarrollo y especialización del mamelón según puede verse en secuencia que corresponde a los géneros *Nuytsia*, *Peraxilla*, *Lepeostegeres* y *Lyciana*.

Mediante este ejemplo queda claro que el estudio de la arquitectura funcional de óvulos y carpe-

los puede contribuir a una mejor comprensión de la filogenia de una familia. Trátase, como es fácil advertir, de una filogenia putativa, que constituye un buen punto de partida para correlacionar con evidencias fósiles, si las hubiere, sólo así se podrá esclarecer efectivamente cuál ha sido la marcha de la evolución; en su defecto sólo contaremos con aquella filogenia putativa.

DIFERENCIACION DE GAMETOS

En las últimas dos décadas se han producido varias novedades sobre la estructura de las células gaméticas y se han dado a conocer detalles sobre la forma en que se produce la unión de los espermios

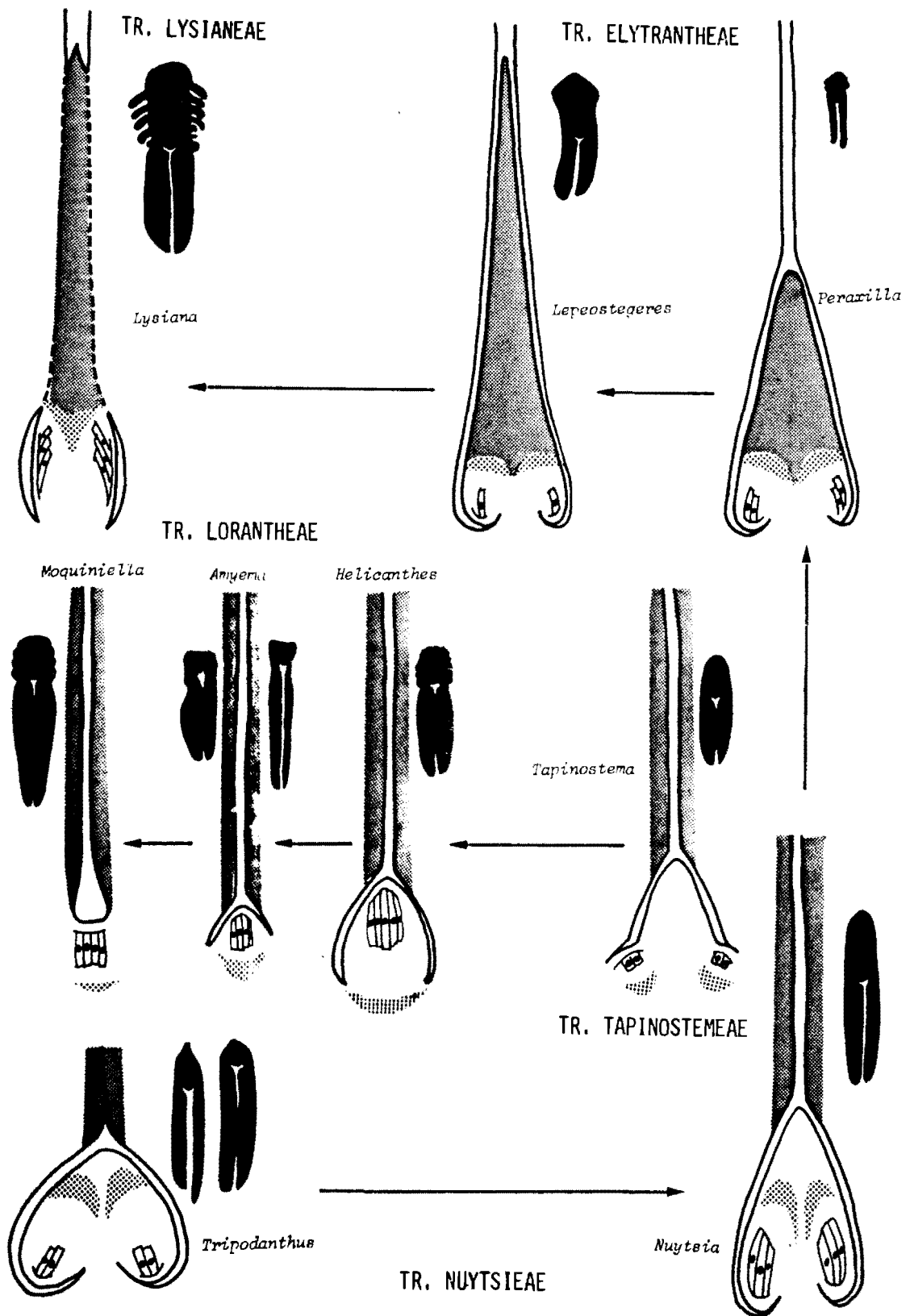


Fig. 9. Cuadro evolutivo de las Lorantáceas basado en la organización del gineceo (Cocucci & Venturelli, 1982).

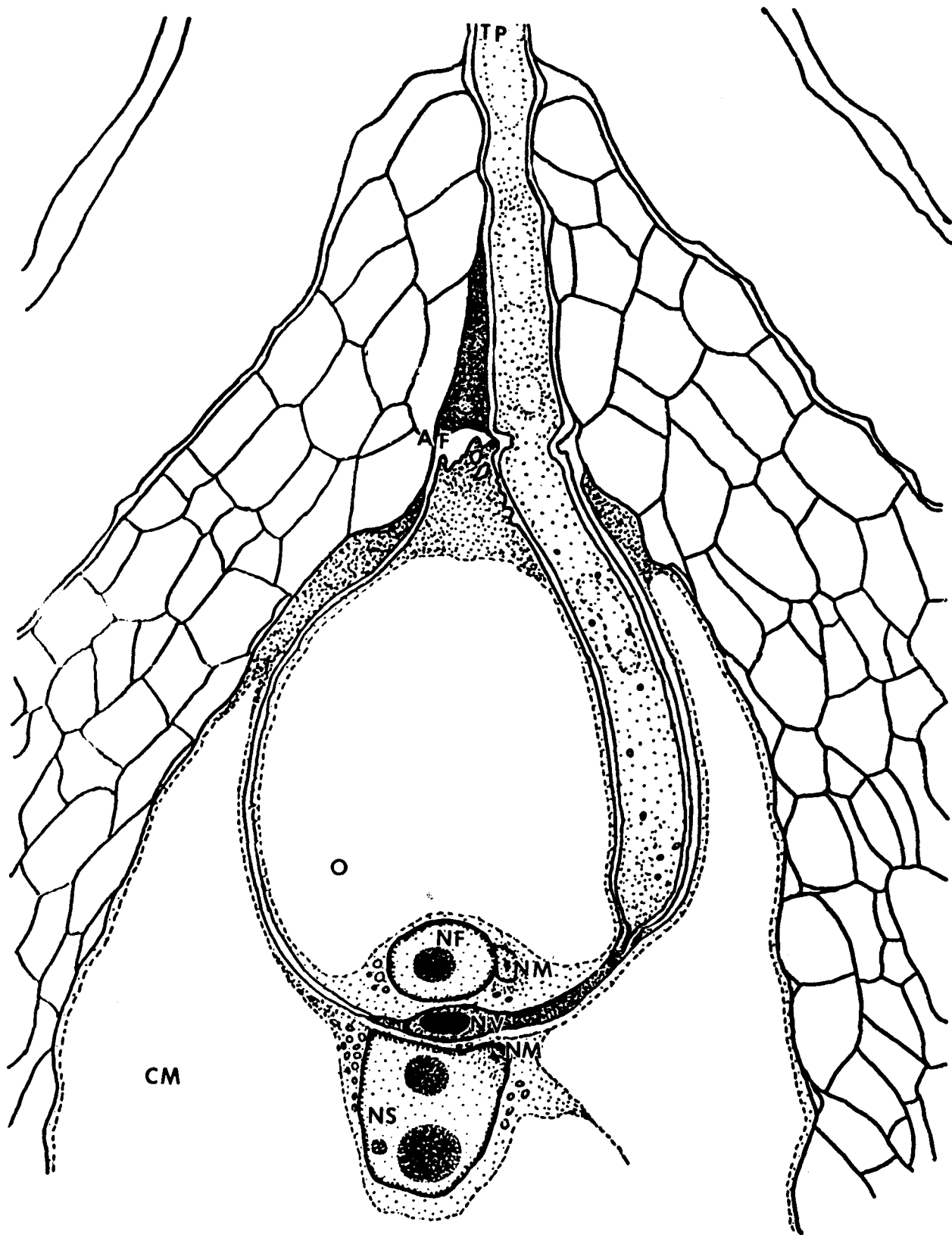


Fig. 10. Fertilización en *Plumbago* (Russell, 1982-1983). AF, aparato filar; CM, célula media; NF, núcleo femenino; NM, núcleo masculino; O, oosfera; TP, tubo polínico; NS, núcleo secundario.

con la oosfera y la célula media. Todo ello ha puestó en evidencia que lo que hace unos 20 años atrás se consideraba un proceso de características universales para todas las Angiospermas, se presenta, ahora, como un fenómeno con numerosas facetas particulares. Por su relevancia no cabe duda que estos aspectos llegarán a erigirse en un elemento decisivo en el ámbito de la filogenia de Angiospermas.

Se han elegido 2 casos particulares representados por especies de géneros pertenecientes a familias muy diferentes. Cada una de ellas tiene peculiaridades muy significativas, ora en la estructura de los gametos, ora en la de los gametófitos; todo lo cual tiene sus consecuencias en la manera en que se desarrolla la fecundación. Las especies elegidas pertenecen a los géneros *Plumbago* (*Plumbaginaceae*) y *Epidendrum* (*Orchidaceae*).

El caso de Plumbago (Cass 1972; Russell 1982, 1983)

Las especies de *Plumbago* se caracterizan porque sus gametófitos femeninos poseen aparatos oosféricos carentes de sinérgidas, formados únicamente por la célula gamética femenina, embutida en el seno del citoplasma de la célula media. Este gameto femenino posee un gran vacúolo central que polariza 2 cúmulos de estroma citoplasmático; uno en el extremo micropilar donde se diferencia un pequeño aparato filar, y otro en el extremo calazal donde se halla el núcleo gamético. Conviene destacar que el aparato filar, especialización de la pared celular relacionado con la entrada del tubo polínico, usualmente se halla en las sinérgidas, que en este caso particular no existen (Fig. 10).

Cuando el tubo polínico, vía micrópilo, llega al aparato filar, se forma el tubo copulador que le atraviesa; luego crece escurriéndose entre el plasmalema de la oosfera y la célula media. En este punto se efectúa la descarga del tubo polínico, compuesta por el núcleo del tubo acompañado de una reducidísima cantidad de citoplasma, más los 2 gametos masculinos.

Los gametos masculinos son pequeñas células de citoplasma reducido carentes de vacuoma, con orgánulos rudimentarios en forma de proplástidos y promitocondrios; sus núcleos poseen escasa carolina, su cromatina se halla en gran parte condensada y su nucléolo está diferenciado; por lo demás, no poseen ninguna particularidad especial.

Los gametos masculinos una vez descargados, se ubican enfrentando el núcleo de la oosfera y el núcleo secundario, sus plasmalemas hacen contacto con los de la oosfera y la célula media, y de inmediato ocurren fusiones de membranas entre un gameto masculino y otro femenino (Fig. 11). Este proceso iniciado en distintos puntos esparcidos

aquí y allá sobre la superficie de contacto, progresa y se generaliza; quedan entonces integrados los citoplasmas, y el núcleo masculino se incorpora al gameto femenino. Más tarde ocurre la fusión de los núcleos (Fig. 11).

El caso de Epidendrum scutella (Cocucci & Jensen 1969, 1971; Cocucci, 1981).

En este ejemplo este mismo fenómeno presenta características muy diferentes. En primer lugar, en cuanto a la estructura del gametófito femenino (Fig. 12); es necesario destacar que el aparato oosférico comprende la oósfera y 2 células sinérgidas que son portadoras del aparato filar. La oósfera es una célula con abundante citoplasma, rico en orgánulos pero con un vacuoma reducido, representado por numerosos vacúolos pequeños de ubicación perinuclear.

Los gametos masculinos son muy distintos del caso anterior por cuanto son células mucho más simplificadas y especializadas. Su proceso de diferenciación es muy complejo y se inicia al estado de célula generativa. En efecto, cuando esta célula está ubicada en el tubo polínico adquiere una forma alargada debido al desarrollo de un cinturón de microtúbulos en torno a su núcleo. La abundancia de plamodesmos que la conectan con el sistema del retículo endoplasmático rugoso de la célula vegetativa, indican claramente activa síntesis proteica en el citoplasma de la célula vegetativa; este material es transferido a las cisternas del retículo endoplasmático de la célula generativa.

El citoplasma de la célula generativa está desprovisto de orgánulos de doble membrana y sólo posee dictiosomas, RE, ribosomas y polirribosomas. Ocurrida la división, las células gaméticas recién formadas poseen un citoplasma vesiculoso, falta de microtúbulos y escaso RE liso; su núcleo carece de nucléolo, su material cromático se halla en vías de una condensación mayor y aparecen microfilamentos intranucleares (Fig. 13); todo esto se halla acompañado en la formación de una gran abertura en la carioteca.

Los gametos masculinos completamente maduros poseen un citoplasma semejante al descrito, pero su núcleo ha perdido mucha cariolina aumentando, en consecuencia, la condensación del material cromático. Juntamente, aumentan los microfilamentos intranucleares.

Todo hace pensar que estos gametos serían capaces de moverse por sí mismos, quizás por acción de los microfilamentos intranucleares. Esta propiedad es fundamental para su aproximación a los gametos femeninos. En este caso particular, la descarga del tubo polínico —que tiene lugar en el seno de una de las sinérgidas— es enorme. Este material compuesto por el citoplasma del tubo polínico y su

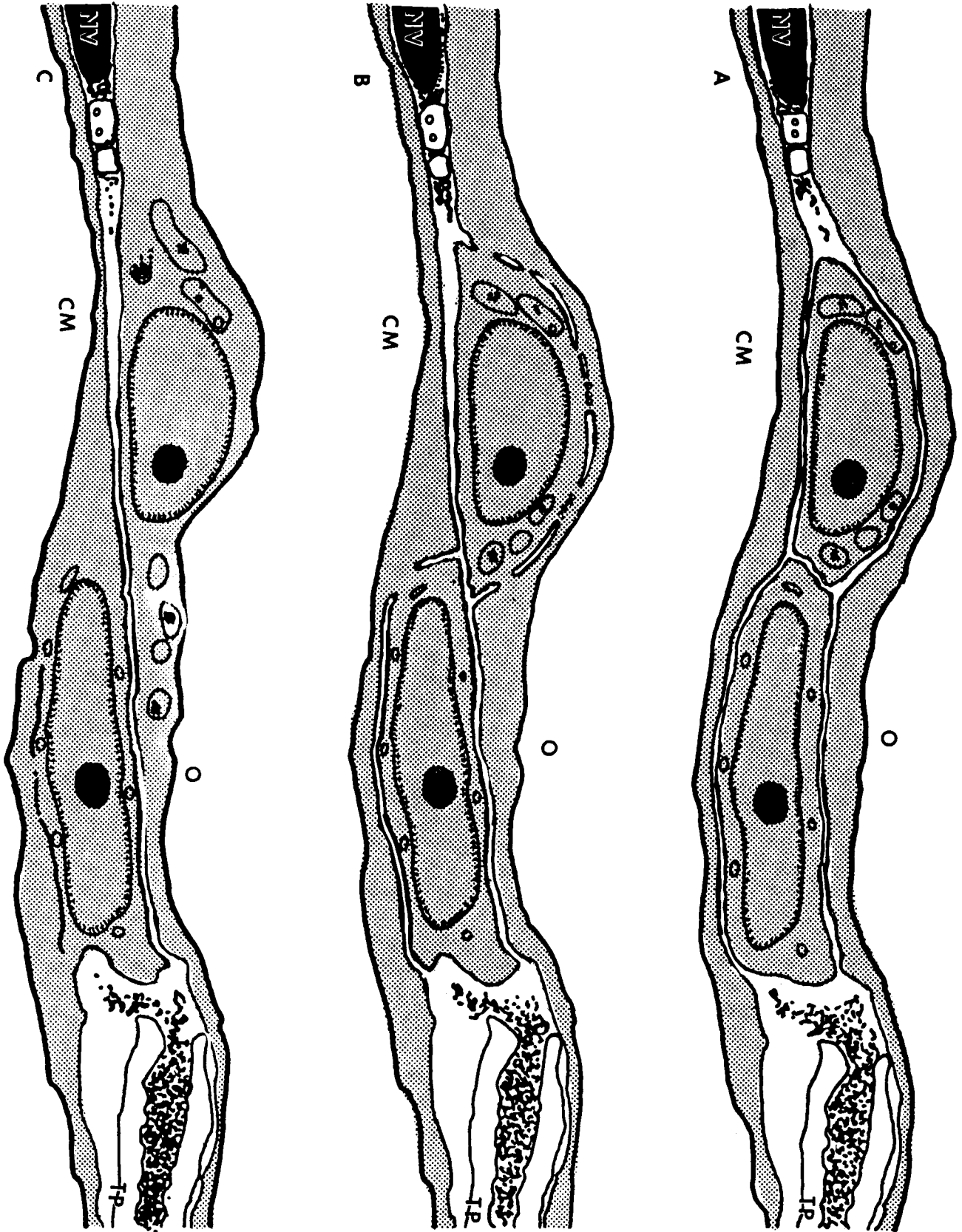


Fig. 11. Detalle de la Fig. 10, fusión de los gametos masculinos con los femeninos en *Plumbago* (Russell, 1982). A-C: estados progresivos mostrando fusión de membranas entre gametos masculinos y femeninos. NV, núcleo vegetativo; O, oosfera; TP, tubo polínico; CM, célula media.

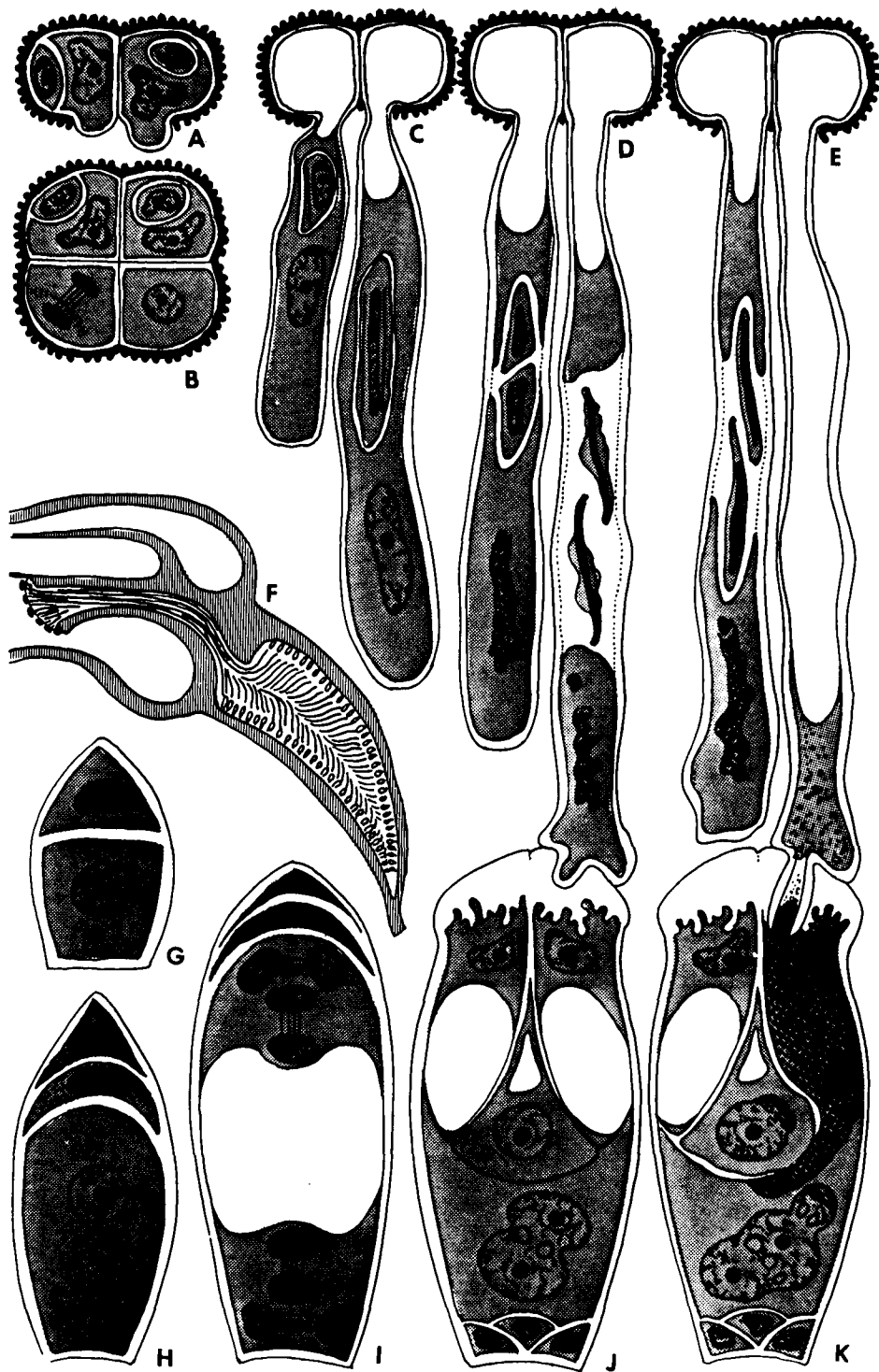


Fig. 12. Esquema diagramático del proceso sexual en Orquídeas. A-E, ontogenia del gametófito masculino; F, corte longitudinal por una flor del tipo de *Stenorrhynchos* donde se aprecia el recorrido de los tubos polínicos; G-H, formación de megásporas; I-K, ontogenia del gametófito femenino. -A, tétrade, en vista lateral, mostrando el estadio bicelular del gametófito masculino: la parte izquierda muestra la célula generativa (más pequeña) de posición parietal; a la derecha se representa un estado más avanzado en el cual la célula generativa o gametogénica se halla totalmente rodeada por el citoplasma de la célula vegetativa o sifonogénica. B, tétrade en vista frontal, en la cual se muestran los estados progresivos del gametófito masculino hasta alcanzar el estado bicelular, partiendo del estado del microsporo en la parte inferior derecha y prosiguiendo en sentido horario. C, tétrade, en vista lateral, mostrando, de izquierda a derecha, estados progresivos de la formación del tubo polínico, así como los cambios operados en la célula gametogénica en el proceso de alargamiento (Nótense los microtúbulos en forma de líneas verticales a los lados de los núcleos). D, semejante al caso anterior, pero en el momento de división de la célula gametogénica (izquierda) y diferenciación de los espermios (derecha); nótese la extrusión del nucléolo de la célula sifonogénica y la división del citoplasma de la misma, quedando una porción inferior nucleada y otra superior sin núcleo pero con un gran vacúolo. E, semejante al caso anterior, a la derecha, el tubo ha realizado la descarga en una de las sinérgidas del gametófito femenino. G, díade en el proceso de megasporogénesis. H, tétrade con megáspora funcional en la parte inferior. I, estado cenocítico. J, nucleado del gametófito femenino. K, gametófito femenino maduro y fecundado; en la parte superior, izquierda, sinérgida intacta exhibiendo un conspicuo aparato filar, en el centro zigoto; a la derecha, sinérgida penetrada con la descarga del tubo polínico y los 2 cuerpos X (en pleno negro); hacia abajo, célula media con los 2 núcleos polares y un núcleo gamético masculino en proceso de fusión; más abajo, 3 antípodas, (Cocucci, 1981).

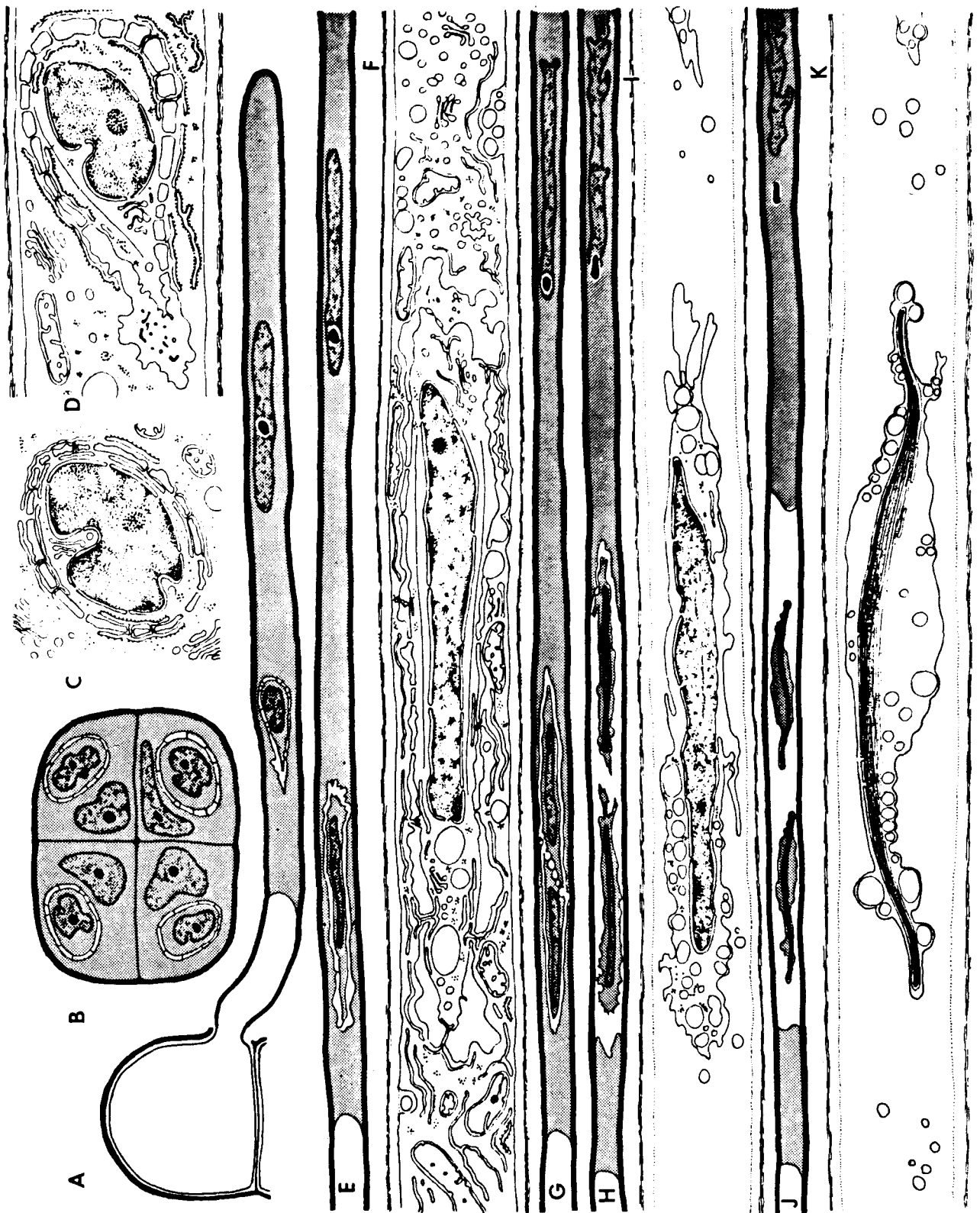


Fig. 13. Gametogénesis masculina en *Epidendrum scutella*. A. Grano de polen en estado germinado celular (cel. generativa y cel. vegetativa); B. Tétrade polínica con sus 4 granos de polen conteniendo gametófitos masculinos en estado 2 celular; C. Detalles ultraestructurales de una célula generativa de B, nótese la abundancia de plasmodesmos y el retículo endoplásmico rugoso del citoplasma de la célula vegetativa; D. Célula generativa en el tubo polínico (detalle de A), nótese la presencia de dictiosomas y polisomas además de la aparición de microtúbulos (arriba a la izquierda); E. Porción del tubo polínico mostrando la célula generativa (izquierda) y el núcleo vegetativo (derecha); F. Detalles ultraestructurales de la célula generativa poco antes de la mitosis, nótese el cinturón de microtúbulos en torno al núcleo, la presencia de dictiosomas y la abundancia de plasmodesmos; G y H. Estados progresivos durante citocinesis para la formación de 2 gametos masculinos, nótese la extrusión del nucléolo del núcleo vegetativo; I. Detalles ultraestructurales de una célula gamética masculina, nótese la aparición incipiente de microfilamentos intranucleares; J. Gametófito masculino maduro, centro izquierda gametos masculinos, derecha nucléolo y núcleo vegetativo; K. Detalles ultraestructurales de un gameto masculino maduro, nótese los abundantes microfilamentos intranucleares.

núcleo, junto con los propios de la sinérgida, contribuyen a distanciar los gametos femeninos de los masculinos (Fig. 12). Por esta razón, los gametos masculinos deberán desplazarse en un medio relativamente denso formado por la desorganización de los materiales celulares de la sinérgida y de la célula vegetativa.

Si comparamos los 2 casos descritos hallaremos profundas diferencias estructurales y funcionales; esto nos hace presumir que en el concierto de las Angiospermas, existirían casos diferentes a los presentados, puesto que muy pocas son las especies estudiadas desde este punto de vista. Sin embargo

la respuesta definitiva se obtendrá cuando mayor número de especies sean conocidas; recién entonces, podrán realizarse generalizaciones que apunten a la solución de problemas de índole filogenética.

Con lo expuesto he pretendido presentar a la Embriología de Angiospermas como un campo abierto a un gran futuro, susceptible de ser abordado con técnicas muy variadas que van desde la histología, pasan por la citología con microscopía fotónica y se extiende hacia la ultraestructura, con microscopía electrónica. Resulta oportuna, para concluir, esta sentencia latina "*Omnia mutantur nos est mutamur in illis*".

BIBLIOGRAFIA

- CAS, D. 1972. Occurrence and development of a filiform apparatus in the egg of *Plumbago capensis*. Amer. Journ. Bot. 59: 279-283.
- COCUCCI, A. E. 1981. Fertilización en Orquídeas. An. Acad. Nac. Cienc. Exact. Fis. y Nat. 33: 75-92.
- COCUCCI, A. E. & W. A. JENSEN 1969. Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutella* following fertilization. Amer. Jour. Bot. 56 (6): 629-640.
- COCUCCI, A. E. & M. VENTURELLI 1982. El óvulo y el gineceo en *Loranthaceae*. Bol. Soc. Argent. Bot. 21: 131-141.
- & ——— 1984. Sexualidad en especies con vacuoma oosférico de polaridad invertida (*Struthanthus*, *Loranthaceae*). Kurtziana 17: 9-24.
- DI FULVIO T. E. 1983. Los "tipos" de endosperma y de haustorios endospermicos, su clasificación. Kurtziana 16: 7-31.
- . 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de *Tubiflorae* y la endospermogénesis nuclear. An. Acad. Nac. Cienc. Exact. Fis. y Nat. 37: 111-120.
- RUSSELL, S. D. 1982. Fertilization in *Plumbago zeylanica*: entry and discharge of the pollen tube in the embryo sac. Can. Journ. Bot. 60 (11): 2219-2230.
- VENTURELLI, M. 1981. Embriología de *Struthanthus vulgaris* (*Loranthaceae* - *Loranthoideae*). Kurtziana 14: 73-100.

PHYTOCHEMICAL EVOLUTION

Por *Otto Richard Gottlieb*¹

PHYTOCHEMISTRY AND TERRESTRIAL PLANTS

The ultraviolet part of the solar radiation is capable of promoting not only the formation, but also the cleavage of chemical bonds. Hence the organic compounds of the prebiotic phase and the primordial organisms were viable only in aquatic medium, protected by the UV absorbing oxygen of H₂O, or in the internal cavities of hydrated clay, protected by the light excluding walls of the solid material, and the dry land remained sterile. Atmospheric oxygen led to the development of a stratospheric layer of ozone which, less than 1 billion years ago, had acquired sufficient thickness to shield the Earth from the major portion of the short-wave (< 300 nm) part of the solar spectrum. This was the time of separation into multicellular plants, fungi and animals, each of these kingdoms having developed a different defensive system against excess ultraviolet radiation. The permanent regeneration of burnt cells of the animal skin, for instance, does not operate in plants.

Chlorophytes constitute a major group of algae within which several evolutionary lines have led from unicellular forms to multicellular organisms. One of these lines encompasses the Charales which are considered ancestral to land plants (Melkonian 1982). However, the aqueous habitat confers protection against solar radiation to algae. Thus, about half a billion years ago, when invading humid environments of the land surface, possibly through primitive members of the bryophytes, the plant phylum must have solved the problem of the UV screen. Chemically Chlorophyta and Bryophyta have much in common. The photosynthetic systems of both divisions contain chlorophylls a and b, as well as carotenoids such as B-carotene and xanthophylls. Both store starch and possess cellulose

cell walls, characteristics which continue to prevail in all more recent plant groups. The possibility of a direct line from green algae to bryophytes, however, is not supported by steroid or triterpenoid data (Suire and Asakawa 1979). This would imply that the bryophytes should be more closely related to cormophytes from which they nevertheless differ by the presence of ent-sesquiterpenoids (Markham and Porter 1978). Such oligoterpenoids must have appeared independently, perhaps as allelochemicals, in both groups, which thus seem to have evolved in parallel.

The most conspicuous chemical difference between aquatic protocists and terrestrial plants refers to the exploitation of the shikimate pathway. In all forms of algae, this is limited to the production of phenylalanine and tyrosine, already incorporated in proteins since the primitive bacteria, and of derivatives of a few other pre-tyrosine molecules. Only with the bryophytes a post-tyrosine chemistry, based on cinnamic acid, is initiated. Deamination of aromatic amino acids to cinnamic acids may have occurred sporadically in other groups and certainly occurs in fungi. The special importance that cinnamoyl units acquired in Bryophyta, however, is possibly due to their activation by coenzyme A. Ployketides, compounds formed by the condensation of acetyl-CoA as starter unit and malonyl-CoA for chain extension, dominate the allelochemistry of aerobic bacteria and of algae. The substitution in this process of the starter unit by cinnamoyl-CoA in bryophytes led to flavones and flavonols. Flavonoids, such as chalcones, aurones, flavones and flavonols, absorb UV light and should act as photoscreens (McClure 1975) in Bryophyta and in all divisions of more modern terrestrial plants. To the light absorbing flavonoids also belong the anthocyanidins which, again present in the great majority of Plantae, supply an additional element of colour to the landscape.

Apart from UV radiation, there exist other phenomena in an aerial environment requiring

¹ Instituto de Química, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 20780, 01498 São Paulo, SP, Brazil.

special adaptation of plant life: One concerns feeding pressure by animals, mainly insects, the other concerns properties of the air with its low density and humidity. It is again cinnamate chemistry that conditions the adaptation to these environmental challenges. Reductive deviation from the biosynthetic route leading to anthocyanidins results in catechins and protonated leucoanthocyanidins. Condensation of representatives belonging to the two latter classes of flavonoid compounds gives the so called condensed tannins, important general defense against virus, bacteria, fungi, insects and herbivores.

The aqueous habitat of algae does not only confer protection against solar radiation and insect predation, but also favours buoyancy and contact of all organs with water and nutrients, avoiding the difficulties inherent to growth on dry land: the possibility of suffocation and shading by a horizontal mass of organisms, and the necessity of conducting water and soluble nutrients to organs. Opposition to gravity and opening of tracheids and vessels require the acquisition of rigidity. Algae are flexible as a consequence of their chemical composition. Sugars and amino acids can only form flexible macromolecules since the monomers are linked through heteroatoms (oxygen in cellulose and in pectins, major cell wall components of algae and of land plants, nitrogen in protein) with nonbonding orbitals. Sugars and amino acids cannot be polymerized by linkage of C-C bonds and cross links which would impart rigidity. New pathways leading to UV absorbing compounds and to rigid polymers were required in land plants. It was first observed by Bate-Smith and Metcalfe (1957) that condensed tannins and lignins, the polymers which harden the cellulosic tissue of vascular plants, frequently occur together. Indeed, the syntheses of both materials require reductive power. Besides condensations (e.g. to flavonoids) reductions are also activated by the thiol ester function of cinnamoyl-CoA. The resulting cinnamyl alcohols polymerise oxidatively into lignins.

It is instructive to consider that the reductive sequences must be absent from mosses. Not only do these plants lack proanthocyanidins (Swain 1979), but the structure of the lignin-like compound which incrusts the cell walls of *Sphagnum* is based on a cinnamic acid (Tutchek 1975).

PHYTOCHEMISTRY AND PLANT DEFENSE

Organisms are subject to attack by predators and may produce allelochemicals for protection. Algae, for example, contain defensive polyketides and sesquiterpenoids. The former are generated by the condensation of acetate units, a process which leads primarily to fatty acids, and the latter are generated by the condensation of mevalonate units,

a process which leads primarily to steroids. The products of the so called secondary metabolism, structurally very variable micromolecules supposedly with an ecological role, thus arise by extension of the primary routes to micro- and macromolecules of intrinsic value to their producer. Analogously, in ligneous plants the shikimate pathway is used not only in the synthesis of cinnamyl alcohols, precursors of the lignins the intrinsic value of which was examined above, but the evolutionary sequence continues with the transformation of post-tyrosine products into allelochemicals. This connection between intrinsic and ecological function (Gomes and Gottlieb 1978) has clear evolutionary connotations. Thus in the most ancient *surviving* tracheophytes, Lycopodiatae (lycophods) and Equisetatae (horsetails), in which lignification is absent or very slight, common secondary metabolites comprise, besides nicotin, the lysine + acetate derived Lycopodium alkaloids and mevalonate derived steroid saponins, respectively. The flavonoid theme in Lycopodiatae is expressed by flavones and biflavones (as in Gymnospermae) while in Equisetae mainly flavonols and only secondarily flavones abound. Here proanthocyanidins start to appear, while in Filicatae (ferns) 92% of all examined genera contain them (Swain 1979). Ferns also show considerable lignification. Their major and highly characteristic allelochemical groups nevertheless are acetate derived methylenebisphloroglucinols and mevalonate derived sesquiterpenoid indanones and triterpenoid ecdysons.

In conifers, presence of condensed tannins, detected in 74% of the examined genera, remains important and lignification of tissue attains its maximum. Mevalonate derived products, such as mono- and sesquiterpenoids in essential oils, diterpenoids in balsams and resins, and triterpenoids such as ecdysons, play an important allelochemical role. In addition, flavones, including biflavones and C-glycoflavones, relatively few flavonols (including myricetin) and stilbenes are widespread in conifers. Flavonoid formation preceded that of lignins evolutionarily, hence flavonoids have no direct connection with the woody habit, being simply characteristic of land plants. A direct link between lignification and secondary metabolism is established by the use of cinnamyl alcohols in lignin formation, but also by the synthesis of micromolecules, either through their oxidative transformation into lignans or through further reduction along the primary shikimate pathway to propenyl and allylphenols. Gymnosperms thus attained a climax in the expansion of the shikimate pathway and one is entitled to wonder why this broader synthetic capacity was so badly exploited for micromolecular variation. True, we have no chemical knowledge of now extinct but formerly so important gymnospermous groups as seed ferns, Nilssoniales and Bennettitales and can only extrapolate data for surviving taxa. Considering their vast geographical distribution, their long period of domination of the land flora

(Niklas et al 1983) or even only their considerable body size, the number of known secondary metabolites from gymnosperms is, relatively to angiosperms, exceedingly small. The probable reason for this chemical difference between gymnosperms and the equally highly lignified (with exception of the more advanced taxa) angiosperms will now be discussed.

It is widely agreed that selection of secondary metabolites by, and coevolution with, phytophagous and pathogenic agents are the prime factors operational in shaping the diversity of natural products (Ehrlich and Raven 1965, Swain 1977, Rhoades 1979). However, the major defense mechanism in pteridophytes and gymnosperms is still unspecialized, based on lignins and condensed tannins which make plant tissue, carbohydrates and proteins, mechanically and enzymatically indigestible (Niklas, 1982). In contrast, defence in angiosperms evolved into a specialized one. Small amounts of toxic micromolecules gradually replaced condensed tannins, detected only in 54% of the examined genera, and lignins. The unspecialized defence of pteridophytes and gymnosperms is hardly breachable. In the case of the specialized defense in angiosperms, however, selection can lead to the introduction of detoxification mechanisms for action on particular micromolecules. Selection entails a shift first from one compound to another within the same biosynthetic group of secondary metabolites and, after exhaustion of the possibilities in this group, to another one (Cronquist 1977, Kubitzki and Gottlieb, 1984b). This replacement of general by specialized defence is exemplified by the positive relationship of diminishing lignosity and content of condensed tannins with benzylisoquinoline alkaloid diversity in the families belonging to the Magnoliiflorae Ranunculiflorae group of superorders (Gottlieb 1982).

So we may arrive at the postulate that the enormous diversity of angiospermous micromolecules is due to interaction with (as opposed to simple repulsion of) pathogens and herbivores. The result of the frequently mutualistic association of flowering plants mostly, but not exclusively, with insects was the explosion of natural products chemistry which conditioned both biological systems to dominate the Earth for the last 100 million years. Nevertheless, we did not yet discuss how this chemical diversification came to pass: was it haphazard or did it follow any recognizable trend? There is only one practical approach to an answer to this question, the inspection of the structures of the several tens of thousands of known natural compounds in relation to recognized morphologically homogeneous taxons, such as e.g. Dahlgren's (1980) superorders. The analysis of the data reveals micromolecules of flowering plants to be endowed with two dynamic characteristics: a broad range of oxidation-reduction levels and the derivation from

all primary metabolites, including the initial, intermediate and final ones, of the shikimate pathway.

OXIDATION LEVELS OF ANGIOSPERMOUS MICROMOLECULES

Secondary metabolites such as flavonoids, lignoids, polyketides, terpenoids and steroids, as well as alkaloids, which are found in gymnosperms may also occur in angiosperms, were they are frequently accompanied by more highly oxidized, and occasionally by less highly oxidized, derivatives of the same biogenetic group. This observation was quantified for flavonoids (Gottlieb et al 1982). Averaging the data for the oxidation patterns of all known flavonoids, both the triketide and the cinnamate derived moieties appear at conspicuously lower oxidation states for gymnospermous than for angiospermous compounds. Practically all known flavonoids of pteridophytes and gymnosperms have 5,7-dioxygenated A-rings, suggesting the direct condensation of a cinnamate unit with the triketide chain to have taken place. The presence of additional oxy-groups, introduced by oxidation at carbons 6, 8 or both, is common only in angiosperms (and in Bryophyta). The cinnamate unit of flavonoids in pteridophytes and gymnosperms is predominantly oxygenated at 4' and to a progressively lesser extent at 3', 4' and at 3', 4', 5'. The analogous unit in angiosperms is commonly oxygenated at 3', 4' and to a progressively lesser extent at 4' and at 3', 4', 5'. The well known high relative contribution of coniferyl (4-hydroxy-3-methoxycinnamyl) alcohol versus sinapyl (4-hydroxy-3, 5-dimethoxycinnamyl) alcohol in the synthesis of fern and conifer versus flowering plant lignins (Sarkanen and Ludwig 1971) is viewed as further evidence for the higher oxidation level in angiosperms with respect to cinnamate derived moieties. The lignins of some presumably advanced gymnosperm genera (*Tetraclinis* and *Podocarpus*) and of some primitive angiosperm genera (*Belliohum* and *Zygo-gynum*) show intermediate compositions. Among the Gnetatae, the lignin compositions of *Wel-witschia* and *Gnetum* are closer respectively to gymnosperms and angiosperms (Gottlieb and Kubitzki 1984). Moreover, lignans from gymnosperms stem commonly from dioxycinnamyl alcohol, while in the angiosperms lignans and neolignans are frequently derived from trioxycinnamyl alcohols as well.

In regard to polyketides, accumulation of highly oxidized derivatives (e. g. polyacetylenes) is restricted to angiosperms. Terpenoids and steroids as highly oxidized as the monoterpenoid iridoids, the sesquiterpenoid lactones, the diterpenoid tanshinones, royleanones and coleones, the triterpenoid cucurbitacins and limonoids and the steroidal withaferins are all known only from the angiosperms. The formation of indole (trypto-

DERIVATION OF ANGIOSPERMOUS MICROMOLECULES

phane-monoterpenoid) alkaloids as well as benzyl-isoquinoline alkaloids involves oxidative steps and is also restricted to the angiosperms. The transformation of the ubiquitous protein amino acids into cyanogenic glycosides also requires oxidative steps. Thus it is not surprising that the cyanogens of pteridophytes and gymnosperms should derive only from phenylalanine and tyrosine respectively (Hegnauer 1977), while the cyanogens of angiosperms derive additionally from several other precursors such as valine, isoleucine and leucine.

There can be little doubt that the origin of the angiosperms coincided with a substantial amplification of the oxidation-reduction potential of enzymatic catalysts for the formation of micromolecules and/or with the development of enzymatic catalysts for the transference of regiospecific protection devices, e.g. by O-methylation of hydroxyls or imine-formation of carbonyls. But what about the angiosperms themselves? Does the origin of new evolutionary lines within this plant division follow the same trend? Indeed, this seems to be the case for taxa of higher hierarchic levels, i.e. superorders, possibly also orders and sometimes even families. Some cases of positive correlations of the mean oxidation level of compounds belonging to different biogenetic groups and Sporne's (1980) evolutionary advancement indices of the angiosperm families (or the mean indices for the families of and order or superorder) in which they occur have been reported (Gottlieb, 1984).

The existence of a positive correlation between oxidation levels of compounds and evolutionary advancement of the taxa which produce them means that, just as for the origin of the angiosperms themselves, the radiation of each major subgroup coincided with an abrupt amplification of the oxidation level of the compounds of one of its, usually highly diversified, biosynthetic groups of secondary metabolites. A clear understanding of the evolutionary polarity of micromolecular oxidation states for taxa of lower hierarchic levels is yet less well documented. The line between "higher" and "lower" levels is of course not always easy to draw and will vary from taxon to taxon. However, correlations for some micromolecular groups with evolutionary considerations based on morphological evidence for genera or species does indicate the reversal of the trend, i.e. within each taxon or evolutionary line evolutionary diminution of the oxidation level may occur.

In conclusion, increasing oxidation of micromolecules constitutes the general trend which is most pronounced at the onset of each major phyletic line of angiosperms. It is opposed by a reductive trend within each of these lines. These observations can be tentatively rationalized considering pressure of herbivory (Kubitzki and Gottlieb 1984b).

Amplification of the oxidation-reduction potential, however, is not the only cause for diversity of secondary metabolites in angiosperms. In order to understand the phenomenon more fully it is necessary to remember also the best known of the evolutionary trends, the gradual substitution of woody forms by herbaceous ones which operates in several lineages. Reduced utilization for the production of lignins and condensed tannins should cause initially the surplus of cinnamate, raw material for the biosynthesis of allelochemicals of primitive angiosperms. The continuing decrease in the importance of the shikimate pathway and the connection between primary and secondary metabolism requires that the transition from woody to herbaceous angiosperms be accompanied in the long run by a curtailment of shikimate precursors for the biosynthesis of allelochemicals. Let us look now into the evidence for these postulates.

The basic concept (Kubitzki and Gottlieb 1984a) that the deepest disjunction in the angiosperms does not lie between the monocots and the dicots was pioneered on chemical grounds (presence/absence of gallo- and ellagitannins) by Bate-Smith (1972, 1973) and forcefully driven home on morphological grounds by Huber (1977, 1982). Three evidences indicate the magnolialean block to preserve the characteristics of the extinct ancestor of the angiosperms more faithfully than the rosifloean block (Gottlieb 1984). This does of course not mean that present day magnolialean families are more archaic than modern rosifloean families. Indeed, the opposite could be true as well, since many of the latter families continue to show unspecialized defense through tannins. One evidence refers to the general defense of the primitive representatives of the magnolialean block: lignins and condensed tannins, just as in all possible ancestral tracheophytes. A novel type of defense material, gallo- and ellagitannins was introduced later on with the primitive representatives of the rosifloean block. The second evidence refers to the fact that the typical micromolecular classes of the magnolialean block, such as neolignans, tyrosine derived alkaloids and cyanogens, as well as pyrones are general characters, commonly reappearing here and there in the rosifloean block. Inversely, the typical micromolecular classes of the rosifloean block, gallic acid derivatives (Bate-Smith 1972), phenylalanine derived cyanogens (Hegnauer 1977), anthranilate derived alkaloids, iridoids, indole alkaloids, tropane alkaloids, pyrrolizidine alkaloids, glucosinolates, limonoids etc., do not occur or do so extremely rarely in the magnolialean block. The last evidence refers to biosynthetic pathways. Simple pathways, involving the acetate, mevalonate, amino acid or shikimate routes, operate separately in the biosynthesis of individual micromolecules

in all possible ancestors and in both angiospermous blocks. Apart from polyketides (condensation of acetates) and terpenoids (condensation of mevalonate derived units), this primitive condition is exemplified by lignans (two cinnamyl alcohols), neolignans (two propenyl- or allylphenols), biflavonoids (two flavones), methylenebiphloroglucinols (two methylated phloroglucinols), terphenyl derivatives, benzyloquinoline alkaloids, betacyanins (two phenylalanines or tyrosines in all three) and *Calycanthus* alkaloids (two tryptophanes). Mixed pathways, involving combinations of these routes (for instance the shikimate plus the mevalonate route, the mevalonate plus the amino acid route), which are rare in the synthesis of individual compounds in pre-angiosperms and the magnolialean block, are common in the rosifloreal block. Betaxanthins (tyrosine plus ornithine), anthranilate derived alkaloids (anthranilate plus, alternatively, polyketides, acetate and mevalonate, phenylalanines or proline), esters of angelic, tiglic or other ramified acids with four to seven carbon atoms (amino acids plus alcohols based on terpenoids, pyrrolizidine alkaloids etc.), prenylated phenolics (mevalonate derived units plus coumarins, acetophenones, flavonoids, etc.), pyrrolizidine alkaloids (ornithine plus acetate) and indole alkaloids (tryptophane plus mevalonate) (McKey, 1980) exemplify these advanced situations.

In this perspective are the data consistent with the theory above according to which the shikimate pathway was envisaged to have reached its extreme primary metabolites prior to the origin of the flowering plants (Kubitzki and Gottlieb 1984a). With the amplification of the oxidation potential of the plant cell oxidative dimers of these allyl- and propenylphenols, the neolignans, were formed in Magnoliiflorae, generally considered to represent the most primitive angiosperms. The abbreviation of the final steps of the shikimate pathway would result in the accumulation of phenylalanine and tyrosine. The interaction of such metabolites, again through reactions involving oxidation, leads to benzyloquinolines, presumably the first alkaloidal types of angiosperms to condition their coevolution with mammals (Ehrlich and Raven, 1965). The biosynthetic complexity of these alkaloids increases from the simplest aporphines of Magnoliiflorae in three directions to the berberines, morphines and thebaines of Ranunculiflorae, to the phenylethylisoquinolines and the benzyl phenylethyl amines of Liliiflorae, and to the betalains of Caryophylliflorae (which also produce mescalines and β -carbolines) Gomes and Gottlieb 1980). Further shortening of the shikimate pathway with respect to the synthesis of secondary metabolites leads to the accumulation of 5-dehydroshikimic acid, the precursor of gallic and ellagic acid derived tannins, and of chorismic acid, the precursor of anthranilate and of tryptophane derived alkaloids.

With gallic acid the possibilities of diversifying the production of allelochemicals through gradual curtailment of the shikimate pathway seem exhausted and a switch-over to the exploration of the acetate pathway does occur. A complete suppression of the shikimate pathway does not occur since the aromatic amino acids continue to be produced. Besides, cinnamate surplus, from reduced consumption for the production of lignins, may account for a certain abundance of lignans, coumarins and even flavonoids, although the latter are subjected to selective forces different from those governing the presence of other secondary metabolites in herbaceous forms. One instructive case in point is provided by the Araliales which contain the closely allied families Araliaceae and Apiaceae. While the latter are mainly herbaceous and make ample use of cinnamate in the synthesis of coumarins, no such substances have been detected so far in the predominantly woody counterpart, the Araliaceae. Nevertheless, in these and especially in even more highly advanced angiosperm groups shikimate derived secondary metabolites play a relatively minor role. In these lineages the full potential of mevalonate utilization has led to steroid alkaloids, iridoids, iridoid alkaloids and sesquiterpene lactones and that of acetate utilization has led to polyacetylenes.

Steroidal alkaloids and sapogenins are found in advanced monocotyledonous taxa of the magnolialean block as well as in the Solaniflorae, sesquiterpene lactones and polyacetylenes characterize the Asteriflorae and iridoids are very widespread in the Gentianiflorae-Lamiiflorae. Among these three most highly advanced rosifloreal groups (Dahlgren, 1983) the Solaniflorae stand chemically somewhat closer to the Asteriflorae, both having comparable flavonoid chemistries (Gottlieb, 1982) and possessing tiglates (Kitagawa and Gottlieb, 1984), than to the Gentianiflorae-Lamiiflorae complex. While chemical connections of the Solaniflorae to the bulk of the rosifloreal block remain unsettled, connections possibly through Rutiflorae, to Araliiflorae with culmination in Asteriflorae are suggested by chemical continuities concerning sesquiterpene lactones (Emerenciano et al 1985) and polyacetylenes (Ferreira and Gottlieb, 1982), and connections, possibly through Rosiflorae, to Corniflorae with culmination in either Gentianiflorae or Lamiiflorae are suggested by chemical continuities concerning iridoids (Kaplan and Gottlieb, 1982).

In conclusion, gradual curtailment of the shikimate pathway for the production of primary precursors to biosynthetic groups of micromolecules constitutes a general trend in angiosperms. It is superimposed by a diversificatory trend within each micromolecular group, compatible with the enhanced biosynthetic power emanating from the increase in oxidation-reduction potential. These observations can be tentatively rationalized consid-

ering metabolic costs and effectiveness of deterrence against herbivores.

MICROMOLECULAR EVOLUTION AND PLANT CLASSIFICATION

Natural Products Chemists have endeavoured during the past few decades to contribute to the classification of plants. The potentialities of the approach were revealed by Erdtman (1973) for gymnosperms and by Hegnauer (1962-1973) for angiosperms, to quote only the two major exponents of the field. Indeed, chiefly on the level of the family and below chemists have achieved some convincing successes (for a summary see Gershenzon and Mabry, 1983) and morphologists reluctantly (Heywood, 1973) started to apply this old-new tool even to the family level and above. Three of the latest systems of angiosperm classification (Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981; Thorne, 1981) pay some attention to chemical criteria for the placement of taxa, and the fourth one (Dahlgren, 1980) relies more heavily upon them, especially for the realignment of many sympetalous families into "iridoid" and "sesquiterpene lactone/polyacetylene" blocks.

However, the presence or absence of compounds as classificatory criterion may be misleading. The complete range of precursors of natural products was present in angiosperms from the start, and the fact that e.g. benzylisoquinoline alkaloids and pyrones appear in Lauraceae, Rutaceae and Asteraceae, that phenylethylisoquinoline alkaloids appear in Cephalotaxaceae, Liliaceae and Aquifoliaceae, or that esters of angelic and tiglic acids appear in Schizandraceae, Euphorbiaceae and Solanaceae is not necessarily an indication of close relationship. Such direct application of micromolecu-

lar data is useful only on lower hierarchic level within taxa which are also morphologically homogeneous. Even in this favourable circumstance only versatility of structural variation confers a biosynthetic group of micromolecules status of a valid chemosystematic marker (Gottlieb 1982).

All this means of course that emphasis on the structure of accumulated metabolites must be shifted to something else. Birch (1963) suggested considering alterations of biosynthetic pathways. However, it is usually impractical to inquire into the biochemical history of a constituent before daring to think about its significance, physiologically, systematically, ecologically or otherwise (Bate-Smith, 1983; personal communication). Even more seriously, no procedures existed to assess the meaning of such alterations with plant evolution (Birch, 1973). And finally we should not lose sight of phenetic definability (morphologic, micromolecular etc.) as one of the goals in the organization of affinity-groups into formal taxa (Cronquist 1983). Phylogenetic classifications based on concealed evidence (amino acid sequence data for macromolecules, biosynthetic pathways for micromolecules) may deviate to a considerable extent from a phenetically useful classification (Dahlgren 1983), such as, in the case of a micromolecularly based one, in the selection of taxa with predictively useful or novel chemicals or in ecological studies.

Bate-Smith (1973) gave the first step in the right direction drawing attention to the dynamic distribution of gallo- and ellagitannins as well as of flavonols. The next step consists in the quantitative measurement of the evolutionary trends referred to above in order to demonstrate micromolecular continuities and disjunctions (Gottlieb, 1982) and this is precisely the major challenge facing the chemically inclined systematist at present time.

BIBLIOGRAPHY

- BATE-SMITH, E. C. 1972. Chemistry and phylogeny of the angiosperms. *Nature* 269: 353-354.
- BATE-SMITH, E. C. 1973. Systematic distribution of ellagitannins in relation to the phylogeny and classification of the angiosperms. *In*: Bendz G., Santesson J. (eds) *Chemistry in botanical classification*. Academic Press London New York, 93-102.
- BATE-SMITH, E. C., C. R. METCALFE 1957. Leuco-anthocyanins. 3. The nature and systematic distribution of tannins in dicotyledonous plants. *J. Lin. Soc. Bot* 55: 669-705.
- BIRCH, A. J. 1963. Biosynthetic pathways. *In*: Swain T. (ed) *Chemical plant taxonomy*. Academic Press London New York, 141-166.
- BIRCH, A. J. 1973. Biosynthetic pathways in chemical phylogeny. *In*: Bendz G., Santesson J. (eds) *Chemistry in botanical classification*. Academic Press London New York, 261-270.
- CRONQUIST, A. 1977. On the taxonomic significance of secondary metabolites in angiosperms. *In*: Kubitzki K (ed) *Flowering plants. Evolution and classification of higher categories (Plant Syst. Evol, Suppl.1)*. Springer Wien, 179-189.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press New York, 2.162 2.162 pp.
- CRONQUIST, A. 1983. Some realignments in the dicotyledons. *In*: Ehrendorfer F., Dahlgren R. (eds) *New evidence of relationships and modern systems of classification of the angiosperms*. *Nord. J. Bot.* 3: 75-83.
- DAHLGREN, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Lin. Soc.* 80: 91-124.
- DAHLGREN, R. 1983. The importance of modern serological research for angiosperm classification. *In*: Jensen U, Fairbro-

- thers D.E. (eds). *Proteins and nucleic acids in plant systematics*. Springer Berlin Heidelberg New York Tokyo, 371-394.
- EHRlich, P. R., P. H. RAVEN 1965. *Butterflies and plants: A study in co-evolution*. *Evolution* 18: 586-608.
- EMERENCIANO, V. de P., M. A. C. KAPLAN and O. R. GOTTLIEB 1985. Plant chemosystematics and phylogeny. XXVII. Evolution of sesquiterpene lactones in angiosperms. *Biochem. Syst. Ecol.* 13: 145-166.
- ERDTMAN, H. 1973. Molecular taxonomy. *In*: Miller L.P. (ed) *Phytochemistry vol III. Inorganic elements and special groups of chemicals*. Van Nostrand Reinhold New York Cincinnati Toronto London Melbourne, 327-350.
- FERREIRA, Z. S. and O. R. GOTTLIEB 1982. Plant chemosystematics and phylogeny. XVIII. Polyacetylenes as systematic markers in dicotyledons. *Biochem. Syst. Ecol.* 10: 155-160.
- GERSHENZON, J., and T. J. MABRY 1983. Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. *In*: Ehrendorfer F., Dahlgren R. (eds) *New evidence of relationships and modern systems of classifications of the angiosperms*. *Nord. J. Bot.* 3: 5-34.
- GOMES, C. M. R., and O. R. GOTTLIEB 1978. The evolution of structural biopolymers and secondary metabolites is connected? *Rev. Bras. Bot.* 1: 41-45.
- GOMES, C. M. R., and O. R. GOTTLIEB 1980. Plant chemosystematics and phylogeny. X. Alkaloid evolution and angiosperm systematics. *Biochem. Syst. Ecol.* 10: 81-87.
- GOTTLIEB, O. R. 1982. Micromolecular evolution, systematics and ecology, an essay into a novel botanical discipline. Springer Berlin Heidelberg New York, 170 pp.
- GOTTLIEB, O. R. 1984. Plant chemosystematics and phylogeny. XXV. Phytochemistry and the evolution of angiosperms. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 56: 43-50.
- GOTTLIEB, O. R., E. GUAJARDO T., M. C. YOUNG 1982. Evolution of flavonoids in Embryobionta. *In*: Farkas L., Gábor M., Kállay F., Wagner H. (eds) *Flavonoids and bioflavonoids 1981*. Elsevier Amsterdam, 227-244.
- GOTTLIEB, O. R. and K. KUBITZKI 1984. Chemosystematics of the Gnetales and the chemical evolution of seed plants. *Planta médica* 50: 380-385.
- HEGNAUER, R. 1962-1973. *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Vols 1-6 Birkhäuser Basel.
- HEGNAUER, R. 1977. Cyanogenic compounds as systematic markers in Tracheophyta. *In*: Kubitzki K. (ed), *Flowering plants, evolution and classification of higher categories (Plant Syst. Evol. Suppl.1)*. Springer Wien, 191-209.
- HEYWOOD, V. H. 1973. The role of chemistry in plant systematics. *Pure Appl. Chem.* 34: 355-375.
- HUBER, H. 1977. The treatment of monocotyledons in an evolutionary system of classification. *In*: Kubitzki K. (ed) *Flowering plants. Evolution and classification of higher categories (Plant. Syst. Evol. Suppl 1)*. Springer Wien, 285-298.
- HUBER, H. 1982. Die zweikeimblättrigen Gehölze im System der Angiospermen. *Mitt. bot. Staatssamml. München* 18: 59-78.
- KAPLAN, M. A. C., and O. R. GOTTLIEB 1982. Plant chemosystematics and phylogeny. XVI. Iridoids as systematic markers in dicotyledons. *Biochem. Syst. Ecol.* 10: 329-347.
- KITAGAWA, M., and O. R. GOTTLIEB 1984. Plant chemosystematics and phylogeny. Angelates, tiglates and other aliphatic amino acid derived esters as systematic markers in dicotyledons. *In* preparation.
- KUBITZKI, K., and O. R. GOTTLIEB 1984a. Micromolecular patterns and the evolution and major classification of angiosperms. *Taxon* 33: 375-391.
- KUBITZKI, K., and O. R. GOTTLIEB 1984b. Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution. *Acta bot. neerl.* 33: 457-468.
- MARKHAM, K. R. and L. J. PORTER 1978. Chemical constituents of the bryophytes. *Prog. Phytochem.* 5: 181-272.
- McCLURE, J. W. 1975. Physiology and function of flavonoids. *In*: Harborne J. B., Mabry T. J., Mabry H. (eds) *The flavonoids*. Academic Press London, 970-1055.
- McKEY, D. 1980. Origins of novel alkaloid types: a mechanism for rapid phenotypic evolution of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 115: 754-759.
- MELKONIAN, M. 1982. Structural and evolutionary aspects of the flagellar apparatus in green algae and land plants. *Taxon* 31: 255-265.
- K. NIKLAS, K. J. 1982. Chemical diversification and evolution of plants as inferred from paleobiochemical studies. *In*: Nitecki M. H. (ed) *Biochemical aspects of evolutionary biology*. University of Chicago Press Chicago London, 29-91.
- NIKLAS, K. J., B. H. TIFFNERY, and A. H. KNOLL 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- RHOADES, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. *In*: Rosenthal G. A., Janzen D. H. (eds) *Herbivores, their interaction with secondary metabolites*. Academic Press New York London, 3-54.
- SARKANEN, K. V., and C. H. LUDWIG 1971. Lignins, occurrence, formation, structure and reactivity. Wiley Interscience New York, 916 pp.
- SPORNE, K. R. 1980. A re-investigation of character correlations among dicotyledons. *New Phytol.* 85: 419-449.
- SUIRE, C., and ASAKAWA 1979. Chemotaxonomy of bryophytes: a survey. *In*: Clarke G. C. S., Duckett J. G. (eds) *Bryophyte systematics*. Academic Press London New York, 447-477.
- SWAIN, T. 1977. Secondary compounds as protective agents. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.
- SWAIN, T. 1979. Tannins and Lignins. *In*: Rosenthal G. A., Janzen D. H. (eds) *Herbivores, their interaction with secondary metabolites*. Academic Press New York London, 657-682.
- TAKHTAJAN, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants. *Bot. Rev.* 46: 226-359.
- THORNE, R. F. 1981. Phytochemistry and angiosperm phylogeny, a summary statement. *In*: Young D. A., Seigler D. S. (eds) *Phytochemistry and angiosperm phylogeny*. Praeger New York, 233-295.
- TUTCHEK, R. 1975. Isolation and characterization of the p-hydroxy-B-(carboxymethyl)-cinnamic acid (sphagnum acid) from the cell wall of *Sphagnum magellanicum* Brid. *Z. Pflanzenphysiol.* 76: 353-365.

LA CONTRIBUCION DE LA BIOLOGIA DE POBLACIONES A LOS ESTUDIOS EVOLUTIVOS

Por *Otto T. Solbrig*¹

INTRODUCCION

Las teorías y los modelos de los procesos evolutivos, sirven principalmente para ayudarnos en nuestras investigaciones como un andamiaje para la formulación de preguntas, y no son necesariamente una descripción detallada del mundo real, que es incomprensible en términos absolutos. Si bien el método científico es incompleto, y la duda y la provisoriedad son características centrales en el proceso de investigación científica; el método científico, como herramienta heurística, es muy poderoso. Esto lo demuestra la capacidad predictiva obtenida en ramas tan dispares como la física, la química, la biología molecular y la biología celular, que han permitido resultados espectaculares como son la exploración de la superficie lunar o la implantación de nuevos genes en plantas y animales por métodos de ingeniería genética.

A pesar de ello, nuestra habilidad de predecir el proceso evolutivo ha sido decepcionante. La explicación aceptada para esta falta de capacidad predictiva de las teorías evolutivas, es que la aleatoriedad del ambiente, y la singularidad de la historia evolutiva de cada organismo, vician los modelos generalizantes en nuestro campo. Por lo tanto, se dice, que si bien se puede llegar a una explicación satisfactoria de los procesos evolutivos, su predicción es imposible. Las dificultades, de acuerdo con esta visión, son básicas e inherentes a la naturaleza de sistemas no-lineales de larga escala con interacciones complejas. Estos sistemas son por naturaleza erráticos en su comportamiento y muy sensitivos a pequeños cambios en parámetros, ya se trate de una gran caldera, o un ecosistema tropical (Levin, 1983).

Si bien es cierto que los problemas metodológicos que confrontamos son mayores que los que

tuvo que confrontar la física, por ejemplo, en la botánica todavía estamos, en gran parte, en un período pre o proto-científico. El énfasis ha estado, y continúa estando, en la descripción de organismos y procesos. Pero si bien es necesario tener una buena descripción de los sistemas con que queremos trabajar, incluyendo las especies y sus características, las poblaciones y sus interacciones y los ecosistemas y sus procesos, la descripción como objetivo final no aumenta nuestro conocimiento, y sobre todo no aumenta nuestra capacidad predictiva, ni siquiera nuestra capacidad de explicación. A su vez, esa capacidad predictiva y explicatoria es necesaria para manejar los ecosistemas naturales y artificiales que en un sentido último es la justificación de nuestra existencia como miembros de las sociedades en que vivimos.

En efecto, los científicos justificamos nuestra existencia a través de nuestro manejo del sistema científico y a través de ello, de nuestra habilidad colectiva de mejorar la condición humana. El mundo en que vivimos es un mundo dominado por la tecnología que, en gran parte, está basada en la ciencia pura. La botánica como ciencia provee parte de la base científica para la agricultura, la horticultura, la silvicultura, y el manejo de ecosistemas naturales. Pero el énfasis en descripción en lugar de predicción y explicación, disminuye nuestra importancia y el apoyo que recibimos de la sociedad con el resultado de que el apoyo para las investigaciones botánicas disminuye constantemente. El número de taxónomos vegetales, por ejemplo, es hoy tan bajo que hemos perdido la capacidad de describir y catalogar la flora del mundo antes de que esté completamente modificada por la acción humana. Si queremos mejorar la importancia de la botánica dentro de la ciencia y su contribución a las sociedades en que vivimos, debemos aumentar la capacidad predictiva de la botánica y transformarla de una ciencia más bien estática y descriptiva, —la así llamada “ciencia amable”— en una ciencia

¹ Departamento de Biología Evolutiva y de Organismos, Harvard University, 22 Divinity Ave., Cambridge, Mass. 02138, USA.

que explica y predice, y que sirve para formar la base de un manejo de los ecosistemas modificados que cada vez más dominan al mundo. Esta transformación es importante sobre todo en Latinoamérica, donde el ritmo de modificación y transformación de los ecosistemas naturales es tan acelerado en estos momentos.

En esta charla quiero presentar, a través de mi visión, una rama más o menos nueva de la botánica, denominada biología o ecología de poblaciones vegetales, como aplicar el método científico a estudios botánicos. Otros ejemplos podrían usarse tales como la ecofisiología, o las nuevas teorías taxonómicas como la cladística y la taxonomía numérica. Sólo uso la biología de poblaciones porque conozco esta rama mejor y porque me permitirá introducir ejemplos derivados de mis propias investigaciones.

Empezaré por presentar brevemente el método científico como es generalmente aceptado y discutiré rápidamente algunas de sus ventajas y problemas. De allí pasaré a discutir lo que es la biología de poblaciones, su problemática y metodología. Luego presentaré, también sólo en forma esquemática, algunos ejemplos del trabajo de nuestro laboratorio, y concluiré con algunas ideas generales con respecto a la aplicación de estos conceptos a la botánica en general.

EL METODO CIENTIFICO

Hay muchas maneras de adquirir conocimientos sobre el mundo que nos rodea. La observación de fenómenos repetitivos tales como la salida del sol todas las mañanas, o la repetición de las estaciones, llevan a un tipo de conocimiento llamado común u ordinario, que es satisfactorio ya que nos permite interpretar el ambiente inmediato en que vivimos. La gran parte de la historia de la humanidad se ha desarrollado sin otro tipo de conocimiento, y aún hoy la mayor parte de la población de nuestro planeta se maneja sólo con ese tipo de conocimiento, aunque ese conocimiento está modificado en gran parte por la ciencia. Por ejemplo, ya quedan pocas personas que no sepan y hayan incorporado a su visión del mundo el hecho de que nuestro planeta es esférico, y de que la Tierra gira alrededor del Sol, visión puramente científica y que está opuesta a la impresión de nuestros sentidos.

Aunque la ciencia adquiere información sobre la naturaleza en forma metódica y precisa, y generalmente con la ayuda de instrumental especializado, el conocimiento científico no difiere básicamente del conocimiento ordinario por su método de adquisición de información sino por el proceso de formular y verificar hipótesis. Las explicaciones a que se llega usando el conocimiento ordinario son explicaciones inductivas, lo que se

denomina el *sentido común*. En cambio, las hipótesis científicas son muchas veces anti-intuitivas, y están basadas tanto en la inducción como en la deducción de conclusiones de las hipótesis, las así llamadas predicciones, o para usar el concepto más preciso de Bunge (1969), *proyecciones*. Veamos cómo se interpreta generalmente el método científico.

El objeto de la investigación científica es el descubrimiento de patrones o relaciones generales que denominamos *leyes científicas*. Si bien no hay fórmulas exactas y precisas para descubrir una ley científica, y los científicos difieren en su apreciación del método científico, muchos científicos y filósofos de la ciencia aceptan el esquema de la figura 1. De acuerdo con este esquema podemos distinguir cuatro pasos principales en la aplicación del método científico: formulación de preguntas, adquisición de datos, formulación de hipótesis, y verificación de hipótesis.

El punto inicial de toda investigación científica es la aceptación del hecho de que no existe suficiente información para explicar en forma satisfactoria algún fenómeno natural. Por ejemplo, ¿por qué las plantas que crecen en el sol tienen hojas más estrechas que las plantas que crecen en la sombra? La formulación y la contestación de preguntas es la actividad fundamental del científico.

El segundo paso en la investigación es la recolección de toda la información pertinente al problema bajo investigación. Información en este contexto son observaciones, mediciones, especímenes, ideas previas, etc., que son recogidas por el investigador a partir de libros o conversaciones con colegas, pero especialmente del estudio de la naturaleza misma. En este proceso la complejidad de la naturaleza es reducida a una dimensión apropiada al problema bajo estudio, y comprensible al investigador. Así, por ejemplo, si el problema bajo estudio es el ya mencionado, de por qué las hojas de plantas que crecen en el sol son más estrechas que aquellas que crecen en la sombra, el investigador descartará el efecto de los eclipses y de los cometas, la abundancia de animales carnívoros, o la historia geológica del lugar, para nombrar algunos factores extremos. Observación y descripción de los objetos bajo estudio es claramente un paso importante en cualquier estudio científico.

Una vez que el problema está formulado, y que toda la información pertinente ha sido ensamblada, el tercer paso es formular una explicación, una solución al problema que esté en armonía con todos los hechos y observaciones existentes. Este paso involucra la formulación y verificación de una o más hipótesis. Sin embargo, la formulación de preguntas, obtención de información y presentación de hipótesis no son procesos independientes y seriados. Generalmente estas actividades se desarrollan simultáneamente. En efecto, la formulación de

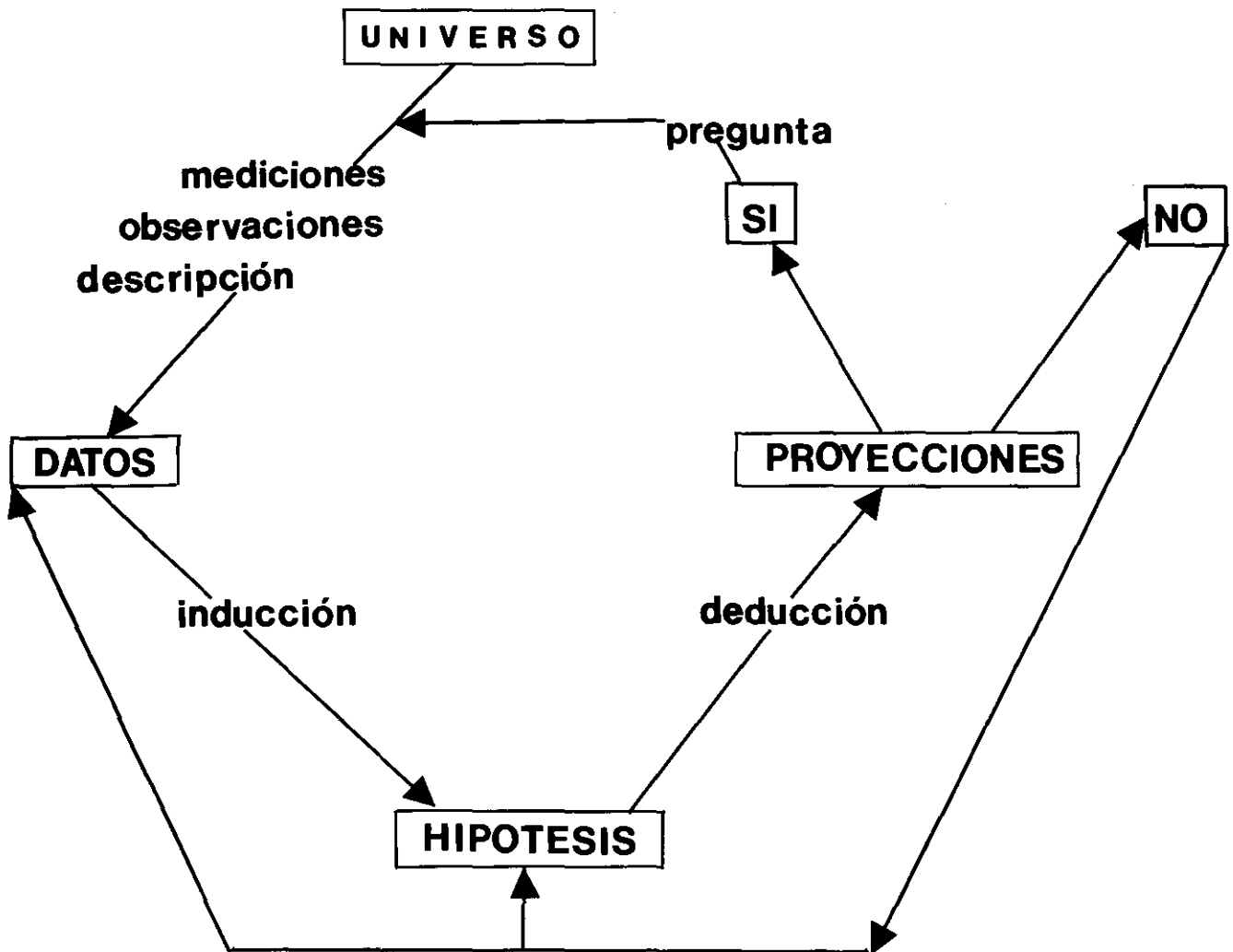


Fig. 1. Representación esquemática del método científico.

preguntas generalmente ocurre a raíz de la acumulación de información sobre la naturaleza, y generalmente las hipótesis se formulan y se van modificando a medida que se colecciona más información.

Las hipótesis se formulan por medio del razonamiento inductivo, esto es, con base en un número de observaciones y datos puntuales se propone una explicación de valor general, o sea una que trasciende los hechos y que es válida para todas las situaciones, lugares, y tiempos similares aún no observados o verificados. La formulación de hipótesis es también un acto creativo, dado que el científico propone una relación hasta ese momento desconocida. Las hipótesis se refieren a casos aún no estudiados, y sólo son corregibles con nuevos conocimientos. Toda hipótesis va más allá de los hechos en tratar de explicarlos. En otras palabras, las hipótesis tienen más contenido informativo que los hechos empíricos en que se basan. La formulación de hipótesis llena un rol central en la ciencia, rol que no siempre se aprecia dado el sentido peyo-

rativo que la palabra ha adquirido en el lenguaje común, donde muchas veces se la sinonimiza con especulación. Pero una hipótesis científica es mucho más que una presunción, porque si bien trata de situaciones aún no vividas está basada en hechos reales.

Una hipótesis no sólo debe explicar ciertos hechos o procesos sino que debe hacer predicciones o proyecciones, que tienen que ser verificables a través de nuevas observaciones, cálculos, o experimentaciones. Si bien el experimento de laboratorio es la forma usual de verificar hipótesis en física, química y biología celular, en ecología y geología es generalmente imposible diseñar un experimento, y las observaciones en la naturaleza con o sin modificaciones, muchas veces reemplazan al experimento. Una manera muy importante de verificar hipótesis en la biología de poblaciones es a través de la comparación de situaciones muy similares. Estructuras, órganos y procesos que según las hipótesis son equivalentes, se comparan en diferentes situaciones, organismos, o lugares para verificar dicha

hipótesis. Este método comparativo es muy importante en estudios evolutivos. La forma exacta de verificación de la hipótesis no es crucial, lo importante es que la hipótesis sea verificable a través de las predicciones o proyecciones que se deriven de ella.

Este esquema clásico presupone que cada hipótesis se formula en un vacío, independientemente de otras hipótesis y teorías. Esto es claramente falso. En realidad cada hipótesis está basada en otras hipótesis, llamadas hipótesis auxiliares, que a veces se mencionan explícitamente, pero generalmente no. La realidad es que todo conocimiento científico, aun aquel que parece ser sólo descriptivo, está basado en todo un andamiaje de hipótesis. Lo que hacemos es tratar de explicar el fenómeno que estamos estudiando dentro del marco de las teorías e hipótesis aceptadas por el mundo científico contemporáneo. La explicación de un fenómeno, en términos de un marco creacionista, aun en caso de que nuestra hipótesis cumpliera todos los requisitos necesarios, no sería aceptada hoy por el mundo científico, de la misma manera que una explicación evolutiva era inaceptable en el siglo XVII.

Después de esta breve introducción sobre el método científico me gustaría pasar a discutir cómo el pensamiento teórico de la biología de poblaciones puede servir para agudizar nuestro pensamiento y dirigir nuestra labor.

LA BIOLOGIA DE POBLACIONES

La biología de poblaciones es, como lo indica el título, la parte de la botánica que estudia los fenómenos y procesos que ocurren en poblaciones definidas como el conjunto de individuos de una misma especie que conviven en un lugar y que potencialmente están en condiciones de cruzarse e intercambiar genes. Las poblaciones vegetales poseen propiedades emergentes, o sea propiedades que no se pueden predecir con base en el conocimiento del nivel inferior de organización, en este caso el individuo, tales como la propiedad de cruzarse, de mantener reservorios genéticos, o de competir por recursos. De acuerdo con la teoría de la evolución por selección natural, ésta ocurre dentro de poblaciones.

La teoría de la evolución por selección natural está basada en cinco premisas que, de ser correctas, inevitablemente derivan la selección natural. Estas premisas son:

—Las poblaciones son variables, o sea, individuos difieren en sus características morfológicas y fisiológicas.

—Las características morfológicas y fisiológicas de los individuos afectan su probabilidad de sobrevivir y/o su fecundidad.

—Las características morfológicas y fisiológicas de individuos son transmitidas por los individuos a sus descendientes.

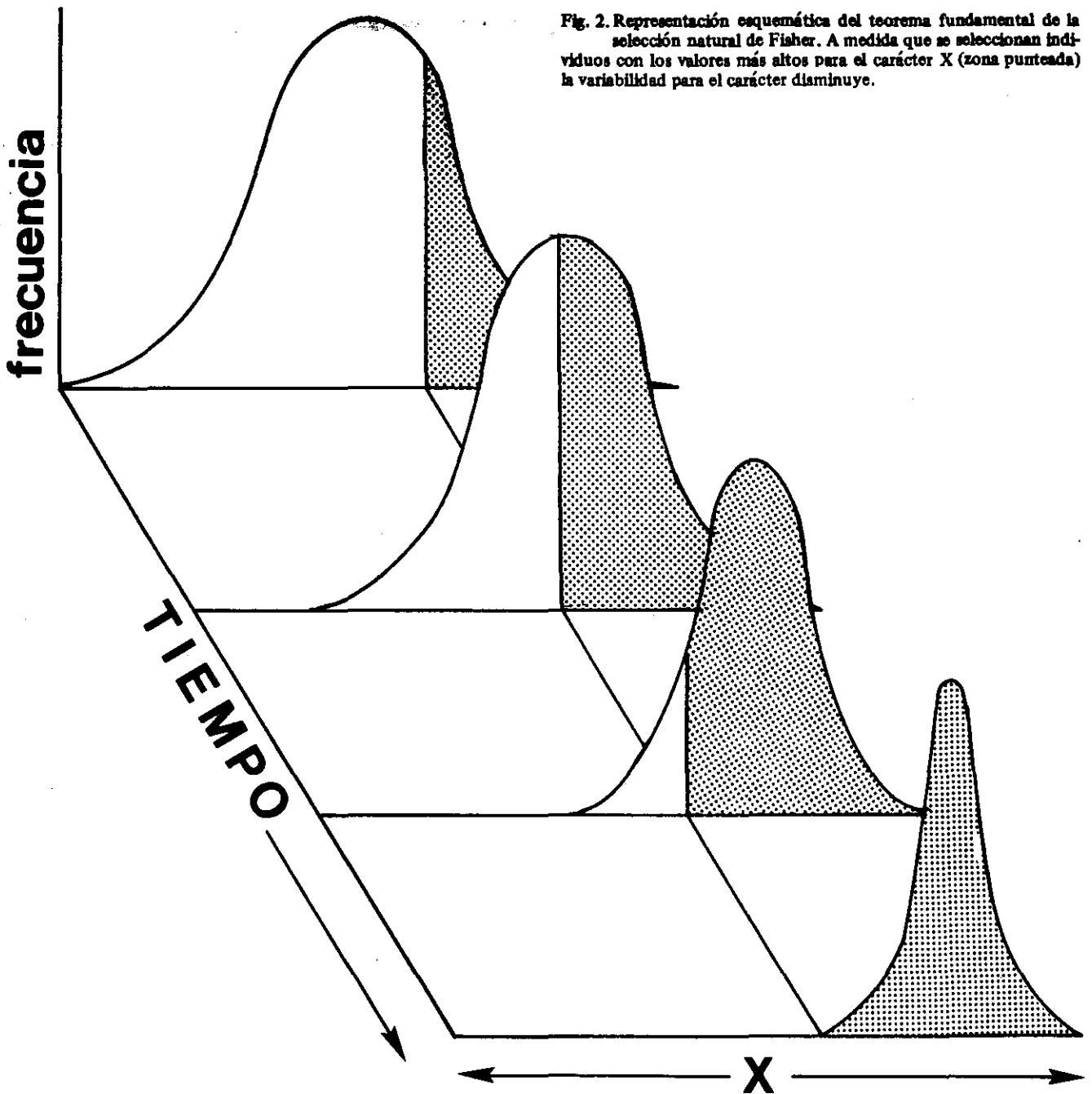
—No todos los descendientes de los individuos de una población sobreviven, o sea, la capacidad de crecimiento de la población es mayor que la capacidad del ambiente de sustentarlos.

—Las condiciones ambientales que afectan la sobrevivencia y/o fecundidad de los individuos de la población son más o menos constantes.

Bajo estas condiciones, el porcentaje de individuos con alta sobrevivencia y/o fecundidad aumentará en la población hasta que se agote la variabilidad para estos caracteres, concepto enunciado por Fisher (1930) en el así llamado teorema fundamental de la selección natural, que sostiene que la tasa de cambio de una población es función de la variabilidad genética aditiva (Fig. 2).

El objetivo de los estudios del biólogo de poblaciones es la producción de una tabla de vida, o sea de una hipótesis o modelo sobre el comportamiento y los procesos de selección que operan dentro de la población. Muchas veces no se aprecia, ni siquiera por biólogos de poblaciones, que la tabla de vida es una hipótesis y no una descripción de hechos. Es una hipótesis puesto que la tabla de vida predice el desarrollo futuro de la población (a través de técnicas tales como la matriz de Leslie); predice si la población está en expansión o en contracción; y sobre todo indica (a través del uso de técnicas como el análisis de sensibilidad) qué estado es más sensible a la selección natural. Veamos estos conceptos con un caso concreto.

Fig. 2. Representación esquemática del teorema fundamental de la selección natural de Fisher. A medida que se seleccionan individuos con los valores más altos para el carácter X (zona punteada) la variabilidad para el carácter disminuye.



LA TABLA DE VIDA DE ESPECIES DEL GENERO VIOLA

Hace unos años que vengo estudiando la biología de poblaciones de un grupo de especies del género *Viola* (Newell, Solbrig y Kincaid, 1981; Schellner, Newell, y Solbrig, 1982; Solbrig, 1981; Solbrig, Curtis, Newell, y Kincaid, 1986; Solbrig, Newell y Kincaid, 1980; Solbrig, Sarandón, y Bossert, 1986). Estas especies que crecen en el sotobosque del bosque mixto templado del noreste de los Estados Unidos y sur-este de Canadá han presentado hasta ahora problemas a los taxónomos, que han diferido en su interpretación del número de especies entre cuatro y veintidós. Los estudios biosistemáticos clásicos tampoco han sido de mucha ayuda, puesto que se ha comprobado que todas las

especies tienen 27 pares de cromosomas, son interfértiles, y forman híbridos naturales fértiles cuando dos poblaciones están en contacto. Sin embargo, las poblaciones difieren en sus características morfológicas foliares, y al parecer mantienen su identidad. Nosotros hemos estudiado este grupo con el enfoque de la biología de poblaciones y hemos estudiado sus características demográficas, fisiológicas y genéticas. Aquí me referiré sólo a dos especies *Viola fimbriatula* y *Viola sororia*, y mencionaré principalmente sus características demográficas y el uso de tablas de vida como hipótesis.

Para construir las tablas de vida se marcan los individuos en el campo por medio de unos marcadores plásticos y se cuenta semanalmente el número de hojas y flores, y su tamaño; se van anotando

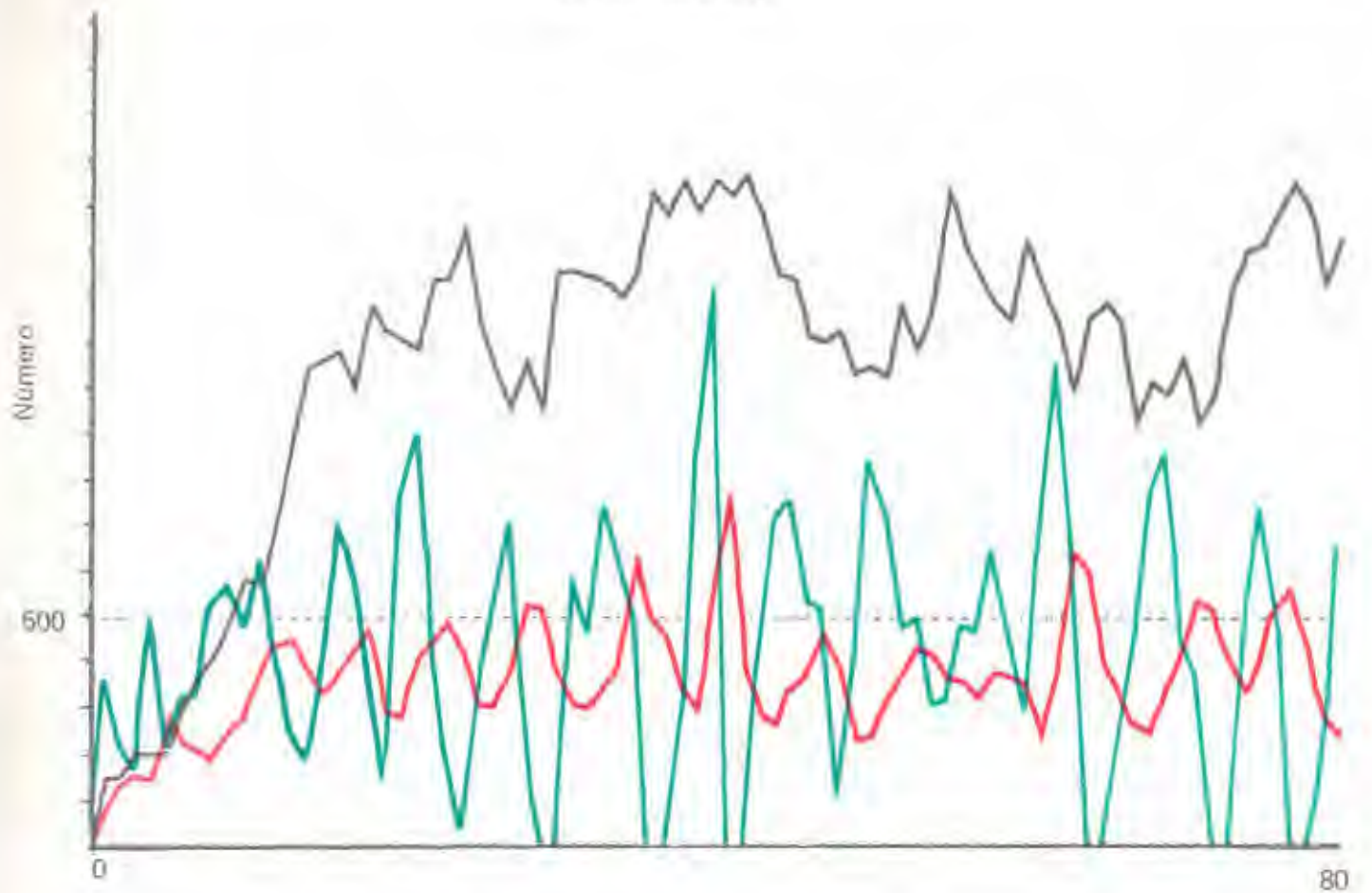
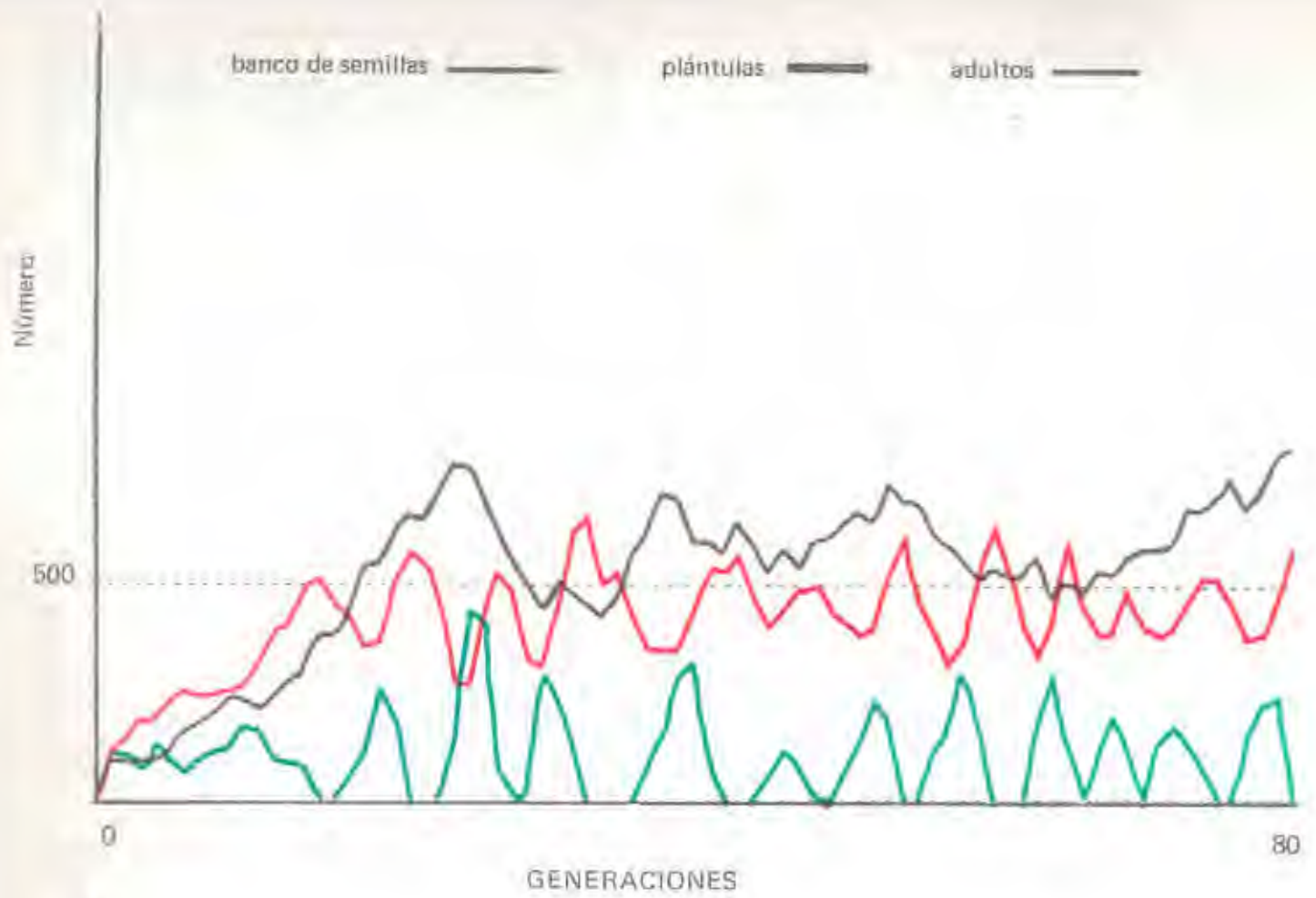


Fig. 3. Resultado de dos simulaciones del comportamiento de una población de *Viola limbratula*. La línea superior corresponde al banco de semillas, la del medio a plantas adultas, y la más inferior (y que toma valores de cero ocasionalmente) a las plántulas.

nuevas plántulas que germinan, y aquellas que se mueren. Este proceso se repite hasta que llega el invierno y las partes aéreas de los individuos se marchitan.

De esta manera hemos seguido poblaciones por períodos de hasta diez años, lo que nos permite obtener curvas de sobrevivencia y fecundidad. Un resultado interesante de estos estudios, es que la sobrevivencia y la fecundidad en estas poblaciones no es función de la edad, sino del tamaño que las plantas adquieren (Solbrig, Newell, and Kincaid, 1980), y que esta relación es válida para plántulas y plantas adultas.

Otra comprobación que hicimos, es que si bien la sobrevivencia de adultos (plantas de más de un año) es constante con el tiempo, la sobrevivencia de plántulas depende de la densidad de adultos. Esta relación fue interpretada por nosotros como un mecanismo de regulación y llevó a la formulación de la siguiente hipótesis sobre el funcionamiento de la población:

—La población está formada por tres compartimientos básicos: el banco de semillas, la población de plántulas, y la población de adultos. El banco de semillas es el único compartimiento con continuidad en el tiempo, dado que las semillas pueden existir en el suelo hasta cien años (Anderson, 1983).

—Las semillas en el banco germinan después de un disturbio que las devuelve a la superficie o cerca de la superficie del suelo, pues necesitan ser expuestas a la luz para germinar. Sin embargo, un cierto porcentaje (alrededor del 20%, Anderson, 1983) germina directamente sin incorporarse al banco de semillas.

—A medida que plantas de violetas se incorporan a la población y aumenta su densidad, la sobrevivencia de plántulas disminuye y eventualmente se vuelve cero. Estudios detallados en el campo han permitido comprobar que las plántulas no sobreviven si hay un adulto en un radio de tres centímetros del punto de germinación (Schellner, Newell, y Solbrig, 1983).

—Las plantas adultas tienen una tasa de mortalidad baja, que depende del tamaño que adquieren, pero eventualmente son reemplazadas por otras especies dentro del régimen de sucesión que prevalece en estos ecosistemas. Persiste entonces la población en forma de semillas en estado de dormancia en el suelo hasta el próximo evento de disturbio, en que vuelve a repetirse el proceso. Si un disturbio no ocurre por lo menos cada 50 a 100 años, la población posiblemente desaparecerá del lugar.

Dijimos que la tabla de vida es una hipótesis que nos permite hacer predicciones o proyecciones sobre el futuro de la población. Estas se pueden comprobar experimentalmente, en este caso impi-

diendo disturbios por períodos de más de 100 años en ciertas áreas del bosque, y sometiendo otras áreas a disturbios con frecuencias de 10, 20, 50 o 100 años. La predicción es que cuanto más frecuente el disturbio, mayor la frecuencia de violetas.

Pero podemos hacer otras proyecciones. Una proyección muy interesante resultó de la simulación del comportamiento de la población usando el modelo recién presentado y los valores de la tabla de vida.

Comenzando con un número fijo de semillas en el banco de semillas, simulamos el comportamiento de la población después de un disturbio (Solbrig, Sarandón, y Bossert, 1986). El modelo de simulación no sólo toma en cuenta el promedio de la tasa de sobrevivencia y fecundidad, calculada para cada clase de tamaño, sino que también toma en cuenta la variancia en estos valores. Para cada generación el modelo calcula el número de semillas en el banco de semillas, el número de plántulas, y el número de adultos. Se simuló una población de 500 adultos promedio (figura 3). El modelo también calcula la distribución de tamaños en la población, que se puede comparar con la distribución real de la que no difiere significativamente, dando más fuerza a la simulación.

El resultado más interesante es que la población oscila, sobre todo en número de plántulas, con un período de aproximadamente cinco años. La razón de esta oscilación está en el retardo del control de sobrevivencia de plántulas, que responden a la densidad de adultos al principio del año antes de que estos experimenten su propia mortalidad. Esta oscilación se puede comprobar fácilmente siguiendo a una población en equilibrio por un período de diez o más años. Nuestros estudios no son suficientemente largos para demostrar este fenómeno, pero los datos hasta ahora no contradicen esta hipótesis. También hemos podido comprobar que las oscilaciones en una población están directamente correlacionadas con la fecundidad e indirectamente con el largo del ciclo de vida. Por lo tanto, especies anuales de alta fecundidad deberían experimentar las oscilaciones mayores, y especies arbóreas de larga vida deberían tener oscilaciones muy suaves. Nuevamente no hay estudios dirigidos específicamente a contestar esta pregunta, pero las observaciones que existen no contradicen estos resultados.

El último aspecto que quiero mencionar como ejemplo del poder predictivo de la tabla de vida, es la predicción de la variabilidad genética a través del análisis de sensibilidad. La tabla de vida se puede analizar para ver qué estado o estadios afectan más la tasa de crecimiento de la población, el factor r de Fisher. La figura 4 presenta el resultado de tal análisis. Vemos que la tasa de crecimiento r , que muchas veces se sinonimiza con la adaptabilidad (fitness en inglés), es muy sensible a cambios en la

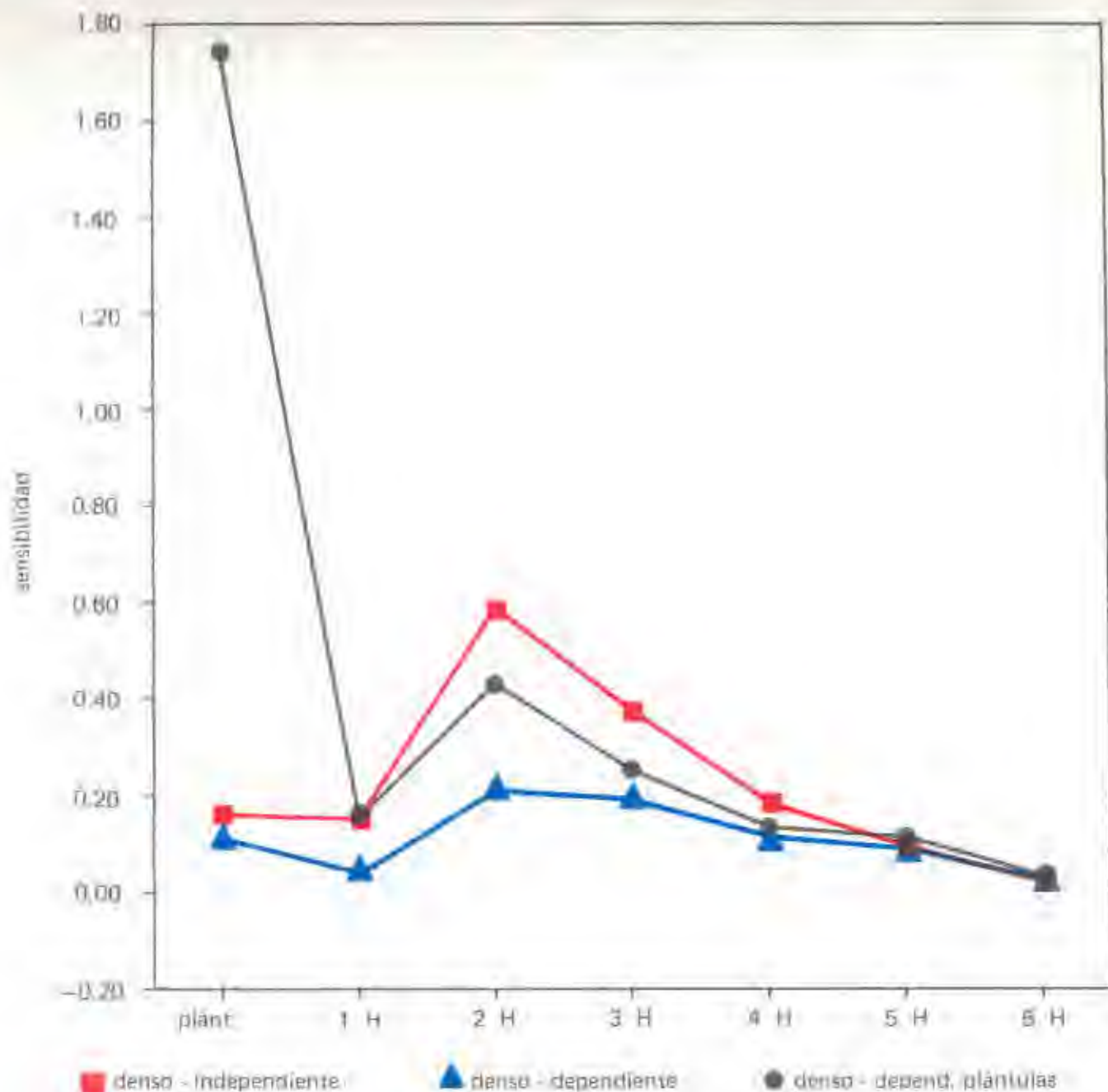


Fig. 4. Resultado del análisis de sensibilidad usando tres modelos de densidad-dependencia: (1) cuadrados: densidad-independencia; (2)

triángulos: densidad-dependencia de todos los tamaños; (3) círculos: densidad-dependencia sólo en plántulas.

sobrevivencia en los primeros estadios de la tabla de vida, las plántulas y las plantas de una y dos hojas. De acuerdo con el teorema fundamental de Fisher, esto significa que podemos hacer la predicción (proyección) de que la variabilidad genética a la sobrevivencia y la tasa de crecimiento debería ser menor en plántulas y plantas jóvenes que en plantas de gran tamaño. Esto se puede comprobar experimentalmente a través de estudios genéticos cuantitativos. Esto lo hemos hecho para ambas especies y hemos demostrado que, como se había

proyectado, la heredabilidad en estadios jóvenes es muy baja, pero es mayor en plantas de gran tamaño (Solbrig, 1981; Antlfinger, Curtis y Solbrig, 1985).

En resumen, espero haber mostrado el poder del método hipotético-deductivo para generar hipótesis, dirigir la recolección de información, y sobre todo para ayudar a descubrir relaciones que no son intuitivas, tal como es el hecho de que las plántulas afectan más la tasa de crecimiento de la población que las plantas adultas, o de que poblaciones vege-

tales son sistemas oscilatorios debido a la relación asimétrica en la competencia entre individuos de diferente tamaño.

CONCLUSION

La importancia principal del método hipotético-deductivo es como herramienta heurística, esto es, una herramienta para dirigir y disciplinar nuestra investigación. El mundo biológico es posiblemente demasiado complejo y errático para poder comprenderlo e incorporarlo en un modelo único generalizante. Tratar de producir modelos funcionales que incorporen a todo el sistema, como se trató de hacer durante el desarrollo del Programa Biológico Internacional (IBP), no es posible, debido a la no-linearidad de muchas de las interacciones que ocurren en la naturaleza, la aleatoriedad del ambiente, y la importancia del pasado evolutivo de las especies y el hecho de que los ecosistemas posiblemente no sean sistemas en equilibrio.

El objetivo principal de la ciencia en las palabras de Einstein es "poner orden en el caos de las impresiones de los sentidos". Para ello se formu-

lan hipótesis que reducen la complejidad del mundo, y permiten predicciones sobre el funcionamiento de los organismos. La aplicación ordenada del método hipotético-deductivo permite al investigador la exploración sistemática de los problemas. En cambio el enfoque cuyo objetivo es la descripción sistemática de un grupo de organismos, o de un grupo de procesos, o de la estructura de algún órgano, no lleva a generalizaciones, y las explicaciones tienden a ser *post-hoc*, y circulares, puesto que explican sólo el fenómeno que se está describiendo, y no hacen proyecciones de fenómenos nuevos y verificables.

Para finalizar debemos nuevamente repetir que la visión del mundo que nos da la ciencia es incompleta y provisoria. Pero si bien los científicos no pretenden saber en términos absolutos, y sólo saben que su visión será mejorada por futuras generaciones, la visión incompleta que ha producido la ciencia ha demostrado ser muy efectiva en el manejo de nuestro contorno. Estoy convencido de que la aplicación rigurosa y efectiva del método hipotético-deductivo a todos los aspectos de la botánica aumentará nuestra capacidad de predicción y podrá llevar a un cambio en la actitud con que las sociedades en que actuamos ven nuestra labor.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, P. D. 1983. The dynamics of longevity of *Viola fimbriatula* seeds in the soil. Ph. D. thesis, Harvard University.
- ANTLFINGER, A. E., W. F. CURTIS, y O. T. SOLBRIG. 1985. Environmental and genetic determinants of plant size in *Viola sororia*. *Evolution* 39: 1053-1064.
- BUNGE, M. 1969. La Investigación Científica, su Estrategia y su Filosofía. Barcelona: Ediciones Ariel.
- LEVIN, S. A. 1983. Some Approaches to the Modelling of Coevolutionary Interactions. En, M. Nitecki (ed.) "Coevolution", pp. 21-65. Chicago: University of Chicago Press.
- NEWELL, S. J., O. T. SOLBRIG, y D. T. KINCAID. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. *J. Ecol.* 69: 997-1016.
- SHELLNER, R. A., S. J. NEWELL, y O. T. SOLBRIG. 1982. Studies on the population biology of the genus *Viola*. IV. Spatial patterns of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *J. Ecol.* 70: 273-290.
- SOLBRIG, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080-1093.
- SOLBRIG, O. T., W. F. CURTIS, S. J. NEWELL, y D. T. KINCAID. 1986. Studies on the population biology of the genus *Viola*. VI. The demography of *Viola fimbriatula* and *V. lanceolata*. *J. Ecol.* (submitted).
- SOLBRIG, O. T., S. J. NEWELL, y D. T. KINCAID. 1980. The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.* 68: 521-546.
- SOLBRIG, O. T., R. SARANDON, y W. BOSERT. 1986. A density dependent growth model of a perennial herb, *Viola fimbriatula*. *Amer. Nat.* (in press).

LA BOTANICA ECONOMICA: UN PUNTO DE VISTA

Por Arturo Gómez-Pompa^{1,2}

En 1975 tuve la oportunidad única de planear, iniciar y dirigir una nueva institución en México para el estudio de los recursos naturales renovables del país: el Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (INIREB). Esta coyuntura me permitió diseñar desde un principio los programas y proyectos de investigación así como la filosofía de la misma. De hecho me permitió experimentar sobre la investigación misma y cuestionar los enfoques que prevalecían en México (Gómez-Pompa y Giddings, 1986).

Mi primera decisión fue la de crear programas de investigación en botánica económica y en etnobotánica, ya que son los campos claramente identificados como directamente relacionados con los estudios de los recursos vegetales actuales y potenciales. Después de discutir esta posibilidad con varios colegas y colaboradores decidí no hacerlo.

Cuando Enrique Forero me invitó a presentar mis puntos de vista sobre el futuro de la botánica económica en la América Latina, además de agradecerlo, me permitió recordar las sesiones de meditación y discusión al inicio de los trabajos del INIREB. El objetivo de mi presentación será precisamente ese: compartir con Uds. mis dudas e ideas sobre este importantísimo campo de la botánica moderna.

La botánica económica es una importante especialidad de la botánica, que difícilmente puede definirse, ya que se ocupa de todos aquellos aspectos

relacionados con la búsqueda y desarrollo de nuevas especies y productos vegetales de interés económico. Esto significa que investigaciones de todo tipo: morfológicas, taxonómicas, agronómicas, químicas, citológicas, antropológicas, etc., son investigaciones de esta especialidad, con tal que se realicen sobre plantas de interés económico. De hecho estas investigaciones constituyen en realidad la aplicación de la botánica. Si ojeamos algunos números de la revista *Economic Botany* nos daremos cuenta de la enorme diversidad de tipos de investigaciones que se incluyen en esta área de la botánica.

Con el concepto no tuvimos problemas, ya que nuestro objetivo institucional era el estudio de los recursos bióticos, o sea el estudio de plantas y animales de interés para la sociedad. El problema era la falta de un cuerpo teórico propio y por ende de una estructura metodológica de esta especialidad.

Si yo quiero establecer un programa en botánica económica, ¿por dónde empiezo? ¿Por la taxonomía de las plantas? ¿o por la genética, la fitoquímica o la ecología? ¿Cómo puedo hacer una taxonomía de un grupo de plantas de interés económico sin involucrar aquellas que no lo tienen? ¿Con cuáles taxa deberíamos empezar? ¿Qué investigaciones se deberían hacer?

Todas estas preguntas nos las hicimos y encontramos un universo tan amplio que nos hacía difícil tomar una decisión razonada. Esto es especialmente importante para países con pocos recursos humanos y económicos. Ya que el escoger una línea u otra significa comprometer por varios años a los pocos investigadores y a los pocos recursos disponibles. Por tal motivo decidimos tomar otra ruta en nuestra búsqueda de programas de investigación.

El siguiente problema con el que nos topamos fue el de crear un programa en etnobotánica. A

1 Dept. of Botany & Plant Sciences, University of California-Riverside, Riverside, California 92521, USA.

2 La participación del Dr. Arturo Gómez-Pompa en el IV Congreso Latinoamericano de Botánica fue financiada parcialmente por el Fondo Colombiano de Investigaciones Científicas, COLCIENCIAS.

diferencia del caso anterior, esta especialidad de la botánica sí tiene un marco teórico más o menos bien aceptado, quizá prestado de la antropología y la historia, pero que aglutina a la mayoría de sus investigadores. La etnobotánica concebida como el estudio de las sabidurías botánicas tradicionales concretiza su campo de acción y les da el marco teórico a sus seguidores (Barrera M. 1979).

Este marco teórico parte de la aceptación de que existe y existía en el pasado una ciencia empírica (ciencia "folk") que produjo conocimientos y avances espectaculares en el manejo de las plantas y la naturaleza (Gómez-Pompa et al. 1986). Estos conocimientos son el objeto central de estudio de la etnobotánica. Sus avances son aún modestos, ya que la mayoría de las investigaciones se han enfocado a recopilar los conocimientos mismos y no a la forma de transmitirlos y adquirirlos y tampoco al impacto sobre la sociedad y la naturaleza. Estamos por decirlo así en la etnobotánica alfa, lo cual no significa un menosprecio a estos trabajos, sino una aceptación del nivel de ignorancia en el que nos encontramos.

Otro problema con el que me he encontrado es el de poder separar la botánica económica de la etnobotánica. Para algunos la etnobotánica se le debe considerar como la botánica económica de los pueblos "primitivos" o "subdesarrollados". Para otros no hay diferencia entre las dos, ya que de hecho la etnobotánica estudia los conocimientos tradicionales de las plantas y estos en su mayoría se refieren a los usos de las plantas. En muchos sentidos la etnobotánica es, por decirlo así, la precursora de la botánica económica, o quizá la botánica económica "folk".

Si la botánica económica tiene como principal objetivo la búsqueda de nuevas especies, productos o usos de plantas que sean incorporadas a la economía mundial, entonces una de sus funciones es la legitimación a la luz de la ciencia moderna de las sabidurías tradicionales, o sea de la etnobotánica.

Es importante destacar el hecho de que la mayoría de los hallazgos de nuevos recursos vegetales es en realidad el descubrimiento de los usos tradicionales de las culturas antiguas. El descubrimiento científico de nuevas variedades o razas de maíz, frijol, arroz, ha sido un acontecimiento importante, pero no se le coloca en su debido lugar ya que estos taxa fueron creados y nombrados por culturas que nos precedieron (Hernández X., 1970). Los usos del hule, el chocolate y la quina no son nuevos, son muy antiguos y son fruto de la ciencia empírica basada en la observación y "experimentación" de nuestros antepasados.

El entender esto nos ha permitido ubicar con mayor claridad el tipo de investigaciones que podemos emprender en el futuro que puedan hacernos avanzar en el conocimiento de la naturaleza y al

mismo tiempo procurar que estos avances puedan ayudar a los grupos rurales marginados, que son los herederos de la ciencia tradicional y de los conocimientos que nos han permitido estar en donde estamos.

Todo esto está claro, sin embargo nuestro problema inicial sigue estando en pie. ¿En qué criterios debemos basarnos para establecer las prioridades en la investigación de los recursos vegetales?

La clave de todo esto la tenemos en la formulación clara de los problemas que deseamos resolver, toda nuestra capacidad debe enfocarse a esta etapa crucial de la investigación científica. A veces se nos olvida, y nos lanzamos a conseguir datos sin saber para qué los queremos. Este enfoque de los datos primero y el problema después, ha costado mucho tiempo malgastado y muchos recursos dilapidados.

Esto me lleva a un problema crucial en estos campos de la botánica aplicada. Nuestra investigación al ser aplicada deberá beneficiar a alguien. Este es un aspecto que también debe tomarse en consideración en la planeación de estas investigaciones. Es claro que nuestra función como científicos es contribuir al avance de la humanidad, sin embargo el tipo de investigación y el tipo de problema por resolver tendrán fuerte influencia en la aplicación de los resultados. Así, por ejemplo, un estudio farmacológico de infusiones medicinales de uso común en un medio rural dará información de gran importancia para el pueblo y para las autoridades sanitarias. Quizá puedan servir de base para estudios más profundos por alguna industria farmacéutica, sin embargo su objetivo no es ese. En cambio un estudio sobre nuevos aceites industriales evidentemente estará orientado hacia la industria aceitera nacional o internacional.

Ambos enfoques son válidos e importantes, sin embargo es necesario estar conscientes de esto, especialmente en los países en desarrollo, y lograr un equilibrio de los recursos que se dediquen a ambas orientaciones.

En el caso de INIREB las prioridades y selección de los programas y proyectos de investigación obedecieron a tratar de contestar algunas de las siguientes preguntas:

¿Cuáles son los recursos vegetales del país?

¿Qué alternativas productivas tienen los campesinos de escasos recursos del trópico a la agricultura nómada o a la ganadería extensiva?

Dada la intensa deforestación del trópico húmedo mexicano, ¿qué alternativas de reforestación podríamos sugerir que permitieran una conservación de la diversidad biológica y recursos para el desarrollo?

¿Qué opciones de planificación territorial podemos desarrollar que tomen en cuenta los intereses de la nación y los intereses individuales y que permitan un uso conservacionista de los recursos naturales?

No voy a tratar en detalle las investigaciones que se han realizado en INIREB basadas en este enfoque, creo que viendo sus publicaciones Uds. podrán darse cuenta de lo realizado y también de lo mucho no realizado.

A continuación voy a dar algunos ejemplos de investigaciones exitosas en la botánica económica (en sentido amplio) de dos especies vegetales silvestres mexicanas que quizá sirvan para clarificar mis ideas: la *Dioscorea composita* y el *Brosimum ali-castrum*.

LAS DIOSCOREAS MEXICANAS Y LA INDUSTRIA FARMACEUTICA

Yo creo que el descubrimiento de la diosgenina de los barbascos mexicanos (*Dioscorea composita* Hemsl., *Dioscorea floribunda* Mart & Gal. y *D. mexicana* Guill.) como materia prima para la elaboración de hormonas esteroideas es el más importante de la botánica económica de los tiempos modernos. El ejemplo es interesante ya que se trata de una serie de investigaciones que aparentemente están totalmente desconectadas de los usos tradicionales. Sin embargo, como veremos, esto no es del todo cierto. Una recopilación de las principales investigaciones que lograron este éxito podría ser útil para vislumbrar el futuro de otras investigaciones.

En 1894 el botánico japonés Makino describe una nueva especie de *Dioscorea* de Japón, la *D. tokoro*. Esta especie crece silvestre en abundancia en la vegetación secundaria al pie de las zonas montañosas de Japón (Ohwi, 1965). La medicina tradicional china además de saber que sus rizomas eran tóxicos para los peces, la usaba por sus propiedades diuréticas en el tratamiento del reumatismo y la artritis, y también conocía sus propiedades anticoagulantes (Duke & Ayensu, 1985; Perry, 1980).

En 1937 fitoquímicos japoneses describen una nueva sapogenina esteroidal, la diosgenina, de los rizomas de esa especie.

En 1940 el Profesor Roussel Marker, de la Universidad Estatal de Pennsylvania, escribe el primero de sus artículos clásicos sobre el tema en el que describe el proceso químico para transformar la diosgenina de la *D. tokoro* japonesa en las hormonas animales progesterona y testosterona. Este descubrimiento se convierte en uno de los más sensacionales de la industria fitoquímica moderna y la base para una industria con valor de muchísimos millones de dólares. El descubrimiento del proceso para transformar una molécula de origen vegetal en

una molécula animal activa: las hormonas esteroideas y sus derivados, estaba hecho; el problema siguiente consistía en conseguir materia prima abundante para proceder a la escala industrial.

En 1942 el propio Marker se lanza a la búsqueda de especies silvestres de *Dioscorea* en México, ya que la literatura seguramente le indicó que en México existen más de 50 especies silvestres de este género. En Veracruz él encuentra la *Dioscorea mexicana*, una especie con un enorme rizoma epigeo al que le debe su nombre común de "cabeza de negro" que se usaba localmente como sustituto de jabón, por la espuma que producen sus sapogeninas, y también como veneno para peces, y posteriormente la *D. composita*, una especie secundaria muy abundante y con rizoma hipogeo, conocida también como "barbasco" (nombre vulgar genérico con el que se conoce a todas las plantas con propiedades tóxicas para los peces).

Al hacer el análisis químico, encontró porcentajes de diosgenina superiores a los de la *D. tokoro*; y con varias toneladas de los barbascos mexicanos fabrica tres kilos de progesterona (Witzmann, 1981).

Con las hormonas en la mano en 1943 se presenta a un laboratorio comercial en México (Laboratorios Hormona) dedicado a producir hormonas esteroideas extraídas de órganos de animales de los rastros, y les pregunta, ¿cuánto pagarían por un gramo de progesterona? y le contestaron que unos \$ 80.00-200.00 Dlls. el gramo. El sacó de su maleta un kilo de progesterona y se los ofreció a la venta. Los dueños no lo podían creer, ya que la producción mundial era de sólo unos cuantos kilos. El resto de esta historia es el nacimiento de los laboratorios Syntex con Marker como socio. Al poco tiempo Marker después de un disgusto con sus socios deja Syntex y desaparece de la vida académica e industrial en el campo de los esteroideos, pero quedó para siempre su contribución a la humanidad.

Todo este capítulo de la historia de los esteroideos mexicanos ha sido descrita en versiones distintas fascinantes por diversos autores (entre otros: Giral, 1957; Kreig, 1964; Gereffi, 1983).

Posterior a esta etapa crucial inicial, varias compañías se establecieron en México para usar la diosgenina de los barbascos mexicanos. La lucha por el control del mercado mundial, basada en una industria sostenida por una planta silvestre en un país en desarrollo es una de las clásicas en la historia reciente de la industria farmacéutica transnacional y es una historia que aún se está viviendo. En ella se encuentran todos los elementos imaginables usados en la conquista de los mercados en el mundo entero: competencia comercial y tecnológica, patentes, oligopolios, monopolios, corrupción, espionaje industrial, política internacional, luchas campesinas, nacionalizaciones, etc.

La industria esteroideal mexicana fue la base de una industria con valor de varios miles de millones de dólares de ventas que ha involucrado a prácticamente todos los grandes laboratorios farmacéuticos del mundo.

En el pleno desarrollo de la industria esteroideal en México en los años 50's y 60's, se inicia en el mundo una búsqueda de otras especies de *Dioscorea* o especies de otras familias que pudieran tener precursores esteroidales. Los resultados de estas exploraciones fueron también exitosos, unos fueron publicados en revistas científicas y muchos otros más quedaron inéditos en los archivos de las compañías de esteroides. Lo que sí se sabe es que se encontraron muchos compuestos esteroidales en distintas familias que podrían sustituir a la diosgenina de los barbascos mexicanos.

Otra acción emprendida fue la de tratar de domesticar las especies silvestres, ya que existía el temor de que la materia prima silvestre se acabara por la intensa explotación a la que estaba sometida (más de 50.000 toneladas por año). Varias experiencias técnicamente exitosas están reportadas en la literatura sobre el cultivo de dioscóreas (PROQUINA-SYNTEX, 1981; INIF, 1967-1968).

La preocupación de que la materia prima silvestre se llegara a escasear o agotar debido a un ritmo de explotación que era superior a las 50.000 toneladas anuales de rizomas frescos, provocó que el gobierno mexicano, en cooperación con las industrias de esteroides establecidas en México, iniciara uno de los más notables esfuerzos de investigación botánica en la historia del México moderno: los estudios sobre la ecología de las dioscóreas (Hernández X., 1972; *ibid et al.*, 1972).

Para realizarlos se creó una Comisión especial con el objetivo de conocer la ecología de las especies comerciales, conocer los efectos de la explotación sobre los suministros disponibles, sugerir métodos conservacionistas para su explotación y trabajar en la domesticación de estas especies. Los resultados fueron también exitosos y los hallazgos y recomendaciones, unidos a las características naturales de la especie, permitieron que las poblaciones silvestres se mantuvieran en abundancia hasta la fecha. Las investigaciones de la Comisión de dioscóreas se realizaron en forma continua por más de diez años y de ellas se obtuvieron datos fundamentales no sólo para el conocimiento de la ecología de las especies comerciales de este género sino de la vegetación y de la flora tropical de la Vertiente del Golfo de México.

La botánica mexicana actual está ligada históricamente a los trabajos de la Comisión en casi todas sus áreas: ecología, taxonomía, etnobotánica, conservación, etc.; lo mismo que los proyectos (Flora de Veracruz, Regeneración de Selvas, Demografía Vegetal, etc.) e incluso el inicio de instituciones

como son: el INIREB, el Jardín Botánico y las Estaciones de Biología del Instituto de Biología de la UNAM y el Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados. Los cerebros iniciales de toda esta etapa fueron Faustino Miranda y Efraím Hernández Xolocotzi. El promotor fundamental fue el Dr. Enrique Beltrán, quien fungía en esa época como la máxima autoridad forestal del Gobierno Federal de México.

El último capítulo de esta historia, que aún no se cierra, ha sido un conflicto entre las empresas esteroidales y el Gobierno de México. Este conflicto se genera por líderes campesinos que al buscar mejores precios para los campesinos recolectores del barbasco lograron que el Gobierno nacionalizara el barbasco y creara una Compañía Paraestatal para comercializar el barbasco, Proquivemex (Productos Químicos Vegetales Mexicanos).

Este conflicto provocó una interesante y contradictoria escasez en la demanda de la materia prima, disparada por el aumento de los precios de la misma y un boicot por parte de las compañías que se negaron a comprar el barbasco al nuevo precio. Aunado a todo esto ocurrió un inexplicable congelamiento de los precios que se pagaban a los recolectores de barbasco.

El enfrentamiento provocó una alarma internacional en la industria farmacéutica mundial, y aceleró el proceso de sustitución de materia prima que ya estaba en marcha por parte de casi todos los laboratorios, tanto los ubicados en México como los del extranjero.

Diosgenina de otras especies de *Dioscorea* (especialmente de China Popular) y de cultivos de las especies mexicanas, entraron al mercado para sustituir a la diosgenina mexicana. Pero lo más importante fue la entrada de otras sapogeninas obtenidas de otras familias de plantas (hecogenina de las Agavaceae y solasodina de Solanaceae), y especialmente la ampliación del uso de los esteroides de la soya (citosterol y estigmasterol); que gracias a procesos microbiológicos pudieron sustituir a la diosgenina (Aplezweig, 1980). Todo esto aceleró la pérdida del predominio de México en este campo.

Ante el fracaso de PROQUIVEMEX en la comercialización del barbasco, decidió entrar al mercado farmacéutico internacional de esteroides, en donde tampoco tuvo éxito. En la actualidad se dedica principalmente a procesar otros productos farmacéuticos para su venta al sistema gubernamental mexicano de salud. Durante este tiempo varias compañías cerraron o disminuyeron notablemente sus operaciones en México, en cambio otras quedaron y continúan usando al barbasco mexicano.

Esta historia del barbasco mexicano y la industria de esteroides nos enseña varias lecciones:

- La importancia de la investigación taxonómica y florística como base fundamental para la búsqueda de nuevos productos.
- La importancia de las especies secundarias de los trópicos como opciones importantes para la humanidad.
- La importancia de la coordinación entre la investigación taxonómica y la fitoquímica.
- El papel de la industria como promotor de la investigación aplicada.
- La claridad del planteamiento de los problemas de cada investigación que se realizó.
- El impacto negativo que puede producirse en cualquier proyecto el no tomar en cuenta a las poblaciones locales en los programas de desarrollo industrial.
- El potencial de las floras tropicales en productos biológicamente inactivos que por transformación química pueden ser proveedores de sustancias importantes para la humanidad.
- La importancia de los conocimientos tradicionales sobre los usos y propiedades de las plantas silvestres como indicadores indirectos de principios activos.
- La opción del cultivo de especies silvestres económicamente importantes, para evitar su empobrecimiento genético o escasez.
- La posibilidad de desarrollar métodos conservacionistas para la explotación de especies silvestres.
- Los recursos vegetales de gran importancia económica pasan a formar parte de una economía internacional manejada y controlada por los grandes capitales y la industria multinacional.
- La competencia industrial en recursos vegetales de gran importancia económica sólo se puede dar con base en competencia técnica y de conocimientos, los argumentos políticos poco valen para las grandes empresas multinacionales.
- Las grandes empresas que se benefician de productos silvestres deben contribuir, como sucedió en México, al apoyo de investigaciones que aumenten los recursos humanos de alto nivel en los países poseedores de los recursos y que beneficien a los pobladores de las regiones en donde se encuentran estos recursos.

Pero quizá lo más importante es que todas las investigaciones realizadas fueron disparadas por problemas concretos que permitieron plantear

hipótesis y esto marcó una buena parte de las observaciones y experimentos que se realizaron.

LA HISTORIA DEL *BROSIMUM ALICASTRUM*

En contraste con la reciente historia del barbasco, la historia del "ramón" se remonta a la antigüedad. Es una historia también exitosa pero en una escala totalmente distinta.

Un descubrimiento reciente ha sido el hecho de reconocer que una gran cantidad de selvas primarias altas del trópico mexicano y centroamericano han sido el producto de antiguos sistemas silvícolas practicados desde hace miles de años por las culturas tropicales mesoamericanas. El ejemplo más usado para probar esto ha sido el del árbol conocido con los nombres de "osh", "ojosh", "ojoche", "ojite" y "ramón" (*Brosimum alicastrum* Sw.).

Las primeras observaciones en este contexto se las debemos al botánico C. L. Lundell (1937), quien hizo notar la abundancia de esta útil especie silvestre en las zonas arqueológicas mayas. La asociación frecuente de esta especie con otras también de gran importancia alimenticia (como el chicozapote (*Manilkara zapota*), el sapote negro (*Diospiros digyna*), el mamey (*Calocarpum mammosum*)) las atribuyó a un antiguo manejo por los mayas.

El antropólogo Puleston (1968) en su búsqueda por sistemas de subsistencia de los antiguos mayas, distintos al maíz, sugirió la posibilidad de que las semillas del "ramón" pudieron haber sido un importante sustituto del maíz, especialmente en tiempos de escasez, ya que hasta la fecha así se usa en varias regiones de México, y los códices lo confirman. El realizó innumerables experiencias sobre la producción de semilla en selvas "naturales" y sistemas posibles de almacenamiento.

Estudios ecológicos realizados en la vertiente del Golfo de México, por diversos investigadores, especialmente por la Comisión de Dioscóreas antes mencionada, encontraron que dichas selvas no sólo se les encuentra en los sitios arqueológicos sino en prácticamente toda la zona tropical mexicana (Rzedowski, 1981).

Ante estas evidencias hubo dos principales interpretaciones: una que negaba la posibilidad de que el "ramón" hubiera sido cultivado, ya que su abundancia podría ser explicada por factores naturales y por sus requerimientos ecológicos y capacidad adaptativa natural (Lambert y Amason, 1982) y la otra que planteaba el origen cultivado o protegido de estas selvas (Barrera et al. 1977).

La evidencia más notable la encontramos en los huertos mayas de Yucatán, en donde aún se cultiva el "ramón" en prácticamente todos los huertos que

se han estudiado y al valor de uso que le dan prácticamente todas las culturas mesoamericanas.

Nuevos estudios nos vienen aportando cada vez más datos que confirman el origen antropógeno de esta vegetación (Peters, 1983; Alcorn, 1983; Gómez-Pompa et al. 1984; Gómez-Pompa, 1987) y con ello se abren nuevas líneas en la investigación en la silvicultura tropical y en la conservación biológica de las selvas (Amo, 1984).

La posibilidad de usar las semillas de este árbol como alimento humano en la actualidad puede ser una alternativa digna de consideración. Sin embargo, los estudios principales realizados en este campo han estado orientados a investigar las semillas como posible sustituto de granos en los alimentos concentrados para aves y puercos. Los resultados han sido positivos (Pardo y Sánchez, 1980), sin embargo el gran obstáculo ha sido el precio. Los granos actualmente usados, algunos importados, tienen un precio menor y por tanto el "ramón" compite desfavorablemente. Sin embargo los miles de ramones cultivados por los campesinos en sus huertos en el trópico mexicano son fuente continua de forraje y granos para sus animales domésticos.

Los estudios autoecológicos que se llevan a cabo sobre esta especie en las selvas "naturales" dominadas por esta especie nos indican la excelente posibilidad de tener métodos de manejo que aseguren su utilización y conservación por los campesinos de las zonas en donde estas selvas aún persisten. Pero quizá lo más importante es la posibilidad real de regenerar selvas artificiales útiles hacia el futuro, en la misma forma en que lo hicieron nuestros antepasados (Caamal & Amo, 1986).

Todas las investigaciones antes mencionadas han sido llevadas a cabo por investigadores de INIREB. Sus trabajos no han creado ninguna industria multimillonaria. Sin embargo su proyección hacia un futuro creo que es la acertada, ya que se incide en uno de los problemas más críticos de la humani-

dad actual: la conservación de la diversidad biológica de los trópicos a través de métodos productivos que beneficien al campesino de las zonas selváticas en forma permanente.

¿Qué lecciones podemos sacar de este ejemplo?

- Que existen especies arbóreas tropicales que pueden cumplir propósitos múltiples: madera, alimento, soporte para cultivo de epífitas, trepadoras, sombra y especialmente como elementos arquitectónicos para reconstruir selvas diversificadas.
- Que muchas selvas consideradas como vírgenes han sido objeto de manipulación (cultivo, protección, aclareo, etc.), por culturas tradicionales tropicales.
- Que los recursos que ahora consideramos como nuevos son sólo redescubrimiento de antiguos usos.
- Que la botánica económica y la etnobotánica están íntimamente ligadas y que la clave está en el problema por resolver más que en la disciplina por seguir.
- Que cuanto más avanzamos más nos damos cuenta de lo que ignoramos. No sabemos cómo cultivar la especie, no sabemos las variedades que existen, no sabemos sus enfermedades, la fitoquímica detallada de frutos, semillas y látex no se ha hecho, la ciencia moderna sabe muy poco de las demás especies de este importante género.

A mi parecer este tipo de especies tienen una altísima prioridad ya que sus resultados pueden dar beneficios a un gran número de campesinos de escasos recursos y si su cultivo se promueve se contribuirá indirectamente a regenerar selvas artificiales "tipo maya" que proveerán hábitats para infinidad de especies de plantas y animales, que aún no sabemos si nos serán de importancia en el futuro.

BIBLIOGRAFIA

ALCORN, J. B. 1983. El Te'om Huatesco: Presente, Pasado y Futuro de un Sistema de Silvicultura Indígena. *Biótica* 8(3): 315-325.

AMO, S. del 1984. Artificial Regeneration of a Rain Forest. Management of Secondary Succession. MAB-UNESCO. Document.

APLEZWEIG, N. 1980. Steroid drugs from botanical sources: future prospects. In: E. Campos-López (ed.). *Renewable Resources. A Systematic Approach*. Academic Press. pp. 369-378.

BARRERA M., A. 1979. La Etnobotánica. In: A. Barrera M. (ed.) *La Etnobotánica: tres puntos de vista y una perspectiva*.

Cuadernos de Divulgación del INIREB. Xalapa, Veracruz. pp. 19-25.

BARRERA M., A., A. GOMEZ-POMPA & C. VAZQUEZ-YANES. 1977. El Manejo de las Selvas por los Mayas: Sus Implicaciones Silvícolas y Agrícolas. *Biótica* 2(2): 47-60.

CAAMAL, M. J. A. & S. DEL AMO 1986. La Milpa Múltiple como Punto de Partida del Manejo de la Sucesión Secundaria. Turrialba. En prensa.

DUKE, J. A. & E. S. AYENSU 1985. *Medicinal plants of China*. Reference Publications Inc.

- GEREFFI, G. 1983. *The pharmaceutical industry and dependency in the third world*. Princeton University Press. 291 pp.
- GIRAL, F. 1957. Las dioscóreas en la industria farmacéutica. *Rev. Soc. Cub. Botánica* 14 (1-2): 12-16.
- GOMEZ-POMPA, A. 1962. Notas botánicas sobre alguna dioscóreas de importancia farmacéutica. *Ciencia Mex.* (21): 221-229.
- GOMEZ-POMPA, A. 1987. On Maya Sylviculture. *Mexican Studies*. In Prensa.
- GOMEZ-POMPA, A., S. FLORES & V. SOSA 1984. El Uso de las Selvas por los Mayas II: el "Peet Koot" un Eslabón Perdido entre las Selvas y los Huertos Familiares Mayas. Trabajo presentado en el Simposio sobre Biogeografía de Mesoamérica. Mérida, Yuc. México. En Prensa: Interciencia.
- GOMEZ-POMPA, A., J. CABALLERO & K. TRUMAN 1986. The roots and aspirations of mexican ethnobotany. Manuscript prepared for the book: *Ethnobotany Today*, R. E. Schultes (ed.).
- GOMEZ-POMPA, A. & L. GIDDINGS 1986. INIREB's new approach to applied research, development and teaching. *Journal'86. Annual Report of the World Resources Institute*. Washington, D. C. pp. 32-40.
- HERNANDEZ X., E. 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. Colegio de Postgraduados. Chapingo. México. 69 pp.
- HERNANDEZ X., E. 1972. Utilización de los recursos naturales del trópico de México con relación a la producción de *Dioscorea composita* Hemsl. *Publ. Esp. Inst. Nac. Inv. For. México* 8: 125-130.
- HERNANDEZ X. E., A. GOMEZ-POMPA & J. CHAVELAS 1972. Contribuciones de la Comisión de Estudios sobre Ecología de Dioscóreas en México. *Publ. Esp. Inst. Nac. Inv. For. México* 8: 19-27.
- INIF. 1967-1968. V Informe de la Comisión de estudios sobre la Ecología de Dioscóreas. *Publ. Inst. Inv. For. México*. 323 pp.
- KREIG, M. B. 1964. *Green Medicine*. Rand McNally & Co. 462 pp.
- LAMBERT, J. D. H. & T. ARNASON 1982. Ramón and Maya ruins: an ecological, not an economic relation. *Science* 216: 298-299.
- LUNDELL, C. L. 1937. *The Vegetation of Petén*. Carnegie Institution of Washington Publ. 478.
- OHWI, J. 1965. *Flora of Japan*. Smithsonian Institution. Washington D. C. (traducción al inglés).
- PARDO, E. & C. SANCHEZ 1980. *Brosimum alicastrum*. Recurso silvestre tropical desaprovechado. Cuadernos de Divulgación de INIREB. 31 pp.
- PERRY, L. M. 1980. Medicinal plants of east and southeast Asia: attributed properties and uses. The MIT Press. p. 127.
- PETERS, CH. M. 1983. Observations on Maya subsistence and the ecology of a tropical tree. *American Antiquity* 48: 610-615.
- PROQUINA-SYNTEX, 1981. El cultivo del barbasco en México. Informe Interno. INIF.
- PULESTON, D. E. 1968. *Brosimum alicastrum* as a Subsistence Alternative for the Classic Maya of the Central Southern Lowlands. Tesis de Maestría (M. A.). University of Pennsylvania.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, 432 pp.
- WITZMAN, R. F. 1981. *Steroids. Keys to life*. Van Norstrand Co. 249 pp.

CARBOIDRATOS DE RESERVA EM PLANTAS SUPERIORES E SUA IMPORTANCIA PARA O HOMEM

Por *Sonia M. C. Dietrich*^{1,3} y
*Rita C. L. Figueiredo Ribeiro*²

INTRODUÇÃO

Sementes, tubérculos, bulbos, rizomas e outros tipos de sistemas subterrâneos espessados acumulam compostos de reserva e constituem verdadeiros reservatórios energéticos, que podem ser utilizados tanto pelo homem, como fonte de carbono, energia e matérias primas para diversos fins, como pelas próprias plantas, para o desenvolvimento do embrião durante a germinação das sementes, ou das gemas, durante a brotação.

Dentre as reservas armazenadas pelas plantas, além das proteínas e lípideos, destacam-se os carboidratos, pela abundância, ubiqüidade e multiplicidade de usos, podendo ocorrer na forma de açúcares solúveis de pequeno peso molecular, como a sacarose e os componentes da série rafinose, ou na forma de oligo e polissacarídeos, dentre os quais destacam-se o amido, a inulina, os glucanos, os galactanos, os mananos e seus derivados. Das características químicas e físico-químicas desses compostos dependem o seu metabolismo e utilização pelas plantas, assim como o seu aproveitamento pelo homem.

O presente trabalho pretende, sem ser exaustivo, abordar os principais aspectos sobre as características estruturais, o metabolismo e os usos dos carboidratos de plantas superiores, como uma con-

tribuição, para motivar maiores estudos sobre os mesmos, em plantas nativas da América Latina.

PRINCIPAIS CARBOIDRATOS DE RESERVA DAS PLANTAS: OCORRÊNCIA, PROPRIEDADES E USOS

Apesar da considerável diversidade de estruturas possíveis resultantes da variação das posições das hidroxilas nas moléculas de um açúcar e das recombinações dessas unidades entre si, os tipos de carboidratos de reserva comumente encontrados em plantas são em número bastante reduzido. Essa resenha será dedicada apenas a esses carboidratos, dada sua importância para as próprias plantas, como para o homem.

Açúcares solúveis de baixo peso molecular

A sacarose α -D-glucopiranosil (1-2) β -D-frutofuranosídeo) é o mais abundante e universal dissacarídeo das plantas. A estabilidade estrutural desse açúcar, bem como sua extrema solubilidade em água (179 g/100 ml) permitem que o mesmo seja o principal carboidrato translocável das plantas (Akasawa & Okamoto, 1980).

Os produtos oriundos da fotossíntese são translocados na forma de sacarose para os órgãos de reserva (sementes, bulbos, tubérculos, etc.) nos quais é, geralmente, transformada em outras substâncias (amido, inulina, etc.) podendo ser, entretanto, armazenada na forma livre em algumas espécies, como *Saccharum officinalis* (cana-de-açúcar) e *Beta vulgaris* (beterraba açucareira).

1,2 Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, Instituto de Botânica, Caixa Postal 4005, 01000 São Paulo, S. P., Brasil.

3 La participación de la Dra. Sonia M. C. Dietrich en el IV Congreso Latinoamericano de Botánica fue financiada en gran parte por el Programa UNESCO/RELAB.

In vivo, a sacarose é hidrolisada pelas invertases, produzindo quantidades equimolares de glicose e frutose. Nos colmos de cana-de-açúcar (Hatch et al., 1963) e no xilopódio de *Ocimum nudicaule* (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981) a maior atividade invertásica está associada ao período de intenso crescimento das plantas. Alternância de temperaturas baixas e altas (5°C e 28°C) estimulam a atividade dessa enzima em fragmentos de xilopódio de *O. nudicaule* (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1983).

Por outro lado, o acúmulo de sacarose observado em órgãos de reserva amiláceos armazenados a 2-5°C é devido à ativação, por baixas temperaturas, de várias enzimas hidrolíticas (Pollock & Rees, 1974). Nessas condições, o acúmulo de sacarose estimularia também a atividade invertásica, que é uma enzima cuja síntese é regulada pelo próprio substrato (Moll, 1972; Matsushita e Uritani, 1974).

Os oligossacarídeos da série rafinose, ou seja o trissacarídeo rafinose (α -D-galactopiranosil -(1-6)- α -D-glucopiranosil-(1-2)- β -D-frutofuranosídeo) e o tetrassacarídeo estaquiose (α -D-galactopiranosil-(1-6)- α -D-galactopiranosil -(1-6)- α -D-glucopiranosil-(1-2)- β -D-frutofuranosídeo) são também bastante difundidos, ocorrendo em todas as partes da planta, principalmente em órgãos de reserva. Esses compostos são sintetizados a partir da incorporação de unidades de galactose à molécula de sacarose e, quando hidrolisados pela ação da α -galactosidase, liberam galactose livre (que normalmente é rapidamente metabolizada) e sacarose.

Dessa forma, esses oligossacarídeos atuam como compostos de reserva de rápida disponibilidade para a planta, além de estarem associados, juntamente com a sacarose, à crioproteção, em plantas de clima frio (Beck & Hopf, 1982; Keller & Matile, 1985).

A maioria das sementes possui pequenas quantidades de açúcares solúveis, quando maduras, com exceção de algumas espécies, como *Acer saccharum*, *Glycine max* e *Lupinus* spp. (Halmer, 1985); na maioria desses casos, rafinose é o principal componente.

A sacarose é utilizada pelo homem, principalmente na alimentação e como adoçante. Entretanto, com o advento da alcoolquímica, tornou-se o substrato mais empregado para fermentações microbiológicas, na produção de álcool. Os oligossacarídeos da série rafinose têm tido utilização semelhante, devido a sua fácil conversão a sacarose (Beck & Hopf, 1982).

Amido

O amido é o mais importante polissacarídeo de reserva das plantas e, sendo insolúvel em água,

pode ser estocado nas células vegetais em grande quantidade, sem afetar a pressão osmótica das mesmas. Nas plantas superiores, este composto é armazenado em plastídeos especiais, os amiloplastos, onde é formado, como já dito, principalmente a partir da sacarose translocada para esses órgãos. É um polímero constituído de unidades de D-glicose unidas por ligações α -(1-4) e ramificações α -(1-6). O amido ocorre na planta como uma mistura de dois glucanos estruturalmente distintos, a amilose, de cadeia linear e a amilopectina, de cadeia ramificada. As proporções desses dois componentes varia de espécie para espécie e, na mesma espécie, das condições fisiológicas ou do grau de desenvolvimento do órgão (Whistler & Smart, 1953; Stumpf & Conn, 1980).

Durante o processo de germinação de sementes e durante a brotação de gemas de órgãos vegetativos de reserva, o amido é degradado através da ação das amilases e das fosforilases produzindo fundamentalmente glicose, para o metabolismo do órgão e para a síntese de sacarose a ser translocada para o embrião ou para as gemas. O processo de degradação do amido pela α -amilase: nas sementes, é regulado pelo eixo embrionário no caso de cereais, enquanto que em leguminosas o controle da atividade hidrolítica parece situar-se diretamente no cotilédone. No primeiro grupo, as giberelinas desempenham papel promotor, enquanto que no segundo essa correlação ainda não está bem estabelecida (Halmer, 1985).

Nos órgãos subterrâneos de reserva o amido é geralmente mobilizado durante o processo de brotação de gemas, sendo a sua degradação estimulada por baixas temperaturas (Pollock & Rees, 1974) e por reguladores de crescimento, especialmente giberelinas (Salisbury & Ross, 1978). Em tubérculos de batata (*Solanum tuberosum*) a temperatura baixa estimula a ação da α -amilase (Emilsson & Lindblom, 1963) e das fosforilases (Wetzstein & Sterling, 1979). Temperaturas baixas estimulando a atividade de amilases também foram observadas em bulbos de várias plantas ornamentais de clima temperado (Nowak et al., 1974; Haaland, 1974), sendo esse efeito verificado após 4 a 6 semanas de tratamento.

O amido é utilizado pelo homem como alimento, mas encontra, também, numerosas aplicações industriais, seja diretamente ou após transformações químicas. Destas, podemos citar como principais a indústria têxtil (na proteção de fios na telagem), na manufatura de papel (para melhor adesão das fibras e conseqüente melhora da estrutura e superfície do mesmo), na produção de gomas, na produção de xaropes, açúcar ou dextrinas usadas na indústria alimentícia e, mais recentemente no desenvolvimento da alcoolquímica (Whistler & Smart, 1953; Lima & Malavolta, 1976; Princen, 1982). Por um processo especial de polimerização o amido é transformado em um produto de inigua-

láveis propriedades absorventes que já está sendo utilizado como envoltório para germinação de sementes ao ar (evitando dessecação), bem como em fraldas, bandagens cirúrgicas, etc. (Princen, 1982).

Outros polissacarídeos

Existem, também, em certos órgãos de reserva, outros polissacarídeos, que podem ser armazenados fora do plasmalema, em forma solúvel nos vacúolos ou em estado altamente coloidal (Mercier, 1985). Nas sementes, tais polissacarídeos são denominados "polissacarídeos de reserva das paredes celulares" (Meier & Reid, 1982) e podem ser agrupados em mananos (incluindo os mananos puros, os gluco e os galactomananos) os xiloglucanos e os galactanos. Nos órgãos subterrâneos de reserva os frutanos (como a inulina) e os mananos e glucomananos são os predominantes e se localizam no vacúolo.

Frutanos

Os frutanos das dicotiledôneas são todos do tipo inulina, que consiste de uma cadeia de cerca de 35 resíduos frutofuranosil ligados por ligações β (1-2) e terminando por um resíduo não redutor de sacarose. A biossíntese da inulina difere do esquema básico de biossíntese dos demais polissacarídeos, nos quais o alongamento ou as ramificações da cadeia ocorrem por transferências de novas unidades a partir de nucleotídeos-açúcar.

A síntese de inulina ocorre em duas etapas, a primeira envolvendo a transferência de um resíduo de frutossil de uma molécula de sacarose a outra, formando um trissacarídeo e em seguida, transferências de resíduos de frutossil entre moléculas de distintos graus de polimerização (Edelman & Jefford, 1968). Sua degradação ocorre por um processo de despolimerização, no qual atuam principalmente duas hidrolases, uma que hidrolisa as unidades frutofuranosídicas do frutano e outra que hidrolisa as unidades terminais de sacarose (Haaland, 1974).

Entre as monocotiledôneas, os frutanos ocorrem, juntamente com o amido e os glucomananos, como principal material de reserva de tubérculos, bulbos e rizomas de plantas da família Liliaceae (*Allium*, *Tulipa*, *Asparagus*, etc.); entretanto, foram melhor estudados entre as Poaceae, nas quais foram encontrados em elevadas quantidades nas bases caulinares (30,5% em *Phleum pratense* e 16,5% em *Bromus inermis*). Em algumas plantas, em determinados estádios de desenvolvimento, podem atingir até 90% do peso seco do órgão, como nos bulbos de *Allium ursinum* (Meier & Reid, 1982).

Muitas plantas que contêm frutanos são aquelas que suportam um período de frio ou de seca duran-

te o ciclo de vida. Como estão presentes na célula como solutos ou em estado coloidal, os frutanos são osmoticamente ativos, podendo seu potencial osmótico ser facilmente alterado por rápida polimerização ou despolimerização. Segundo Edelman & Jefford (1968) o mecanismo avançado do metabolismo desses compostos permite mobilização rápida das moléculas, diferentemente do amido, que é sólido.

Em 1953, Whistler & Smart asseveravam que os frutanos não apresentavam qualquer aplicação comercial importante, embora fossem investigados os tubérculos ricos em frutanos como fontes de frutose, para o caso de aumento da demanda desse açúcar.

Atualmente, os frutanos têm sido vistos como passíveis de aproveitamento, especialmente após hidrólise, pois a frutose pode substituir com vantagem a sacarose. A frutose é menos cariogênica que a sacarose e, sendo mais doce que esta, contém menos calorias num nível equivalente de doçura. Além disso, o metabolismo da frutose nos seres humanos praticamente independe da insulina, o que o torna um adoçante alternativo para diabéticos (Kosaric et al., 1984).

Mananos, Glucanos, Galactanos

Galactanos, mananos e glucanos não amiláceos puros são pouco frequentes como compostos de reserva entre as plantas superiores, ocorrendo principalmente como heteropolímeros, tais como xiloglucanos, galactomananos ou glucomananos. São encontrados em sementes de espécies de algumas famílias, sendo armazenados externamente ao plasmalema, constituindo o grupo dos polissacarídeos de reserva das paredes celulares (Meier & Reid, 1982).

O grupo dos mananos tem a estrutura baseada em um esqueleto linear de unidades de manose, ligadas por ligações glicosídicas β (1-4). Nos glucomananos as unidades de manose são intercaladas (aparentemente ao acaso) com moléculas de D-glucose e, nos galactomananos o manano linear é ramificado em ligações α (1-6) por unidades de D-galactose, cujas proporções variam com a espécie. Nas sementes, esse grupo de polissacarídeos ocorre somente no endosperma.

Polissacarídeos do grupo dos mananos ocorrem como reserva em órgãos vegetativos, especialmente em raízes, tubérculos e bulbos de plantas das famílias Liliaceae, Amaryllidaceae, Orchidaceae, Araceae e Dioscoreaceae, principalmente na forma de glucomananos lineares (Beck & Kopf, 1982). O mais conhecido é o glucomanano de cormos tuberosos de *Amorphophallus konjac* (Araceae).

Mananos puros constituem grande parte das sementes de diversas espécies de palmeiras, sendo os mais conhecidos o da tâmara (*Phoenix dactylifera*) e do marfim vegetal (*Phytelephas macrocarpa*) e de umbelíferas. Nas sementes da tâmara o manano tem indubitavelmente o papel de reserva, uma vez que é degradado durante a germinação (Meier & Reid, 1982).

Glucomananos ocorrem em sementes de algumas Liliaceae e Iridaceae. Em *Asparagus officinalis* esse composto é degradado durante a germinação por enzimas, que se acredita, sejam sintetizadas no cotilédone (Goldberg & Roland, 1971).

Os galactomananos são encontrados em todas as sementes de leguminosas que contêm endosperma (Meier & Reid, 1982) e em sementes de algumas outras famílias como Annonaceae e Convolvulaceae.

Os conhecimentos sobre a formação, bem como a degradação e mobilização dos galactomananos durante a germinação, baseiam-se em trabalhos realizados com poucas espécies de leguminosas: *Trigonella foenum-graecum*, *Cyamopsis tetragonoloba* (guar) e *Ceratonia siliqua* ("carob") (Reid, 1971; 1985; Mc Clendon et al., 1976; McCleary, 1980; Reid & Meier, 1973).

A hidrólise desse polímero é realizada pela ação de três enzimas: α -galactosidase, que retira as unidades de galactose das cadeias laterais: β -endomananase, que quebra a cadeia principal do manano, produzindo oligo e dissacarídeos de manose; β -manosidase, que hidrolisa os oligo e dissacarídeos, produzindo manose livre, rapidamente metabolizada (Mc Cleary, 1980).

Acredita-se que, além do papel de reserva, os galactomananos atuam na regulação do balanço de água para a semente em germinação (Reid & Bewley, 1980). Da mesma forma, os glucomananos de bulbos de lírio estão relacionados com a capacidade de retenção de água pelas escamas e com a brotação dos mesmos, uma vez que também são degradados durante esse processo (Matsuo & Mizuno, 1974).

Os galactomananos, por suas características estruturais, são compostos de alta viscosidade quando em solução aquosa, podendo, ainda, formar complexos como outros polissacarídeos (como as xantanas) aumentando consideravelmente sua força de gel. Além disso, quando secos, produzem películas transparentes de alta resistência e maleabilidade.

Por essas características, os galactomananos encontram uso generalizado na indústria, desde a alimentícia, na melhora da consistência de sorvetes, pudins, geléias, etc., até a de explosivos, bem como na preparação de tintas e corantes, na manufatura de papel, etc. (Dea & Morrison, 1975).

Xiloglucanos de sementes possuem um esqueleto linear de resíduos de D-glucopiranosose unidos por ligações β -(1-4), do tipo da celulose, ramificados por resíduos de D-xilose e D-galactose em diferentes proporções, dependendo da espécie. Tais polímeros coram-se com iodo-iodeto de potássio, semelhantemente ao amido e por isso receberam a designação de "amilóides". Ocorrem em sementes de espécies de várias famílias de dicotiledôneas, tanto no endosperma como nos cotilédones (Kooiman, 1960). Sementes de *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae), *Tamarindus indica* e *Impatiens balsamina* (Balsaminaceae) foram as mais estudadas. Em *Tropaeolum majus* foi demonstrado que o polímero é consumido logo após o início da germinação pela ação de β -galactosidase, α -xilosidase e β -endoglucanase (Edwards et al., 1985).

Os xiloglucanos poderiam ser utilizados na produção de xilose e seus derivados industriais; o xilitol, por exemplo, atualmente obtido dos xilanos de madeiras, é usado como adoçante para diabéticos ou como inibidor de cáries dentárias (Wegener, 1983).

Os cotilédones de algumas espécies de *Lupinus* contêm maciças quantidades de polissacarídeo rico em galactose, que decresce durante a germinação. A estrutura desse polímero não está totalmente estabelecida, mas Hirst et al. (1947), demonstraram que pelo menos a fração solúvel em água é constituída de β -(1-4) galactano.

Os galactanos de sementes de *Lupinus* são utilizados na produção de gomas industriais, adesivos, agentes ligantes para pílulas e espessantes para barro de perfuradoras.

PLANTAS UTILIZADAS COMO FONTE DE CARBOIDRATOS

O homem depende das plantas para sua sobrevivência; à medida em que a população mundial aumenta, há necessidade de se produzir mais por unidade de área, bem como há necessidade de preservar as fontes naturais de produtos vegetais e proteger o ambiente que possibilita sua produção (Chapman & Carter, 1976).

Com relação ao uso de plantas na alimentação, segundo a FAO, o homem utiliza 3.000 espécies vegetais. Destas, cerca de 150 são cultivadas, das quais apenas 15 (10%) são utilizadas mundialmente.

Os órgãos subterrâneos de reserva convencionalmente utilizados na alimentação humana são ricos em água (80-90%) e contêm como principais carboidratos de reserva o amido (ex. batata, mandioca, etc.) ou açúcares solúveis de baixo peso molecular (betarraba, cenoura, etc.). Com relação às sementes o principal carboidrato de reserva acumulado é o amido (ervilha, feijão, soja, milho,

trigo, etc.), associado, geralmente, a um conteúdo proteico relativamente alto.

Além das plantas convencionalmente cultivadas, muitas outras plantas portadoras de órgãos subterrâneos de reserva são frequentemente consumidas e até mesmo comercializadas pelas populações nativas das regiões tropicais (N. A. S., 1978). Destacam-se entre essas plantas as Araceae comestíveis dos gêneros *Colocasia* e *Xanthosoma*, conhecidas como "inhames", os "carás" (*Dioscorea* spp), da família Dioscoreaceae, muitas Maranthaceae, principalmente do gênero *Marantha*, utilizadas pelos índios do Mato Grosso, *Oxalis tuberosa* (Oxalidaceae), a "oca" das regiões andinas, e algumas espécies de outras famílias: Umbelliferae, Compositae, Leguminosae, etc. (Purseglove, 1972; Schery, 1972; Ketiku & Oyenuga, 1973; Rizzini & Mors, 1976; Wickham et al., 1981).

Da mesma forma, muitas sementes e grãos ricos em carboidratos têm sido explorados regionalmente, principalmente para a alimentação humana e de animais. Esse é o caso, por exemplo, das sementes de certas Amaranthaceae ricas em amido e proteína, utilizadas pelas populações indígenas da América Latina: *Amaranthus caudatus* na região andina da Argentina, Peru e Bolívia, *A. cruentus* na Guatemala e *A. hypochondriacus* no México (N. A. S., 1978). Outra espécie de cultivo regionalizado é *Chenopodium quinoa* (Chenopodiaceae) das regiões altas da Bolívia, Chile e Equador. As sementes são ricas em amido (58%) e proteína (12-19%), sendo utilizadas para consumo humano e de animais.

De crescente interesse e importância destacam-se as espécies do gênero *Prosopis* (Leguminosae), utilizadas como forrageiras em regiões áridas das Américas. As "cápsulas" (vagens) de *P. tamarugo* nativa do Chile, (N. A. S., 1978), são consumidas juntamente com a folhagem, pelo gado ovino, enquanto que as sementes de outra espécie (possivelmente *P. juliflora*) são utilizadas para fabricação caseira de pães, no nordeste brasileiro.

A utilização de plantas produtoras de carboidratos de reserva na indústria é ampla, porém o número de espécies mundialmente utilizadas é ainda mais restrito do que as alimentícias.

Na indústria de álcool, 13% da produção mundial se baseia na fermentação de carboidratos vegetais, especialmente da cana-de-açúcar ou da betarraba (ambas fontes de sacarose, como já anteriormente mencionado). Nesse particular, alguns cultivos bem adaptados às condições tropicais (Sewada, 1980), tais como a mandioca (*Manihot esculenta*) e a batata-doce (*Ipomoea batatas*), ambas armazenadoras de amido em órgãos subterrâneos de reserva, estão sendo pesquisados como fontes alternativas de biomassa para a produção de álcool combustível (Informativo Embrapa, 1980), embora a utilização econômica de substratos ami-

láceos e de outros polissacaríficos também seja preconizada (Lima & Malavolta, 1976).

Quanto aos outros usos industriais de carboidratos, seja na produção de gomas, adesivos ou lubrificantes, etc., as mesmas espécies já mencionadas são utilizadas mundialmente, acrescidas de outras que produzem polissacarídeos especiais. Tal é o caso dos galactomananos, cujas únicas fontes comerciais são as sementes do guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) e do "carob" (*Ceratonia siliqua*), ambas da família Leguminosae, oriundas do Oriente Médio e Europa. Algumas poucas espécies têm uso regionalizado, como é o caso das sementes de *Hymenaea parviflora* das quais se extrai, na Amazônia, uma mucilagem usada na concentração do látex da seringueira e das sementes de *Phytalephas macrocarpa* (marfim vegetal) cujo endocarpo (contendo manano) era usado para a fabricação de botões (Rizzini & Mors, 1976).

É de se salientar que, nas regiões tropicais, utiliza-se em larga escala, tanto para a alimentação, como para a indústria, plantas de clima temperado. No entanto, o número de plantas nativas de eventual interesse econômico é enorme (Pio Correa, 1926; N. A. S., 1978). A quase ausência de plantas tropicais na economia dessa região é devida, em grande parte, à escassez de informações básicas sobre a morfologia, fitossociologia e sistemática das espécies tropicais (Jansen, 1980), associada à inexistência de dados sobre fisiologia, bioquímica e cultivo das mesmas. Esses fatos, além de limitarem o uso das nossas plantas, poderão contribuir para o seu gradual desaparecimento, uma vez que as elevadas taxas de desmatamento e as modificações do hábito alimentar ainda são baseadas em uma economia puramente extrativa (Labouriau, 1971).

Uma triagem recentemente realizada no laboratório de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica de São Paulo, para análise da composição de órgãos subterrâneos de 17 plantas nativas oriundas dos cerrados e matas do Brasil meridional, indicou a existência de plantas com teores de amido, proteína, inulina, açúcares solúveis iguais ou superiores aos das plantas convencionalmente utilizadas como fontes desses compostos. Destacaram-se, entre essas: *Asterostigma lividum* (Araceae) 45% de amido e 9% de proteína; *Vernonia herba-cea* e *Viguiera discolor* (Compositae) com 24 e 38% de frutanos, respectivamente; *Gomphrena officinalis* e *Ruellia geminiflora* com cerca de 50% do peso seco em açúcares solúveis. Igualmente, o estudo de uma triagem de sementes de 23 espécies de Leguminosae nativas para a detecção de galactomananos, revelou espécies com teores altos de galactomananos, com distintas proporções de manose e galactose. Apresentaram-se como fontes promissoras de galactomananos as sementes de: *Stryphnodendron adstringens*, *Sesbania virgata* e *Cassia sulcata*. É de se salientar que, em ambos os casos, as plantas se encontravam em estado selvagem, no seu habitat

natural e que o conhecimento de seus requisitos ótimos para cultivo bem como a seleção por melhoramento genético, poderão influir favoravelmente no aumento dos teores dos componentes de inte-

resse econômico. Alia-se a estes, o fato de serem plantas de clima tropical e, portanto, já adaptadas ao ambiente onde poderão vir a ser cultivadas e racionalmente exploradas.

BIBLIOGRAFIA

- AKASAWA, T. & K. OKAMOTO 1980. Biosynthesis and metabolism of sucrose. *In*: Preiss, J. (ed.), *The Biochemistry of Plants*. Vol. 3. Acad. Press, New York, p. 644.
- BECK, E. & H. HOPF 1982. Carbohydrate Metabolism. *In*: *Progress In Botany* 44: 132-153.
- CHAPMAN, S. R. & L. P. CARTER 1976. *Crop Production. Principles and Practices*. W. H. Freeman Co. U. S. A. 566 pp. ilustr.
- DEA, I. C. M. & E. MORRISON 1975. Chemistry and interactions of seed galactomannans. *J. Adv. Chem. Bioch.* 31: 241-312.
- EDELMAN, J. & T. G. JEFFORD 1968. The mechanism of fructose metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. *New Phytol.* 67: 517-531.
- EDWARDS, M., I. C. M., DEA, P. V. BULPIN & J. S. G. REID 1985. Xyloglucan (amyloid) mobilisation in the cotyledons of *Tropaeolum majus* L. seeds following germination. *Planta* 163: 133-140.
- EMILSSON, B. & H. LINDBLOM 1963. Physiological mechanisms concerned in sprout growth. *In* Ivins, J. D. & Milthorpe, F. L. (eds.), *The Growth of the Potato*, p. 45-62. Butherworths, London.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. & S. M. C. DIETRICH 1981. Variações estacionais nos compostos de reserva e no metabolismo do xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). *Revta Brasil. Bot.* 4: 73-82.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. & S. M. C. DIETRICH 1983. Sugar content and metabolic activities in cold-stored fragmented xylopodium of *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). *J. exp. Bot.* 34: 476-483.
- GOLDBERG, R. & J. C. ROLAND 1971. Etude de l'utilisation des glucomannes au cours de la germination des graines d'*Asparagus officinalis*. *Rev. Gen. Bot.* 78: 75-102.
- HAALAND, E. 1974. The effect of cold storage on some enzyme activities in tulip bulbs. *Plant Physiol.* 30: 331-333.
- HALMER, P. 1985. The mobilization of storage carbohydrates in germinated seeds. *Physiol. Vég.* 23 (1): 107-125.
- HATCH, M. D., J. SACHER & K. T. GLASZIOU 1963. Sugar accumulation cycle in sugar cane. I. Studies on enzymes of the cycle. *Plant Physiol.* 38: 338-343.
- HIRST, E. L., J. K. N. JONES & W. O. WALKER 1947. Pectic substances. Part 7. The constitution of the galactan from *Lupinus albus*. *J. Chem. Soc.*: 1225-1229.
- INFORMATIVO EMBRAPA 1980. Boletim No. 36, 8 pp.
- JANSEN, D. H. 1980. *Ecologia Vegetal dos Trópicos*. EPU e EDUSP, São Paulo. 79 pp.
- KELLER, F. & PH. MATILE 1985. The role of vacuole in storage and mobilization of stachyose in tubers of *Stachys sieboldii*. *J. Plant Physiol.* 119: 369-380.
- KETIKU, A. O. & V. A. OYENUGA 1973. Changes in the carbohydrate constituents of yam tuber (*Dioscorea rotundata*) during growth. *Sci. Fd. Agric.* 24: 367-373.
- KOOIMAN, P. 1960. On the occurrence of amyloids in plant seeds. *Acta Botanica Neerlandica* 9: 208-219.
- KOSARIC, N., G. P. COSENTINO, A. WIECZOREK & Z. DUVNJAK 1984. The Jerusalem artichoke as an agricultural crop. *Biomass* 5: 1-36.
- LABOURIAU, L. F. G. 1971. Problemas de fisiología ecológica dos cerrados. *In* 1o. Simposio sobre o Cerrado. Editora Edgard Blucher Ltda., p. 203-241.
- LIMA, V. A. & E. MALAVOLTA 1976. Energia no Brasil. Goldemberg, J. (Coord.). Acad. Ciências do Estado de São Paulo, SP. p. 95-100.
- MATSUO, T. & T. MIZUNO 1974. Changes in amounts of two kinds of reserve glucose containing polysaccharides during germination of the easter lily bulb. *Plant Cell Physiol.* 15: 555-558.
- MATSUSHITA, K. & I. URITANI 1974. Changes in invertase activity of sweet potato in response to wounding and purification and properties of its invertases. *Plant Physiol.* 54: 60-66.
- MEIER, H. & J. S. G. REID 1982. Reserve polysaccharides other than starch in higher plants. *In* *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series, Volume 13A. *Plant Carbohydrates* I. F. A. Loewus & W. Tanner (eds.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 418-471.
- MERCIER, C. 1985. Biosynthesis and accumulation of polysaccharides in seeds and tubers. *Physiol. Vég.* 23: 231-242.
- MCCLEARY, B. V. 1980. Hydrolysis of legume seed D-galacto-D-mannans by α -D-galactosidases and β -D-mannanases. *In* Marshall, J. J. (ed.), *Mechanisms of Saccharide Polymerization and Depolymerization*. Acad. Press, London, p. 285-300.
- MCCLENDON, J. H., W. G. NOLAN & H. F. WENZLER 1976. The role of the endosperm in the germination of legumes: galactomannan, nitrogen, and phosphorus changes in the germination of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*; Leguminosae). *Amer. J. Bot.* 63 (6): 790-797.
- MOLL, A. 1972. Invertase in metabolism of potato tuber. IV. Regulation of synthesis of invertase. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 161: 81-90.
- N. A. S. 1978. *Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value*. National Academy of Sciences, Washington, D. C. 189 pp.
- NOWAK, J., M. SANIEWSKI & R. M. RUDNICK 1974. Studies on the physiology of hyacinth bulbs *Hyacinthus orientalis* L. I. Sugar content and metabolic activities in bulbs exposed to low temperature. *J. Hort. Sci.* 49: 383-390.
- PIO CORREA, M. 1926. *Diccionario das Plantas Uteis do Brasil e das Exóticas Cultivadas*. Imprensa Nacional, R. J.
- PRINCEN, L. H. 1982. Alternate industrial feedstocks from agriculture. *Economic Bot.* 36 (3): 302-312.
- POLLOCK, C. J. & T. AP. REES 1974. Activities of enzymes of sugar metabolism in cold-stored tubers of *Solanum tuberosum*. *Phytochemistry* 14: 613-618.
- PURSEGLOVE, J. W. 1972. *Tropical Crops: Monocotyledons*. Vols. 1 e 2. John Wiley & Sons, N. Y. 607 pp.

- REID, J. S. G. 1971. Reserve carbohydrate metabolism in germinating seeds of *Trigonella foenum-graecum* L. (Leguminosae). *Planta* 100: 131-142.
- REID, J. S. G. & H. MEIER 1973. Enzymic activities and galactomannan mobilisation in germinating seeds of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L., Leguminosae). Secretion of α galactosidase and β -mannosidase by the aleurone layer. *Planta* 112: 301-308.
- REID, J. S. G. & J. D. BEWLEY 1980. A dual role for the endosperm and its galactomannan reserves in the germination physiology of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) and endospermic leguminous seed. *Planta* 147: 145-150.
- REID, J. S. G. 1985. Galactomanans. *In* Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants. Acad. Press, London, p. 265-288.
- RIZZINI, C. T. e W. B. MORS 1976. Botânica Econômica Brasileira. E.P.U., EDUSP. 207 pp+ ilustrs.
- SALISBURY, F. B. & C. W. ROSS 1978. Plant physiology, 2a. Ed., Wadsworth Publ. Co. Inc., California 422 pp.
- SCHERY, R. W. 1972. Plants for man. Prentice Hall, Inc. Englewood, New Jersey. viii+ 657 pp.
- SEWADA, I. M. N. 1980. Contribuição ao estudo da obtenção de etanol a partir da mandioca por fermentação contínua. Tese de Doutorado. Fac. Eng. Alimentos e Agrícola. UNICAMP, *In* Informativo Anual (8). F. E. A. A., p. 51.
- STUMPF, P. K. & E. E. CONN 1980. The Biochemistry of Plants. A Comprehensive Treatise. Vol. 3, Carbohydrates: Structure and Function. J. Preiss (Ed.) Academic Press. N. Y. 644 pp.
- WEGENER, G. 1983. Wood as fuel and chemical feedstock. *Plant Research and Development* 18: 8-36.
- WETZTEIN, H. Y. & C. STERLING 1979. Sugar content and phosphorylase activity in stored potatoes. *Z. Pflanzenphysiol.* 92: 171-175.
- WICKHAM, L. D., L. A. WILSON & H. C. PASSAM 1981. Tuber germination and early growth in four edible *Dioscorea* species. *Ann. Bot.* 47: 87-95.
- WHISTLER, R. L. & C. L. SMART 1953. Polysaccharide Chemistry. Academic Press Inc., Publ. New York, 493 pp.

ECOLOGIA DE POBLACIONES: UNA CRONICA DE DESARROLLO CONCEPTUAL Y DE RECURSOS HUMANOS EN MEXICO

Por José Sarukhán¹

INTRODUCCION

El presente trabajo tiene como objetivo describir y discutir el desarrollo de un área de la Ecología (Ecología de Poblaciones) en México, no solamente desde el punto de vista de los cambios metodológicos de enfoque y conceptuales en la disciplina, sino también en lo que se refiere a la conformación de un grupo académico trabajando en el tema.

Primeramente me referiré a los aspectos de desarrollo conceptual y metodológico y posteriormente a las implicaciones que tuvo dicho desarrollo en la formación de un grupo de investigación ecológica en México.

La teoría de Ecología de Poblaciones tiene su origen fundamentalmente a partir de estudios hechos en poblaciones de organismos animales. Se ha citado frecuentemente como la razón para ello, el hecho de que los flujos numéricos son mucho más evidentes en poblaciones animales que en vegetales; sin embargo, con el paso del tiempo ha resultado evidente que las poblaciones vegetales son mucho más convenientes para realizar con ellas estudios de tipo demográfico o actuarial, que la mayoría de las poblaciones animales. De hecho, los estudios más completos, en lo que se refiere a modelos de flujo numérico, así como a la obtención de información demográfica detallada, provienen de poblaciones vegetales, tanto de plantas herbáceas como leñosas, de zonas templadas como tropicales.

EL ENFOQUE ACTUARIAL EN ECOLOGIA DE POBLACIONES

Resulta común en el desarrollo de diversas ramas de la ciencia que conceptos e ideas derivadas en una área muy afín sirven, por lo menos al inicio de su desarrollo, de guías o principios operativos iniciales de otra. Tal fue el caso de la ecología de poblaciones de plantas, la cual utilizó como base de su incipiente teoría inicial, información y conceptos derivados de la ecología de poblaciones animales. Lo anterior fue útil hasta un punto en el que la cantidad de información y el grado de entendimiento del funcionamiento de dichas poblaciones, permitieron distinguir en qué aspectos fundamentales diferían poblaciones animales y vegetales y por lo tanto qué áreas de conocimiento y de conceptos derivados de los estudios de poblaciones animales podrían o no ser aplicables al estudio de las poblaciones vegetales. El estímulo conceptual de J. L. Harper (1967) fue crucial en el desarrollo de esta fase de la ecología de poblaciones vegetales.

Desde luego, uno de los enfoques iniciales en el conocimiento del funcionamiento de las poblaciones vegetales fue el de los estudios actuariales, es decir la obtención de datos acerca de densidades poblacionales, tasas de natalidad (reproducción por individuo), tasas de mortalidad, probabilidades de sobrevivencia de un estado de vida al otro, etc. Estas tablas actuariales o "tablas de vida" son el paso inicial en un estudio de ecología de poblaciones de cualquier organismo.

LOS MODELOS INTEGRADOS

Muy poco después de los primeros estudios de ecología de poblaciones que se concretaron fundamentalmente a la elaboración de tablas de vida sen-

1 Departamento de Ecología, Instituto de Biología UNAM, Apartado Postal 70-233, 04510 México, D. F., México.

cillas y a los datos actuariales básicos, particularmente de la porción de dichas poblaciones que crecía arriba del nivel del suelo, fue evidente que era necesario un conocimiento detallado de otros componentes de la población como es el caso de las poblaciones de semillas, tanto desde su desarrollo en la planta madre y en su fase de predispersión, como en los aspectos de dispersión, depredación e incorporación al banco de semillas en el suelo. De igual manera, fue evidente la importancia de conocer la contribución de individuos a la población por vía vegetativa, así como de los efectos de herbívoros, depredadores e incluso competidores, sobre los diversos parámetros demográficos.

Esta nueva etapa dio pie a la capacidad de generar modelos integrados de la población en los cuales ya resultaba posible el cálculo de λ , es decir la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, además de la aplicación de los diversos modelos, particularmente los matriciales de Leslie o Leftcovich.

Ejemplos de estos estudios son los de Sarukhán & Gadgil (1974) y Hartshorn (1975).

En este punto empezaré a hacer relación de los estudios llevados a cabo en México por el grupo de investigación que ha colaborado conmigo en el Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la U.N.A.M. (IBUNAM).

EL INICIO DE LA ECOLOGIA DE POBLACIONES EN MEXICO

La ecología de poblaciones se inició en México en 1973 en el IBUNAM, en un momento en que la disciplina a nivel mundial se encontraba en el umbral de un desarrollo vertiginoso ante la publicación de los primeros estudios demográficos completos (Sagar, 1959; Sarukhán & Harper, 1973; Sarukhán, 1980; Sarukhán & Gadgil, 1974; Hartshorn, 1975).

El impulso inicial del proyecto fue un intento de comparar la demografía de especies arbóreas de diferentes hábitos y en ambientes contrastantes. El proyecto incluye el estudio de: a) una especie de conífera (*Pinus hartwegii*) en un bosque uniespecífico casi en el límite de la vegetación arbórea (ca. 3,400 m.s.n.m) (Franco & Sarukhán, 1981); b) dos especies propias de la comunidad florísticamente más rica (Selva Alta Perennifolia con 4,500 mm/año de precipitación) que contrastan en sus hábitos y lugar en la comunidad: i) *Astrocaryum mexicanum*, una palma del sotobosque y ii) *Nectandra ambigens*, una de las especies arbóreas dominantes de la selva (Córdoba, 1985); c) otra especie arbórea dominante (*Cordia elaeagnoides*) de una comunidad florísticamente rica pero contrastante con la anterior por presentar una muy marcada estacionalidad (Selva

Baja Caducifolia, con ca. 800 mm/año de precipitación.

Los estudios a los que me referiré en el presente trabajo, se han hecho fundamentalmente con la palma *Astrocaryum mexicanum*.

Astrocaryum mexicanum es una palma del dosel inferior de selvas altas perennifolias de la Planicie Costera del Golfo de México y se distribuye desde el Sur del Estado de Veracruz en México hasta el Norte de Centroamérica.

Es una especie extremadamente abundante en las selvas mexicanas, en donde crece tanto en suelo de origen volcánico como calizo. Las densidades que alcanza son hasta de casi 1,200 individuos maduros por hectárea. Las alturas máximas alcanzadas por los individuos más viejos (hasta de unos 120 años) es aproximadamente de 7 a 8 metros hasta la parte superior de su copa. La palma produce en su relativamente angosto tronco (de unos 8 a 10 cm de diámetro) numerosas cicatrices que son el producto de las hojas muertas que se van desprendiendo a medida que se forman nuevas. Este hecho es particularmente significativo, dado que si se conoce la tasa de producción de hojas, resulta sencillo asignar un tiempo a cada cicatriz y consecuentemente tener una estimación bastante precisa de la edad de las plantas. Dado que conocemos las tasas de producción de hojas a las diferentes edades de las plantas, podemos calcular en la actualidad la edad de cualquier palma con una precisión del 1 al 2%

La palma es dióica, produce infrutescencias con un número relativamente constante de frutos (ca. 27) y la especie como tal se reproduce todos los años aunque no todos los individuos lo hacen anualmente. La edad a la que ocurre la primera reproducción se encuentra entre los 20 o 25 años, cuando las palmas tienen una altura aproximada de 1.5m. En los estudios realizados (Piñero, *et al.* 1977, Piñero & Sarukhán, 1982; Sarukhán, 1978; Sarukhán, 1980) se han reconocido diversas categorías de edad o estados de vida en la población en la palma para la integración de modelos de flujo y modelos matriciales. Estos estadios son: a) frutos en la infrutescencia; b) frutos en el suelo; c) plántulas; d) infantiles; e) juveniles; f) adultos no reproductivos y g) adultos reproductivos.

Hasta la fecha tenemos datos actuariales detallados de 8 poblaciones diferentes, tanto de sitios estables de la selva como de estados sucesionales de entre 5 y 20 años por un período de 12 años (Piñero *et al.*, 1986). Estos incluyen, aparte de los datos demográficos, estudios sobre efecto de los depredadores, biología floral (Búrquez, Sarukhán, Pedroza [en prensa]), dinámica foliar de la copa y estudios de la eficiencia fotosintética de las hojas (Mendoza, 1981, Mendoza *et al.*, en prensa; Piñero *et al.* 1986).

EL ESTUDIO DE LA VARIABILIDAD AL NIVEL INDIVIDUAL EN *ASTROCARYUM MEXICANUM*

La mayoría de los estudios poblacionales, tanto de poblaciones animales como de poblaciones vegetales, hacen énfasis sobre el comportamiento promedio de la población. Es decir, se describen modelos en los que se idealiza a un individuo típico, en una condición ambiental típica y en un año o en un período típicos. Esto es lo que resulta de los datos promedios de los individuos que pertenecen a un estadio de vida o a una categoría de edad, de diversas poblaciones o de años sucesivos de observación. Sin embargo, esta información, que por otro lado es extremadamente útil para describir el estado general de una población, enmascara una notable variabilidad al nivel individual que no solamente es en extremo importante, sino que constituye la materia prima sobre la que las diferentes causas de selección natural pueden actuar, representando un potencial de selección en comportamientos individuales con consecuencias demográficas.

La variabilidad individual de comportamientos que tienen consecuencia demográfica es algo que se ha demostrado ya en diversos estudios (Solbrig, 1981; Schaal, 1980b; Bazzaz *et al.*, 1982; Werner, 1975). Hay evidencia definida de que ciertas características morfológicas de las plantas están correlacionadas con esta variabilidad al nivel individual. Por ejemplo, en cohortes de plántulas de la misma edad los individuos pueden tener probabilidades de sobrevivencia marcadamente diferentes en función del número de hojas o el tamaño que tengan. De la misma forma, otros atributos como la velocidad de crecimiento, e incluso la reproducción en individuos maduros de la misma edad, puede ser extremadamente variable, dependiendo de su tamaño (número de hojas, vigor, etc.).

Las Figs. 1 y 2 ilustran lo anterior para individuos de *Astrocaryum mexicanum*. Es importante notar que no solamente la tendencia de cambio con la edad (la cual es esperable) sino que *la amplitud de la varianza* del comportamiento de los individuos de cada edad, aumenta fuertemente con la edad. Lo anterior es una señal de que diversos elementos que afectan a un individuo, ya sean externos como diferentes componentes del ambiente o internos como los de su propio tamaño, tienen influencia directa sobre su comportamiento.

Hay muy pocos estudios que hayan definido cuál es la fuente más importante de dicha variabilidad individual en poblaciones vegetales. Desde luego, no puede haber más que causas con un origen de tipo ambiental o uno genético. Los datos existentes para unas cuantas especies apuntan a diferentes grados de importancia del componente ambiental como determinante de la variabilidad individual (Piñero *et al.*, 1984). En el caso de *Astrocaryum mexicanum*, contamos con informa-

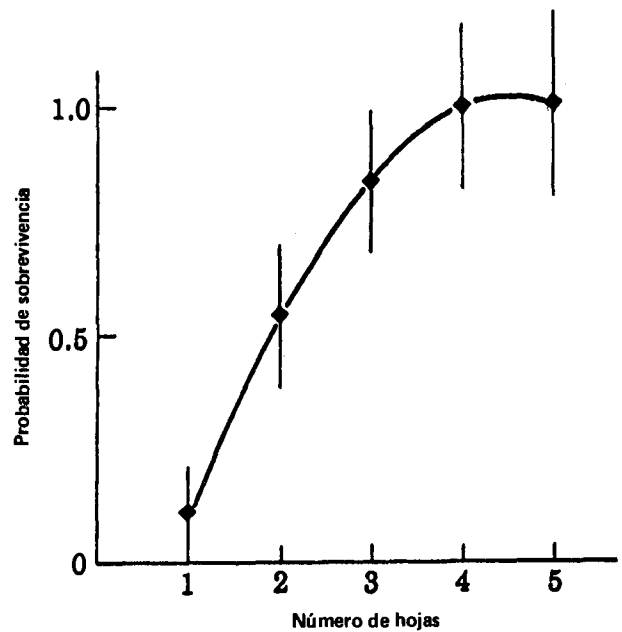


Fig. 1. Probabilidades de sobrevivencia al quinto año de edad para plántulas de una misma cohorte de *Astrocaryum mexicanum*, como una función del número de hojas presente en cada individuo dos años después de su germinación. Los puntos son promedios \pm D. S. (tomado de Sarukhán *et al.*, 1984).

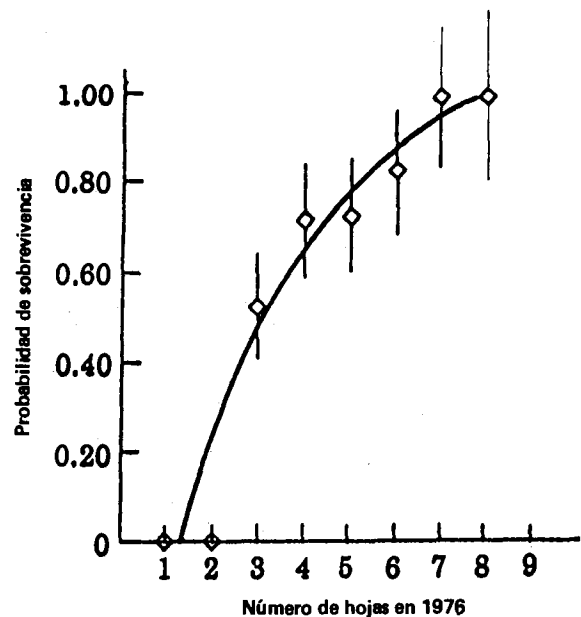


Fig. 2. La relación entre número de hojas de *Astrocaryum mexicanum* de individuos infantiles (entre 1 y 8 años de edad) y su sobrevivencia de 1976 a 1981. Los datos son promedios \pm D. S. (tomado de Sarukhán *et al.*, 1984).

ción que sugiere que las características ambientales que afectan a cada palma (específicamente aquellas que tienen que ver con la calidad del ambiente lumínico) tienen una influencia importante sobre características tales como la probabilidad de sobrevivencia, la tasa de crecimiento y la fecundidad de los individuos. Sin embargo, aún no tenemos evidencia experimental de lo anterior, por lo que resulta indispensable llevar a cabo estudios que permitan evaluar el componente genético en dicha variabilidad. Estos estudios están por realizarse a cargo de Daniel Piñero, quien participó en los estudios iniciales demográficos en *Astrocaryum mexicanum*, y deberán ayudarnos a discernir el origen de variabilidad del comportamiento de la palma.

LA DISTINCION DE ESPECIES CLAVE

No todas las especies componentes de una comunidad tienen la misma importancia ni juegan el mismo papel en dicha comunidad. Especialmente en ecosistemas tan variados y florísticamente ricos como los tropicales, existe un elevado número de especies con características como: a) una densidad relativamente baja; b) una contribución de biomasa también relativamente pequeña y c) una distribución espacial muy aislada. De hecho, la mayoría de las especies arbóreas en selvas altas perennifolias son de este tipo. Sin embargo, algunas especies de estas comunidades pueden representar un papel en extremo importante, tanto por su densidad como

por su biomasa relativa o la frecuencia con la que ocurren en la misma comunidad.

Este ha sido muy claramente el caso de *Astrocaryum mexicanum*, especie que parece tener un papel preponderante en diferentes aspectos de la estructura y la composición florística de las selvas donde ocurre. La Fig. 3 ilustra la existencia de una correlación inversa entre la importancia de *Astrocaryum mexicanum* en un sitio de la selva y la diversidad florística de dicho sitio. Probablemente debido al efecto sobre las características luminosas del piso de la selva, *Astrocaryum* influye de manera decisiva en el número y el tipo de especies que puedan desarrollarse, dependiendo de la densidad que la planta tenga. Desde luego, esto ocurre con individuos de su misma especie; en áreas de alta densidad de palmas, los reclutamientos (las plántulas y las fases infantiles y juveniles) están claramente distribuidas a lo largo del perímetro de la proyección vertical de las copas de los individuos más altos; estas zonas probablemente representan cambios en la calidad luminosa al nivel del suelo. En áreas de baja densidad de *Astrocaryum*, las probabilidades de aparición de plántulas infantiles y juveniles prácticamente son las mismas en cualquier parte del piso de la selva.

Miguel Martínez está iniciando estudios que permitan conocer el papel regulador de *Astrocaryum*, tanto sobre sí mismo como sobre las numerosas especies del dosel superior que germinan en el suelo y que se encontrarían bajo la influencia de la sombra, en ocasiones extremadamente densa, de esta palma.

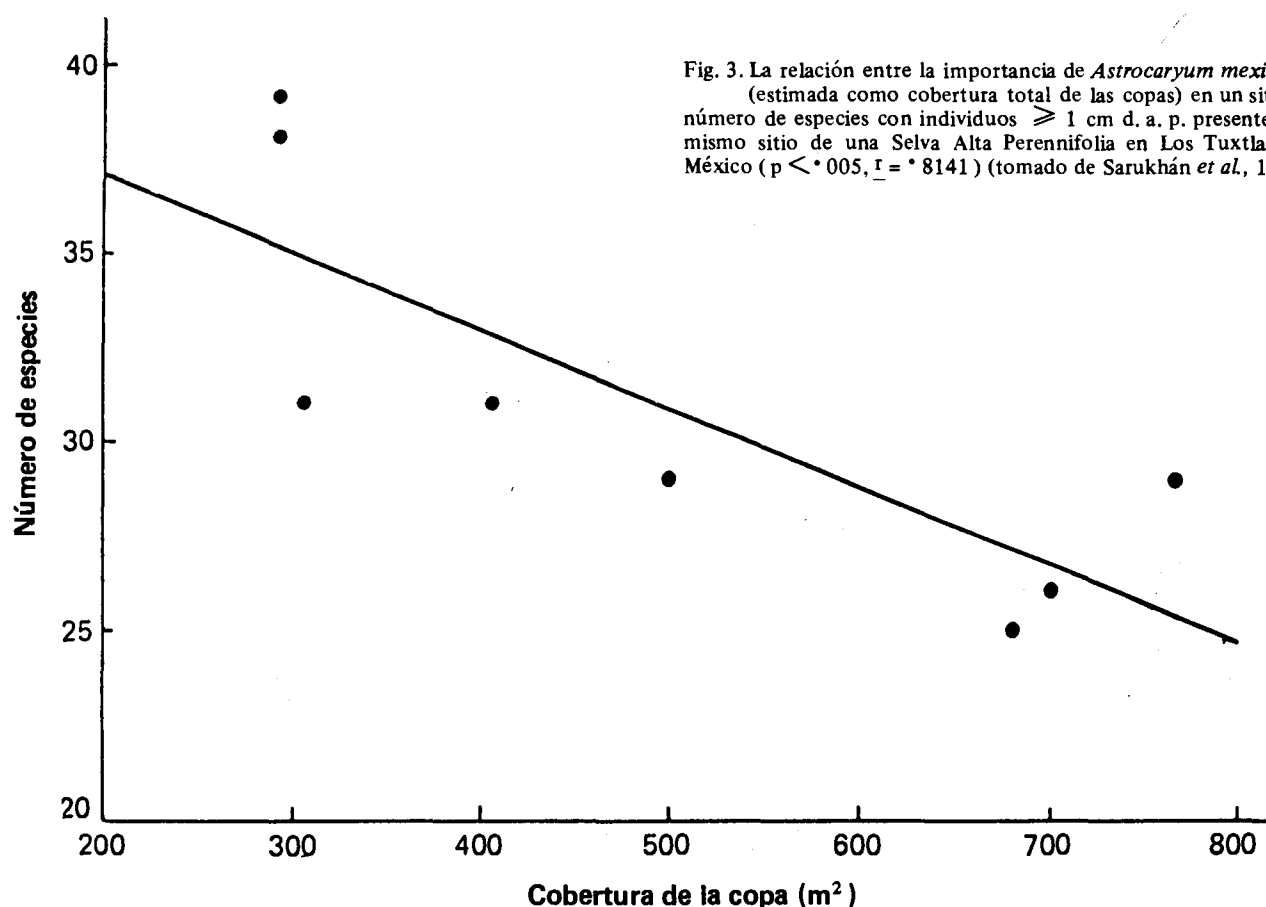


Fig. 3. La relación entre la importancia de *Astrocaryum mexicanum* (estimada como cobertura total de las copas) en un sitio y el número de especies con individuos ≥ 1 cm d. a. p. presentes en el mismo sitio de una Selva Alta Perennifolia en Los Tuxtlas, Ver. México ($p < .005$, $r = .8141$) (tomado de Sarukhán *et al.*, 1985).

LA EXTENSION DEL NIVEL POBLACIONAL AL DE LA COMUNIDAD

Con una especie como la palma que hemos estado estudiando y que tiene tal relevancia en la estructura de la comunidad, ha sido también posible iniciar estudios que permiten el conocimiento de la dinámica de la selva. Esto ha sido posible gracias a la alta frecuencia con la que se presentan los individuos de la palma, así como a la capacidad que tiene la planta de resistir la caída sobre ella de árboles o ramas grandes del dosel superior de la selva, ser doblada sin daño y recuperar el crecimiento vertical de su meristemo terminal en un breve tiempo (Sarukhán *et al.* 1985). Con la capacidad que tenemos de conocer la edad de las palmas, es posible determinar para individuos de diferentes edades, doblados por efectos de la caída de árboles o ramas, el momento en que esto ocurrió. Esto permite no sólo saber a qué edad fué doblada una palma sino, más importante, conocer hace cuanto tiempo ocurrió un fenómeno de perturbación de la selva por la caída de árboles o ramas del dosel superior. Estos eventos de perturbación, que producen espacios abiertos en el dosel, causando por un lado la abrupta incidencia de altos niveles de iluminación al ras del suelo y por otro la muerte de un número variable de individuos de diversas tallas pertenecientes a diferentes especies, son un fenómeno común en la selva de Los Tuxtlas y han sido documentados para muchas otras selvas del mundo (Martínez-Ramos, 1985) considerándolas como el evento de perturbación natural más importante de la dinámica de la comunidad selvática.

De la anterior manera, podemos reconstruir, con la ayuda de *A. mexicanum*, un mosaico de diferentes edades de perturbación natural de la selva, lo cual nos permite tener una idea bastante precisa de intensidades de perturbación, y de la probabilidad de que un sitio dado de la selva sea nuevamente perturbado. Esto también facilita que podamos hacer inferencias sobre la composición florística, la estructura, los patrones de cambio con la edad y de las probabilidades de establecimiento de diferentes tipos de especies bajo condiciones de perturbación diferentes (Sarukhán *et al.*, 1985).

Este tipo de información también se presta potencialmente a desarrollar criterios de manejo por perturbación selectiva que permitan la mayor densidad de especies de interés por razones comerciales. Igualmente, el conocimiento de la dinámica de la selva permite tener una idea de los efectos que la forma, el tamaño y la exposición de las diferentes partes de la selva tienen sobre las probabilidades de la perturbación y por lo tanto la influencia que dichos factores tienen para el diseño de reservas ecológicas y para su manejo y conservación. Por ejemplo, resulta evidente a través de nuestros estudios, que las áreas de reserva con una gran extensión de sus límites contiguos a áreas abiertas

y desforestadas (como potreros) son mucho más susceptibles a la perturbación, lo cual genera un pequeño efecto de "dominó"; lo contrario ocurre en las áreas más grandes, alejadas y protegidas de ese efecto de borde. De la misma forma, las zonas de pendiente fuerte son mucho más propicias que las zonas planas a la perturbación, de manera que la combinación de áreas limítrofes a zonas desmontadas con pendientes fuertes, producen un efecto sinérgico de alta susceptibilidad a la perturbación y consecuentemente se convierten en zonas de inestabilidad estructural. Los anteriores y otros elementos más, resultan de interés para el conocimiento de la dinámica de nuestras cada vez más escasas selvas, de la posibilidad de su mejor protección, e incluso de su manejo cuidadoso con fines de utilización o conservación.

EL DESARROLLO DE LOS RECURSOS HUMANOS

Aparte de la influencia de la demografía vegetal, la ecología de poblaciones practicada en el Instituto de Biología de la UNAM, a partir de 1973, se nutrió de la influencia de tipo sinecológico que caracterizó a la ecología vegetal en la década anterior y que fue impulsada inicialmente por Faustino Miranda y Efraín Hernández X. y posteriormente por Arturo Gómez-Pompa, principalmente a través de los estudios de la Comisión de Estudios sobre Ecología de Dioscoreas del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales (INIF).

Apoyándose en el principio de construir unidades o células de investigación conformadas por un investigador ya formado, que atrae estudiantes jóvenes de alta capacidad académica, se empezó a formar un grupo de investigadores jóvenes que, después de haber realizado activamente investigación durante 3 o 4 años, salieron a terminar su entrenamiento al nivel doctoral en el extranjero. Para ello se seleccionaron con todo cuidado las áreas de su entrenamiento, así como las universidades y los tutores ideales.

Hasta el momento, el grupo de investigadores del actual Departamento de Ecología del Instituto de Biología, a cargo del Dr. Daniel Piñero, está conformado por 14 doctores en Ecología, que cubren áreas tales como Ecofisiología vegetal, Ecología teórica, Relaciones planta-animal, Herbivoría, Ecología de sistemas tropicales, Genética de poblaciones vegetales, Comportamiento animal, Crecimiento modular en árboles y, obviamente, Demografía vegetal. En la actualidad se encuentran otros tantos estudiantes obteniendo su grado en el extranjero, en áreas que van de la Ecofisiología animal hasta la Ecología de pastizales.

Otro resultado de la conformación del actual grupo de investigación es el hecho de que ya se ofrece

en el Departamento de Ecología un Doctorado en Ecología, fundamentado en entrenamiento en investigación, el cual está basado en los proyectos que se llevan a cabo en el Departamento.

No tengo duda que desarrollar investigación original de alta calidad es una responsabilidad de aquellos que gozamos la situación privilegiada de pertenecer a las comunidades académicas de nuestros respectivos países latinoamericanos. Pero de

igual envergadura es la responsabilidad de entrenar a los numerosos jóvenes capaces e inteligentes que requieren la atención y el esfuerzo de aquellos que hemos tenido la oportunidad de formarnos a un nivel académico. Estoy convencido que en América Latina tenemos la obligación, no solamente de hacer ciencia de alta calidad, sino especialmente de compartir nuestra capacidad y entrenamiento con los jóvenes en quienes descansa el desarrollo futuro de nuestros países.

BIBLIOGRAFIA

- BAZZAZ, F. A., D. A. LEVIN & M. R. SCHMIERBACH 1982. Differential survival of genetic variants in crowded populations of *Phlox*. *J. Appl. Ecol.* 19, 891-900.
- BURQUEZ, J. A., J. SARUKHAN & A. L. PEDROZA. (en prensa). The reproductive biology of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Linnean Society*, 1987.
- CORDOBA, B. 1985. Demografía de Árboles Tropicales. *In*. Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.). pp. 103-146.
- FRANCO, M. & J. SARUKHAN 1981. Un modelo de simulación de la productividad forestal de un bosque de pino. *Subsecretaría Forestal y de la Fauna, Serie Premio Nacional Forestal, México* 72 pp.
- HARPER, J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55, 247-270.
- HARTSHORN, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamic. *In* Tropical Ecological Systems, II. Trends in terrestrial and Aquatic Research. F. B. Golley & E. Medina (eds.). Springer-Verlag, New York pp. 41-51.
- MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In*. Regeneración de selvas. II. A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.) pp. 191-239.
- MENDOZA, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo de *Astrocaryum mexicanum*. *Tesis, Facultad de Ciencias UNAM.*
- MENDOZA, A., D. PIÑERO & J. SARUKHAN, (en prensa). Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 74, 1987.
- PIÑERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum*. I Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 37, 69-118.
- PIÑERO, D. & J. SARUKHAN 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 70, 461-472.
- PIÑERO, D. M. MARTINEZ-RAMOS & J. SARUKHAN 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *J. Ecol.* 72, 977-991.
- PIÑERO, D., M. MARTINEZ-RAMOS, A. MENDOZA, E. ALVAREZ-BUYLLA & J. SARUKHAN 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*, 30, 108-116.
- SAGAR, 1959. The Biology of some sympatric species of grassland. *D. Phil. Thesis, Univ. of Oxford.*
- SARUKHAN, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. *In*. Tropical trees as living systems. P. B. Tomlinson & M. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Press pp. 163-184.
- SARUKHAN, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. *In*. Demography and evolution in Plant Populations. O. T. Solbrig (ed.) Blackwell, Oxford pp. 161-188.
- SARUKHAN, J. 1980. Mecanismos de regulación de poblaciones vegetales. *In*. Tópicos selectos de ecología contemporánea. G. Halffter & J. Rabinovich (eds.) CECSA, México.
- SARUKHAN, J. & M. GADGIL 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62, 921-936.
- SARUKHAN, J. & J. L. HARPER 1973. Studies on plant demography. I Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61, 675-716.
- SARUKHAN, J., D. PIÑERO, & M. MARTINEZ-RAMOS 1985. Plant Demography: A community level interpretation. *In*. Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper. J. White (ed.) Academic Press, 17-31.
- SCHALL, B. A. 1980. Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *Amer. Jour. Bot.* 67, 703-709.
- SOLBRIG, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35, 1080-1093.
- WERNER, P.A. 1975. Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecología* 20, 197-201.

APLICABILIDAD DE LAS PLANTAS MEDICINALES EN LA TERAPEUTICA MODERNA

Por *Hernando García-Barriga*¹

INTRODUCCION

Sean dadas especiales gracias a los distinguidos doctores Enrique Forero y Enrique Rentería A., Presidente y Secretario Ejecutivo, así como a los honorables miembros del Comité Organizador de este espléndido IV Congreso Latinoamericano de Botánica, por la oportunidad que me han dispensado al cursarme la amable invitación que con gusto correspondo con esta sencilla disertación que tiene, además, la finalidad de promover el interés intelectual sobre el estudio cada vez más amplio y profundo de los profesionales y estudiantes de la flora medicinal colombiana, de aquellas plantas que de una u otra manera intervienen en la curación de la enfermedad de obvia repercusión en el mejoramiento de la salud del hombre.

Esta inquietud ha sido ya nuestra en la cátedra universitaria, por cincuenta años; en conferencias y artículos de revistas científicas y, especialmente, en la obra "Flora Medicinal de Colombia" recientemente publicada en tres tomos y gestada durante cuatro lustros. Su tema lo hemos desarrollado, así mismo, mediante la participación en varios congresos internacionales, tales como el organizado por el Instituto Italo-Latino Americano, IILA, que se celebró en la ciudad de Roma en diciembre del año 1977, el instaurado por la Organización Mundial de la Salud en la ciudad de Ginebra en octubre de 1978, y el Tercer Congreso Latinoamericano de Botánica en la ciudad de Lima, Perú, del 2 al 7 de julio de 1982; congresos que dispensaron a mi persona el grandísimo honor de oírlos en representación de Colombia y del sector mundial que en materia médica se interesaba en la especialidad de las plantas medicinales.

Permítame este muy distinguido auditorio, traer a su memoria las recomendaciones que a manera de conclusión establecieron los congresos que acabamos de enunciar, como normas científicas a seguir en materia médica, respecto de las plantas curativas, a saber:

- Estudios preliminares sobre plantas consideradas por el vulgo como medicinales, haciendo una relación que a juicio científico tuviera prioridad para ulteriores trabajos.
- Pautas generales en la preparación de los vegetales, materia prima de los futuros fármacos y el control científico de las drogas vegetales, tanto tradicionales (medicina tradicional), como de las modernas.
- El establecimiento urgente del estudio botánico, farmacéutico y fitoquímico de listas de plantas medicinales provenientes de los países representados, en aquellos congresos previamente seleccionados.
- Revisión nomenclatural botánica de las especies medicinales por su nombre científico, para establecer sin dudas la identidad de la droga.
- Técnicas específicas, tanto farmacéuticas como farmacológicas.
- Manufacturación de extractos vegetales totales, solamente purificados y dosificados con el fin de fomentar una consideración objetiva de la medicina tradicional como medio de promover los servicios de salud a los pueblos más necesitados.

Para la ejecución de ese programa, en estrecha colaboración con las Oficinas Regionales de la Or-

¹ Profesor, Botánico. Calle 53 No. 3-05, Bogotá, Colombia.

ganización Mundial de la Salud, se dio gran prioridad a las necesidades de los países en desarrollo, principalmente "por lo que respecta a los servicios primarios de salud y a la participación activa de la población" tal como lo expresa el texto original. Igualmente, continúa el Programa de la OMS (en su crónica 31: 11 (1977) pp. 479-480, Ginebra, Suiza): "Siempre que sea posible, se dará prioridad a la promoción y el perfeccionamiento del empleo de recursos propios (hierbas medicinales, por ejemplo) para la producción de agentes terapéuticos, con objeto de reducir el costo de las importaciones de medicamentos de muchos países en desarrollo". "Se estimularán, asimismo, las investigaciones multidisciplinarias sobre sistemas de medicina tradicional; principalmente los trabajos de laboratorio y los ensayos clínicos orientados a la identificación de remedios eficaces de origen vegetal. . .".

Con tales fines propusimos en el Congreso del IILA, en Roma, la creación de Institutos Fitoquímicos con cierta autonomía, en todas y en cada una de las universidades donde se enseñara la medicina, la química, la farmacia, la botánica; con profesorado de dedicación exclusiva y personal auxiliar técnico para adelantar estudios serios de las plantas medicinales en el respectivo país latinoamericano. Tales institutos estarían asesorados por médicos, botánicos, farmacéuticos, químicos, etc., especialistas de las mismas universidades.

Destacamos ahora que la creación del Instituto Fitoquímico es de urgente fundación antes de que nuestros bosques nativos sean destruidos por completo y con ello las plantas medicinales que crecen favorecidas por el medio silvestre. De ahí, también la importante referencia que hacemos a la tradición indígena sobre experiencias en la aplicación de plantas curativas.

Por encontrarnos hoy en el ambiente más propicio al desarrollo de tales ideas, hemos querido tratar este tema especializado que seguramente moverá la inquietud científica de distinguidos asistentes a estos actos; porque no se trata aquí de la simple enumeración empírica en listados de plantas con ciertas implicaciones patológicas, sino de un estudio exhaustivo de los principios activos de las plantas y su incidencia en el comportamiento terapéutico a la luz de las ciencias químicas, farmacéutica y médica.

Tenemos hoy una necesidad urgente, y es el estudio más profundo de nuestras plantas medicinales, en vista de la escasez o vagüedad de nuestros conocimientos en muchos casos, y en otros, la falta de fármacos específicos en las enfermedades que hoy no tienen curación o alivio.

Así el progreso en los estudios futuros de las drogas sólo se logrará con la integración de datos de diversas disciplinas como: la botánica, la farmacia, la química, la antropología, la historia, la reli-

gión, farmacología, filología, mitología, etc. Esta abundancia de conocimientos, con paciencia y gran comprensión de tan diversos materiales, nos darán un amplio empleo apropiado de nuestras plantas.

Vemos con tristeza cómo, al aumentar con rapidez e intensidad la marcha inexorable de la civilización, extensiva a los pueblos más remotos, va perdiéndose en el olvido el conocimiento de las tradiciones aborígenes almacenadas durante tantos siglos, pero sólo dispuestas a su aprovechamiento mediante juiciosas y profundas investigaciones, que debemos apresurarnos a realizar con esfuerzo inmediato, antes de que la superficialidad del devenir existencial haga desaparecer el núcleo de experiencias que a través de años y hasta siglos, acumularon nuestros antepasados, dando fórmulas técnicas concretas a la utilización continuada pero completamente empírica que aquellos dieron a los principios activos de los vegetales.

Una precisa identificación botánica de las plantas nativas es básica para el entendimiento científico, y esto se debe hacer sobre la base de un espécimen botánico debidamente preparado. Sólo de esta manera se puede garantizar la exactitud del nombre científico, que se compone del género y la especie, por lo que es binomial. Sin su identidad científica ninguna investigación o conclusión será valedera entre los pueblos nacionales o extranjeros.

Para un programa de estudio y explotación de las plantas medicinales se debe partir de la certidumbre de que ni aquí, ni en nación alguna latinoamericana, existe espontáneamente materia prima suficiente para abastecer la demanda de un laboratorio farmacéutico. Se encuentra una cantidad silvestre, por ejemplo, de corteza de quina (*Cinchona* sp.) pero nunca para proveer un mercado internacional. Por ello, como primera medida, se deben establecer cultivos intensivos y escalonados de las plantas medicinales escogidas para la preparación de algún fármaco previsto.

Debido a los factores topográficos, climáticos, regímenes de lluvias y diferentes alturas sobre el nivel del mar, más otras condiciones edáficas; determinan que después de Nueva Guinea, sea Colombia el país más rico en número de especies, que calculamos en unas 45.000, sin contar con los grupos o taxas de plantas inferiores como los Mixomicetes, Briófitos, Hongos, etc., grupos que pueden superar a las fanerógamas en un 25%. De estas consideraciones podemos deducir el importante potencial que tenemos en plantas medicinales, industriales y alimenticias; sin embargo deficientemente explotadas, o lo que es más grave, sin ningún grado de utilización debido a falta de estudio científico e interés general.

Fuera de las plantas medicinales indígenas o nativas, en Colombia crecen cultivadas o subespontáneas, especialmente en tierras frías, más de un

centenar de especies europeas o de otros continentes como la *Matricaria chamomilla*, *Digitalis purpurea* (de tanta demanda en Europa) *Papaver somniferum*, etc., y como dato interesante estas especies exóticas al aclimatarse entre nosotros, mejoran en cuanto a rendimiento y calidad en sus productos activos, por las condiciones especiales de nuestras tierras y su régimen climático. La "berberina", la cual se obtiene de la *Berberis officinalis*, especie que no existe en Colombia, puede obtenerse también de la *Berberis goudotiana* que la produce en mayor cantidad y a su vez la droga es más bondadosa. Estos ejemplos nos indican que así como se han cultivado plantas alimenticias (ajo, cebolla, remolacha, etc.) procedentes de otros países con muy buenos resultados, así también podríamos cultivar entre nosotros, junto con las especies nativas, las exóticas de las que se derivan algunos pocos fármacos actualmente en uso y de los numerosos que se pudieran explotar después de estudios cuidadosos en la materia.

Lo dicho antes aquí, constituye la base de presentación de nuestra modesta actuación personal en estas materias y para exponer brevemente, a manera de intención y ejemplo, lo que algunas de nuestras numerosísimas plantas nos dicen de sus virtudes terapéuticas.

En gracia de la brevedad del tiempo entramos en materia especial, limitándonos a presentar una información muy sucinta de las plantas medicinales silvestres y naturales de nuestro suelo colombiano. Quizá también plantas en otros suelos latinoamericanos, que según criterio personal, deben tener prioridad en el estudio científico para la aplicación inmediata en la medicina moderna, aprovechando la tendencia general de regresar a la terapéutica que parecía ya abandonada. No nos extraña si alguna o algunas de las especies que mencionamos hoy hayan sido tratadas, también por el que os habla, en los congresos y simposios internacionales sobre la Medicina Indígena y Popular de la América Latina, pues las consideramos tan importantes para la medicina actual, que no redundan en lo que aquí volvamos sobre ellas.

REUMATISMO Y ARTRITIS

Salix humboldtiana Willd., *S. chilensis* Molina (Venezuela y Colombia) *S. alba* L., *Salix purpurea*, etc. (Europa). Familia Salicaceae.

Nombre vulgar: "Sauce" o "Sausa".

Son árboles espontáneos en América y Europa y hoy entre nosotros, cultivados a la orilla de los ríos, como en la Sabana de Bogotá, Nariño y Boyacá en los climas fríos (2.600 m).

De la corteza del "sauce" se obtiene la salicina, el ácido tánico, un colorante amarillo y el famoso

ácido salicílico componente de la aspirina que fue lanzada al comercio en el año de 1889 y en estos momentos cuestionada su aplicación entre los niños. Las hojas y la corteza de las diferentes especies de *Salix* se han usado en decocción para el tratamiento del reumatismo y los indígenas lo usaban con tal fin en la Sabana de Bogotá. Los tallos tiernos que tienen olor aromático débil y sabor amargo se usan para preservar los dientes de las caries. La decocción de las hojas sirve además para evitar la caída del cabello.

Maytenus aelevis Reiss. Familia Celastraceae.

Nombre vulgar: "Chuchuguasí", Chuchuhuasha (sionas).

Un árbol muy desarrollado que se encuentra en el Amazonas, en el Putumayo a la orilla del río del mismo nombre, donde los indios Sionas usan la corteza para el reumatismo, muy frecuente en esas zonas selváticas. Recientemente la corteza se vende en el interior del país.

Los resultados químicos del análisis de la corteza del material coleccionado por nosotros en el año de 1968, parte usada también en la artritis deformante, no están concluidas. El doctor Marini Bettolo en carta personal desde Roma (27, 3, 1978) me comunica lo siguiente: "Según nuestras investigaciones, la corteza y la raíz del *Maytenus aelevis* contiene un grupo de fenoldienonas con esqueleto triterpénico (pristimerina, maitenina) y proantocianidinas diméricas (ouratea, proantocianidinas A y B). Las primeras tienen una acción antitumoral demostrada también a nivel de la síntesis proteica (cáncer), las segundas tienen una notable actividad anti-inflamatoria (artritis). Según Raymond Hammet (de muestras de *M. aelevis* de Leticia, Colombia) esta planta contiene un alcaloide nombrado "maytenina", que sería una espermidina sustituida. Dos alumnas de la Facultad de Farmacia de la Universidad Nacional en su tesis de grado (2, II, 1978) demostraron en su investigación final que de todos los fármacos usados como anti-inflamatorios, la corteza de esta planta "Chuchuguasí", resultó ser superior.

En la Gazzetta Chimica Italiana, 102, 1972; los investigadores Franco Delle Monache, Giovanni Battista, Marini Bettolo, Oswaldo Goncalvez de Lima, Iván Leocio D'Albuquerque y José Sydney de Barros Coelho, concluyen en su interesantísimo trabajo indicando que la maitenina es una sustancia que se obtiene del *Maytenus* y que es antitumoral. Igualmente anotan que la maitenina también se encuentra en otras plantas como la *Peritassa campestris*, Familia Hippocraceae y en el *Maytenus ilicifolia* especie que no tenemos en Colombia; en cambio sí la *Peritassa laevigata* (Hoffms) A. C. Smith, del Chocó, Vaupés-Amazonas en el río Apaporis y también coleccionada en Loreto, Perú, con el nombre vulgar de "Murcahuasca".

Sería muy interesante hacer un estudio fitoquímico de las especies de *Maytenus* y *Peritassa* para constatar la maitenina; igualmente los estudios clínicos correspondientes ya que según nos informaba el doctor Jaime González, químico de la Universidad Nacional, es muy tóxica y hay que establecer con claridad si inhibe el crecimiento de las células sanas como lo hace con las cancerígenas. Es prudente no emplear las cortezas de *Maytenus*, hasta tanto no se haga un estudio más exhaustivo.

Dioscorea spiculifera D. Mexicana. Familia Dioscoreaceae.

Nombre vulgar: "Cabeza de negro".

En 1949 se descubrió la cortisona y sus derivados. Fue el doctor Russell Merker quien aisló la botogenina, materia prima para la obtención de la cortisona de la planta *Dioscorea mexicana*. Más tarde en 1955 aisló en la especie *Dioscorea spiculiflora* dos nuevas sustancias que las llamó gentrogenina y correlogenina. Hasta entonces la diosgenina sólo era conocida en una especie japonesa, *Dioscorea tokoro*. En años subsiguientes, Merker estudió las saponinas de numerosas especies de *Dioscorea* abundantes en México y encontró en todas ellas cantidades importantes de diosgenina acompañadas de otras saponinas afines como la yamogenina y criptogenina; las tres parecen ser características del género *Dioscorea*. El éxito en el aislamiento de semejantes compuestos consiste en hacer una hidrólisis ácida de los glucósidos sobre un extracto crudo, con el fin de aislar las sapogeninas (aglucones) en lugar de los glucósidos originales.

Unas veintidós especies crecen en Colombia, como la *Dioscorea polygonoides* H.B. (Bolívar, Santander del Norte), *D. olfersiana* (Cundinamarca) la *D. pilosula* R. Knuth., *D. pennelli* (Sonsón, Antioquia) etc., con grandes tubérculos y algunos también muy ricos en diosgenina y sapogeninas. Como México cerró el mercado de materia prima al exterior, como medida de protección a sus laboratorios que producen directamente esas drogas, los laboratorios del resto del mundo se han dedicado a la investigación de nuevas fuentes escogidas entre otras especies de *Dioscorea* para la producción de los anticonceptivos y de la cortisona.

Allium sativum L. Familia Liliaceae.

Nombre vulgar: "Ajo".

Es natural y nativo de Europa o del Asia Central y cultivado entre nosotros frecuentemente en climas cálidos.

El ajo se distingue de la cebolla de huevo (*A. cepa* L.) por presentar bulbos secundarios reunidos en un tallo discoide y recubierto por escamas de color grisáceo o blanco amarillento, según la varie-

dad. Las hojas son angostas y casinadas, las flores blancas.

Una de las drogas más antiguas recomendadas desde el tiempo de Dioscórides, que vivió en el siglo I de nuestra Era, hasta la literatura moderna. El "diente de ajo" cura más de diez enfermedades; desempeña un papel muy interesante en la alimentación humana y contiene en los tejidos del bulbo un cuerpo volátil (disulfuro de dialilo, dialil propilo y trisulfuro de dialilo) contenido en un aceite esencial que le da el olor aliáceo tan característico en esta clase de plantas y que se transpira por la piel. Se supone que la esencia que da ese olor típico forma parte de una cadena de glucosados, desdoblada por fermentos específicos.

El ajo contiene también catalizadores biológicos que necesariamente participan en el efecto terapéutico de la droga. El examen químico además revela la presencia, en proporción considerable, de hormonas masculinas y femeninas con actividad equipotencial.

Por todos sus elementos y principios activos, el ajo ejerce sobre el metabolismo una influencia determinada; un rendimiento funcional en ciertas glándulas endocrinas, debido a los catalizadores biológicos.

Frecuentemente el ajo se usa crudo, en extracto alcohólico total, como tónico de la glándula pituitaria; para aliviar la diabetes, en el reumatismo en general y hace disminuir en corto tiempo la presión arterial como defensa ante congestiones cerebrales. A propósito de estas cualidades medicinales del ajo, y como coadyuvante en los tratamientos de la circulación, los laboratorios Du Bac sacaron una droga nueva que hace unos cuatro años encontramos en París, en extracto total de ajo con vitamina P, el "Ex-Ail".

Bowdichia virgiloides H. B. K. Familia Fabaceae.

Nombre vulgar: "Alcornoque" (Llanos Orientales y Venezuela) "Yatornay" (Guahíbo).

Especie nativa, que crece en los Llanos Orientales de Colombia y se extiende a los llanos Venezolanos, en las sabanas. También de esta especie tenemos dos variedades: la *Bowdichia virgiloides* var. *ferruginea* Benth. y *B. virgiloides* var. *glabrata* Benth; variedades que crecen en Matogrosso, Brasil.

Este árbol es una leguminosa de dimensiones casi siempre reducidas, de 6-8 m de altura (raras veces hasta 15 m), ramas torcidas, tronco corto redondo y de 20-30 cm de diámetro, la corteza es áspera, rugosa y con abundante suber, flores azules o violadas.

El "Alcornoque" es muy usado tanto por los indígenas del Vichada como por los ganaderos de San Martín para curar fiebres palúdicas; pero recién-

temente, la corteza en decocción o en alcohol, ha dado muy buenos resultados en el reumatismo y la artritis, enfermedades muy frecuentes entre las gentes que viven en el Meta y Vichada.

Respecto a la química de esta prometedora planta, los doctores Jairo Calle Alvarez y Augusto Rivera, profesores del departamento de Farmacia de la Universidad Nacional (1981), efectuaron un estudio, hasta hoy inédito, e identificaron para ésta *Bowdichia virgiloides*: alcaloides, tanoides y además aislaron el lupeol.

La señorita Paula Marcela Mendoza V. para optar el título de biólogo de la Facultad de Ciencias de la Universidad Pontificia Javeriana, efectuó un estudio muy interesante como tesis de grado, intitulado "Estudio Fitoquímico y de las Propiedades Anti-artríticas del *Bowdichia virgiloides*, Alcornoque" (junio 1980).

De esta investigación extractamos las siguientes conclusiones de la autora:

— "Del alcornoque *Bowdichia virgiloides* se aislaron los compuestos:

1. Un triterpeno pentacíclico perteneciente al grupo de lupano, que se conoce con el nombre de Lupeol. 2. Un alcaloide con punto de fusión de 175°C, cuya estructura está en estudio y 3. Una mezcla de taninos.

— Se comprobó experimentalmente que la corteza de *Bowdichia virgiloides* presenta propiedades anti-inflamatorias, siendo la fracción responsable de dicha propiedad el lupeol, el que presentó mayor actividad que, por ejemplo, la butazolina".

Es, pues, un fármaco nuevo de gran actividad en el reumatismo y artritis.

ONCOLITICOS, ANTICANCERIGENOS

Hasta hoy se han estudiado en el mundo unas 15.000 especies de plantas que se cree tienen algún principio anticancerígeno. En el simposio de Ginebra hablamos de la necesidad de volver sobre ellas con un criterio más amplio, pensando quizá, no en un alcaloide o principio activo determinado, sino en las síntesis de la planta misma, el todo, teniendo en cuenta las trazas de los elementos mediatos, a manera de los remedios homeopáticos. Un extracto total de la planta verde con solventes adecuados y una preparación farmacéutica especializada.

Evoquemos unas pocas especies cuya propiedad principal es la de curar las "úlceras malignas", en algunos casos, y en otros disolver los tumores o que bien se constituyen en extraordinarios desinflamatorios.

Catharanthus roseus (L.) G. Don (*Vinca rosea* L.). Familia Apocynaceae.

Nombre vulgar: "Cortejo" y "Chocolata" (en Cúcuta, Colombia), "Buenas Tardes" y "Pensamiento" (en Venezuela).

Es una planta importada originaria de Madagascar y cultivada como planta de jardín en todos nuestros climas cálidos.

La infusión de toda la planta es utilizada en el Africa y en Australia, así como también entre nosotros, en enfermedades cardiovasculares y en la diabetes.

Hoy día y después de la reunión convocada en 1964 por la Sociedad Americana de Farmacognosia, en la ciudad de Pittsburgh para discutir los aspectos botánicos, químicos y farmacológicos, solamente de esta interesante especie, se conoció su verdadero valor terapéutico; su efectividad en el tratamiento de ciertas formas de cáncer principalmente en niños con leucemia linfocítica aguda. De tres alcaloides que se le conocían al "Cortejo" hoy se le cuentan cincuenta como los alcaloides: vincristina, vincalécoblastina (VLB), vinceína ($C_{21}H_{26}O_3N_2$), vincaína ($C_{21}H_{24}O_3N_2$), vincritina, aduamina, lochmerina, que contiene una base amoniacal cuaternaria, La serpentina y ajmalicina. Todos estos alcaloides resultaron eficientes en el tratamiento del cáncer.

Hoy, luego de un nuevo estudio de esta interesantísima planta, con las modernas técnicas y con el amplio sentido de la terapéutica actual; la ciencia ha adquirido con el "cortejo" un avance en el tratamiento del cáncer y en especial de la leucemia¹.

Tabebuia serratifolia (Vahl.) Nichols, *T. guayacan* (Seam) Hasley. Familia Bignoniaceae.

Estas especies junto con otras dos que se conocen con el nombre vulgar de "Palo de arco" y "Guayacán" y cuyas maderas contienen varias quinonas, la más notable de ellas, el lapachol o lapacol (colorante naftoquinónico), han demostrado su actividad contra el cáncer.

Estas dos especies de *Tabebuia* y algunas otras de la misma familia son estudiadas con preferencia en el Brasil, donde preparan una infusión popular que tiene grandes posibilidades de éxito como anticancerígena. El lapachol, según Perdue Jr. Robert E. y Jonathan Harkwell (1969), fue aislado como constituyente activo en raíces de *Stereospermum suaveolens* de la India.

Cinchona cordifolia Mutis ex Hum, *C. officinalis* y *C. pitayensis* Wedd. Familia Rubiaceae.

Así como otras especies las cuales debido a los alcaloides quinina, quinidina, cinchonina, etc., su

1 El "Oncovin" de los laboratorios Lilly, que es el sulfato de Vincristina, o sea la sal de un alcaloide obtenido de la planta originalmente conocida como Leucristina. También se le llama L.C.R. y V.C.R. la Biblastina y la Biblastinina, y el estímulo para continuar las investigaciones de agentes oncolíticos en el maravilloso mundo de las plantas.

corteza es un fármaco usado primero por los indígenas y luego por los conquistadores para curar el paludismo y las fiebres. Hasta hoy insustituída en nuestra medicina moderna. Recientemente se ha preconizado la corteza de las especies de *Cinchona* para el cáncer. *Coffea arábica* L., *C. liberianica* Bull. Familia Rubiaceae.

Nombre vulgar: "Café", "Cafeto".

Cultivada extensamente entre nosotros, cuyas semillas secas y luego tostadas producen la famosa bebida del Café, que entre otras cosas en medicina popular se emplea como estimulante, desinfectante, tónico cardíaco, hemostático y diurético; disuelve las flemas de los niños recién nacidos y actualmente se dice insistentemente que sus hojas y aun la bebida "tinto" es anticancerígeno.

Petiveria alliacea L. Familia Phytolaccaceae.

Nombre vulgar: "Anamú" (en toda Colombia). "Mapurite" (Venezuela). "Anamú" o "Namú" (Cuba). "Aposote de Zorro" (Guatemala). "Verbeine" (Francia). "Zorrillo" (México).

Planta subfruticosa, de tallo recto poco ramificado, puberulo, anguloso y leñoso de 0.50 a 1 m. de alto; hojas alternas, simples elípticas u ovalanceoladas de 8-15 cms. de largo y de 3-5 cms de ancho (varían de tamaño); inflorescencia erguida en espigas terminales de 15-20 cms de largo, flores pequeñas blancas o de color crema con tres brácteas basales, estambres 6-8 desiguales; fruto verde, angostamente ovoide, bilobado en el ápice, de 5 mm de alto por 1 mm de ancho, cada lóbulo tiene dos espinas apicales (ganchos) córneos, reflexos que se clavan en la piel de los animales y en la ropa (diseminación de las semillas).

El anamú es considerado como maleza, entre otras cosas porque al comer las vacas de esta planta, que tiene olor aliáceo, se impregnan tanto la carne como la leche, y el sabor es muy desagradable. En la Costa Atlántica (donde es abundante), se usa el cocimiento de sus hojas como sudorífico y para el "pasma" o enfriamiento con dolores de huesos y otras molestias. Se dice también que sus hojas en decocción son empleadas como desinfectante y porque produce bienestar general. Se atribuyen al anamú propiedades diuréticas, sudoríficas, expectorantes, antiespasmódicas, depurativas, antifebrífugas, usándose también en enfermedades venéreas así como en el histerismo y otras enfermedades nerviosas.

En decocción de toda la parte aérea de la planta y en forma de "buches" todos los días, evita la caries dental, caída de los dientes y fortalece las encías. Los buches de anamú son también muy buenos para curar las llagas y maltratos que se hacen con las cajas de dientes. Cura en poco tiempo la "piorrea".

La raíz machacada se aplica sobre las caries dental "destruyendo el nervio" y quitando el dolor (odontálgica). Se afirma por otra parte que la raíz es abortiva.

Toda la planta de anamú contiene alcaloides, flavonoides, saponinas y un aceite esencial que es el que le da el olor aliáceo.

Algo más interesante es la "curación del cáncer" por medio de las hojas del anamú, según numerosos datos y evidencias vividas en Venezuela, por ejemplo, y de noticias de Cuba. Hace poco las gentes aprendieron a emplear esta especie por tener propiedades antineoplásticas y oncolíticas. Parece que la curación de dos o tres vacas lecheras, en Cuba, fue la fuente para pensar en el anamú como planta efectiva en el cáncer y aún más la citogeneración a la normalidad en algunos casos.

Se administra al enfermo un zumo: se toman 25-30 hojas frescas (verdes) las cuales se licúan en un litro de agua corriente, fría. Esta poción se toma durante el día en tres dosis, una por la mañana, otra al medio día y la tercera por la noche. Esto durante varios meses, hasta que se observe la desaparición de los síntomas patológicos de la enfermedad. Hay enfermos que llevan años tomando el anamú o mapurite. Cuando no se puede conseguir la planta fresca se puede también administrar la decocción de sus hojas secas y siguiendo la prescripción anterior. Se dice que es menos efectivo el cocimiento.

La importancia del estudio de esta planta ha sido tal que vale la pena hacer referencia brevemente a su historia. En la literatura científica aparece en la obra "Medicamenta" de los doctores Enrique Soler y Batlle; (tomo II. pp. 971. 1951. "Prep. farm. y posol. "Conocimiento de las hojas y raíces, a vasos a todas horas"). Como anticancerígena tal vez la primera publicación de divulgación científica puede ser la del doctor Alberto de los Toyos Alcalá, en La Habana (18 de febrero de 1975) y que se titula "El Empirismo, pionero de la Ciencia" - "Efectividad de la planta Cubana, denominada Anamú, en cuatro casos de Cáncer", en ella dice: "En Cuba se ha utilizado con éxito la planta denominada Anamú, cuyo nombre científico es *Petiveria alliacea* en el tratamiento de los siguientes casos de cáncer, desapareciendo en corto tiempo los síntomas patológicos. . .".

En junio de 1981 se cumplieron dos años de la creación de "The Anamú Foundation of America", Inc., Miami, Florida; para el estudio de esta importante planta. En el año de 1982, cuando visité Venezuela en desarrollo de algunos trabajos botánicos, ya se hablaba del "Anamú" o "Mapurite" para el tratamiento del cáncer. Pero fue mayor mi asombro en agosto de 1983, cuando fui invitado a Caracas al VII Congreso Venezolano de Botánica, al oír en

los círculos científicos sobre las maravillas del "Anamú" o "Mapurite" (*Pettiveria alliacea*). Se hablaba en Venezuela, durante este año, de "curaciones" de individuos con diferentes formas de cáncer.

En vista de estas experiencias y evidencias, y con el ánimo de comunicarlas a médicos colombianos, aproveché la gentil invitación para dictar una charla sobre el tema de las Plantas Medicinales al cuerpo médico y comité científico de Asmedas en Cúcuta en diciembre de 1983. Fue, pues, la primera vez que hablamos del "Anamú" como posible droga contra el cáncer en nuestro país.

Por aquel entonces llegó a mis manos una tercera publicación científica intitulada "Anamú Planta Maravillosa", folleto No. 3, el cual contiene nuevas evidencias de "curación de cáncer". Así mismo encierra este folleto un informe dado a la publicidad por el doctor Sergio Santana Sánchez, en el que por primera vez se presenta un estudio detallado y científico sobre 246 casos que han sido tratados por el doctor Santana. Este trabajo fue escrito el 29 de junio de 1981.

Es importante resaltar que aunque el doctor Santana utiliza en sus tratamientos otras yerbas, la base principal de sus medicamentos es el "Anamú". Como parte sobresaliente de este informe se puede apuntar el hecho del resultado asombroso obtenido en casos de leucemia.

Eupatorium acuminatum H.B.K. Familia Compositae.

Nombre vulgar: "Santamaría" (Tolima), "Geri-
llo" (Fusagasugá), "Tumbaguay" (Arbeláez),
"Cutuma" (Tolibío, Cauca), "Apio de monte"
(Ocaña), "Quebrantadera" (Yacopí).

Esta planta crece en climas medios (1.000 m.s.
n.m.).

Siempre verde, de apenas 1 metro de alta; inflo-
rescencia terminal blanca; hojas grandes, verdes y
con olor a cumarina.

Las hojas frescas en cataplasma y la decocción
de toda la planta son muy usadas por los campesinos
de algunas regiones del país como en Chaparral
(Tolima), Fusagasugá (Cundinamarca) y Yacopí
(Cundinamarca) para curar los pruritos, eczemas y
otras enfermedades de la piel; igualmente se afirma
que es un remedio muy eficaz: las hojas frescas en
cataplasma y por vía oral como anticancerígeno,
desinflamatorio, resolutivo, desinfectante y anti-
tumoral.

Como esta planta ofrece resultados posiblemente
muy alentadores, los señores Diógenes A. Marín
y Jorge E. Fuentes, alumnos de la Facultad de Far-
macia de la Universidad Nacional para optar el título

de Químicos Farmacéuticos (noviembre, 1981)
en su tesis de grado, "Contribución al Estudio Fito-
químico del *Eupatorium acuminatum*", concluyen
así:

- "Mediante análisis espectroscópico utilizando técnicas tales como ultravioleta, infrarrojo y resonancia magnética nuclear, se comprobó que el compuesto EMA, aislado de la planta en estudio era "Cumarina" y "Umbeliferina" y además 11 cumarinas más.
- El contenido de cumarina es bajo en el *Eupatorium acuminatum* (0.73%) comparado con otras plantas de las cuales se obtiene esta sustancia como la *Coumarouna odorata* Aubl.

Muchas especies del género *Eupatorium*, son originarias de América y algunas ya han sido estudiadas como el *Eupatorium amplium* Benth., en el que se encontraron flavonoides. En otros, se han encontrado sesquiterpenlactonas, taninos o esteroides. Además son muchas las especies que tienen propiedades medicinales como el *Eupatorium odoratum* L. que fuera de lactonas, tiene cumarinas y aun alcaloides. Se usa en medicina popular en inflamaciones y tumores.

DIABETES

Ilex guayusa Loes. Familia Aquifolaceae.

Nombre vulgar: "Guayusa".

Los indios Sionas, Sibundoyes y otros (Putumayo), usan las hojas de este árbol propio del Putumayo, desde el año 1756, después de desecadas y en decocción como estimulante, nervínico, digestivo y especialmente como un gran expectorante; también se han usado sus hojas como antidiabético. Posee la Guayusa gran reputación popular por su valor terapéutico, pero hasta hoy es casi desconocida en el orden científico. Las infusiones de las hojas de la Guayusa en forma de tisanas, causan una baja inmediata del índice glicémico y glucosúrico de los diabéticos (Bol. del Inst. Bot., Univ. Central Quito, Ecuador, septiembre de 1943).

Cabe aquí, al hablar de las plantas usadas en la diabetes, enumerar otras, quizá de propiedades más efectivas que la anterior, empleadas tradicionalmente en nuestro país. Entre ellas contamos con las siguientes:

Tecoma stans (L.) H.B.K. Familia Bignoniaceae.

Nombre vulgar: "Chirlobirlo", "Flor amarillo", "Tronadora" (en México).

Arboles ornamentales de climas fríos, muy frecuentes en las avenidas de la ciudad de Bogotá.

Las hojas de este árbol en decocción o en extracto se han usado como hipoglucemiantes, administrado por vía oral. Los resultados parecen ser muy buenos, pues así lo reconoce el importante estudio hecho en México y publicado en la revista mexicana "Medicina Tradicional" Vol. III, No. 10, 1980 (separata de cuatro páginas) por Mariana Lozaya. En este completo trabajo científico la autora señala los alcaloides aislados de la planta, "cuya estructura ha sido establecida y son: tecomina, tecostatina, tecostidina (Hammouda, Plast y La Men, 1963; Hammouda y Le Men, 1963), boschniakina, 4-noractinidina, N-normetilskitantina, 5 y 9-hidroxiskitantina (Dickinson y Jones, 1969), 5-dehidroskitantina y skitantina (Gross Berg y Schtt, 1979-1973).

Concluye el trabajo: "De la experiencia acumulada respecto al comportamiento de los animales sometidos a concentraciones altas del extracto de 'tronadora', administrado por vía oral y endovenosa, así como los reportes toxicológicos existentes sobre los alcaloides hipoglucemiantes aislados, se desprende que estos extractos carecen de toxicidad. La observación clínica de los pacientes que hacen uso de esta planta como hipoglucemiante, es quizá el modelo idóneo para establecer el real valor de la planta y el mecanismo de acción involucrado...". Es pues, muy interesante el que se haya usado entre el vulgo esta planta contra la diabetes con buenos resultados y que se haya corroborado científicamente en los estudios hechos en México.

Momordica charantia L. Familia Cucurbitaceae.

Nombre vulgar: "Sibicojen", "Maravilla", "Balsamina", "Cundiamor" (Venezuela).

Hierba voluble que crece en lugares cálidos (500-1000 m.s.n.m) de Colombia, comb poteros y otros. De flores pequeñas de color amarillo; frutos pendentes de color amarillo-rojizo.

Según el doctor Peckolt, las hojas contienen 0.16% de aceites grasos fijos; 0.157% de cera vegetal; 0.17% de un principio amargo, momordipicrina, 0.008% de un alcaloide cristizable, la momordisina; 0.23% de un ácido orgánico particular, el ácido momórdico; varias resinas y un principio aromático.

Es un purgante en decocción de las hojas con unas gotas de limón. Pero de todos los usos que se le dan a esta especie, creemos que el más importante, y del cual tengo evidencias personales, es su acción hipoglucemiante. Se toma una decocción, de toda la planta, tres tazas diarias y luego de un control, se baja la dosis a una taza diaria. Es un gran antidiabético por cuanto cura esta enfermedad en poco tiempo y además según radiografías también desaparecen los "ganchos" de la columna vertebral en hombres maduros.

Origanum vulgare L. Familia Labiatae.

Nombre vulgar: "Orégano".

Otra planta antidiabética también usada con éxito, ya que tomando dos porciones diarias después de las comidas, en infusión o decocción, el diabético está controlado y en algunos casos prácticamente curado.

La química de esta planta es muy bien conocida ya que es una planta usada como condimento y por ello se cultiva en casi todo el mundo. Contiene un aceite volátil de olor y sabor un poco desagradable; este aceite está compuesto por 25 y 85% de carvacol y cimenol. Sería interesante hacer algunas prácticas farmacológicas con esta especie, que como dije anteriormente, es prometedora en la enfermedad de la diabetes y/o prediabetes (hipoglucémico).

Curatella americana L. Familia Dilleniaceae.

Nombre vulgar: "Chaparro" (en todas partes).

No conozco un análisis químico y mucho menos clínico de este arbusto, tan frecuente en nuestros climas cálidos y más en las "sabanas" de los Llanos Orientales, que son secas y semiáridas; pero la gente del campo recomienda las hojas y corteza. En otras ocasiones con su madera hacen unas canoas las cuales llenan de agua que al día siguiente toman, pues es también un buen diurético y baja la tensión arterial. En todo caso según el empirismo es un buen hipoglucémico.

Spilanthes americana (Mutis) Hieron, posiblemente *Spilanthes cynifolia* (Lam.) A. H. y *S. oleracea* L. Familia Compositae.

Nombre vulgar: "Chisacá", "Risacá", "Botón de oro", "Yuyo".

Es una hierba postrada que al crecer cubre, en los lugares húmedos, una buena porción de terreno. Frecuente en la sabana de Bogotá, Boyacá y otros lugares del país (alt. 2.600 m.s.n.m.).

Tallos rojizos; hojas crasas, pequeñas; inflorescencia de color amarillo-quemado. Toda la planta es picante al masticarla y se adormecen las mucosas de la boca y labios.

La química de esta especie es desconocida, por lo menos para mí. O. Wehmer (1931) describe para la *Spilanthes oleracea* una materia picante aceite, spilantina (C₁₅H₃₀), spilantol (C₁₄H₂₅NO), fotosterina, cholina (KNO₃). Tiene una materia picante y acre muy fuerte, por lo que tiene la acción de adormecer la lengua y la mucosa de la boca cuando se aplica el capítulo o las hojas frescas en la parte afectada. Igualmente se pueden apreciar esas características en el agua luego de cocida la hierba.

Son muchos los usos medicinales que se atribuyen a esta especie, siendo los principales en decocción.

ción de toda la planta para curar la diabetes. En un tratamiento corto se puede apreciar la bondad de esta yerba pues, por ejemplo, las úlceras de algunos diabéticos se cierran y curan rápidamente.

La sumidad florida de la Chisacá en decocción o zumo, tomando una copita en ayunas, es muy provechosa en las enfermedades del hígado (manchas en la piel de la cara), especialmente en la hipertrofia y en los estados biliares. Las manchas oscuras de la piel de la cara desaparecen después de un tratamiento de unos cuantos días, tomándola diariamente.

Las cabezuelas (flores) tienen propiedades odontálgicas; por lo tanto, al poner un pedacito de la "flor" en la cavidad de la muela afectada, el dolor desaparece. Igualmente, la decocción de las inflorescencias o masticándolas, o haciendo "buches", cura las afecciones de la boca especialmente las aftas o aquellas pequeñas úlceras blancas que se presentan en la membrana mucosa de la boca.

Confirman éstas mis aseveraciones (Flora Medicinal de Colombia; 1975, Tomo III, pp. 415, Hernando García Barriga) sobre los efectos curativos del herpes, aftas y úlceras blancas de la membrana mucosa de la boca, el trabajo de los doctores Marcial Calle y José Caballero Prada, de la Facultad de Odontología de la Universidad Nacional, intitulado "Efectos anti-herpes y anti-aftas del *Spilanthes americana* (Chisacá). —Revista Federación Odonto-

lógica Colombiana, 24 (120), 1977. Hoy tenemos una pomada preparada con la "Chisacá".

Por último, y con el ánimo de enterar a mis oyentes sobre las últimas investigaciones fitoquímicas, me permito brevemente tomar de las revistas científicas los siguientes datos:

- En Inglaterra un grupo de científicos están estudiando el "Plátano verde", *Musa paradisiaca* clon Harton Cardeñosa, posiblemente en decocción del fruto, para curar las úlceras del duodeno. Un nuevo fármaco que podemos agregar a la escasa lista existente contra esta terrible enfermedad.
- En las Islas Canarias otro grupo de investigadores llevan muy adelantado un exitoso estudio sobre el "Higo Chumbo", *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, una cactacea cultivada entre nosotros en Boyacá, por ejemplo, por sus frutos muy sabrosos. Estas frutas comidas con frecuencia, diariamente, curan los cálculos tanto renales como los de la vesícula, disolviéndolos.
- La papaya, *Carica papaya* L., fruta deliciosa, alimenticia, refrescante y digestiva; puesta sobre las úlceras epidérmicas las cura en un tiempo reducido debido a uno de sus principios activos: Papayotina (Peckolt) o Papaína. Es pues, desinfectante, absorbente y antiinflamatorio.

BIBLIOGRAFIA

GARCIA BARRIGA, HERNANDO: Flora Medicinal de Colombia (tres tomos) 1974-1975. Imprenta Nacional, Bogotá.

LA TAXONOMIA Y SU RELACION CON LAS CIENCIAS AGRICOLAS¹

Por Ghilleen T. Prance²

INTRODUCCION

Fue una sorpresa y un motivo de alegría cuando los coordinadores de esta reunión me asignaron este tema para presentarlo hoy. Cuanto más he pensado en este tema más convencido estoy de la importancia de que éste sea discutido por curadores de herbarios.

Recientemente, se han publicado varios artículos en los Estados Unidos en defensa de la sistemática, ya que la misma se ha visto frustrada a causa del énfasis científico dado a otras disciplinas biológicas (ver por ejemplo Wilson 1985a, b, Galston 1985, Carlson 1984). La biotecnología y la biología molecular tienden a ser más atractivas y populares, a la vez que cuentan con mayor respaldo económico, mientras que la sistemática se ha relegado a un plano inferior. Dada esta situación no debe sorprendernos el que se haya seleccionado un tópico que destaque la importancia de la sistemática en las ciencias aplicadas. Es necesario que examinemos nuestra ciencia detenidamente y señalemos las enormes contribuciones aportadas a la agricultura y a otras áreas, tales como la ciencia forestal y la medicina. Sin embargo, ésto no implica que todo sistemático deba dedicarse al estudio de un grupo de plantas consideradas útiles. Un sin número de descubrimientos benéficos han surgido a partir de investigaciones básicas. Este sentir se expresa mejor en las palabras de Edgar Anderson (1952), uno de los pioneros de la sistemática apli-

cada "Muchos senderos fascinantes aguardan al curioso en el campo de la botánica no económica". "Many fascinating paths await the curious in uneconomic botany" Por lo tanto, lo que aquí expongo no implica que todos debamos dedicarnos a la botánica agrícola. Lo que deberíamos hacer, es asentar las bases de diversos estudios de plantas colombianas, aunque su finalidad sea utilizada para la ecología, fitogeografía, fisiología, medicina, conservación o cualquier otro campo. Estas áreas no podrían progresar sin la información básica que se encuentra en el herbario. Por consiguiente existe un vínculo estrecho entre la taxonomía y las áreas agrícolas.

Nos encontramos en un período crítico en la historia de la sistemática, debido a la destrucción global del medio ambiente natural y la consecuente pérdida de especies. La extinción de especies ha alcanzado un nivel sin precedente, donde muchas han desaparecido antes de siquiera ser descubiertas. Esto debería constituir una preocupación primordial en Colombia, ya que la riqueza de su flora se estima en más de cincuenta mil especies de plantas vasculares. Este es el momento en que la sistemática debe fortalecerse y unirse para rebasar los límites de los herbarios y adentrarse tanto en los campos de la conservación, como de la utilización prudente de los ricos recursos botánicos de este país. Espero que concluyamos este congreso en Medellín fortalecidos y motivados ante la tarea que nos aguarda.

1 Trabajo presentado en la Reunión de Directores y Curadores de Herbarios Colombianos, Medellín, 26 de junio, 1986.

2 The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458, U.S.A.

Nota del Editor: Dada la importancia del análisis que presenta el Dr. Prance en este texto, se consideró conveniente incluirlo en el volumen de Conferencias Magistrales.

LA DICOTOMIA

Una de las tragedias de nuestra ciencia consiste en que, en la actualidad, la agricultura y la sistemática se han visto demasiado separadas. Este no ha sido siempre el caso, como se puede apreciar en los primeros trabajos en plantas cultivadas de Alfonso

de Candolle (1896) o en el trabajo iniciador de Vavilov sobre los centros de origen de plantas cultivadas o en el de su colega Bukasov (1981), un taxónomo que inició estudios sobre la papa. La separación de la sistemática y la agricultura ha tenido consecuencias adversas en ambos campos, conduciendo, con toda probabilidad, a sistemas agrícolas menos estables e, indudablemente, a una mayor destrucción del medio ambiente. Sin la colaboración de un taxónomo, el agrónomo demuestra menos interés por los sistemas agrícolas autosuficientes y botánicamente diversos. Las dos disciplinas necesitan estrechar sus vínculos para lograr que el taxónomo esté dispuesto a aprender más sobre la agricultura y sus necesidades y que el agrónomo aprenda más sobre las implicaciones de los parentescos de las plantas que se tratan de manipular. Como sistemáticos debemos tomar en cuenta la importancia de contribuir a las ciencias agrícolas. Sólo lo lograremos si buscamos aprender recíprocamente de nuestros colegas agrónomos.

Recientemente he dictado cursos en botánica económica en distintos lugares de Norte y Sur América. Uno de los hechos más notables es que los herbarios, incluyendo el nuestro en Nueva York, tienen una escasa representación de plantas cultivadas y de sus parientes silvestres. Es importante que estos parientes silvestres se preserven en herbarios para ser estudiados como especies raras, de áreas inexploradas. Es necesario que hagamos un verdadero esfuerzo en recolectar especímenes de plantas útiles, con el fin de hacer más útiles nuestros herbarios.

LOS CULTIVOS Y SUS PARIENTES SILVESTRES

La manera más importante en que la sistemática ha contribuido y seguirá contribuyendo a la agricultura, es a través del estudio del parentesco de los cultivos y sus relativos silvestres. Estos últimos son un recurso crucial para la solución de los muchos problemas que afectan los cultivos; su importancia se ve incrementada ante la posibilidad de utilizar nuevas técnicas de ingeniería genética. En breve será posible transferir con mayor eficiencia que en el pasado la resistencia a plagas, la resistencia a pesticidas o el alto contenido de lisina, etc.

Es esencial, que el agrónomo conozca cuáles son los parientes más cercanos de los cultivos en cuestión, así como sus caracteres.

Los parientes de un cultivo que crece en una región húmeda, provenientes de zonas áridas, pueden ser de utilidad para la expansión de los límites ecológicos del cultivo, como es el caso de la introducción de las formas enanas del trigo.

La taxonomía de los cultivos y sus parientes silvestres debe concentrarse alrededor de la deter-

minación precisa de las relaciones evolutivas. Como consecuencia, la taxonomía de mayor provecho para el agrónomo será aquella basada en estudios evolutivos. Para que sea eficaz, deberán utilizarse técnicas modernas de química, citología, electrofóresis y métodos computacionales que contribuirán a un mejor entendimiento de las relaciones evolutivas. El trabajar con parientes silvestres de un cultivo requiere mucho más que la taxonomía alfa.

Por lo tanto, es importante que nuestros herbarios estén técnicamente equipados con electrofóresis, laboratorios de citología o el tener acceso o colaboración a laboratorios que cuenten con tales facilidades. Frecuentemente este tipo de investigación requiere que se trabaje en equipo. Aunque ustedes no cuenten con tales facilidades en sus herbarios, es posible lograr estas metas mediante la colaboración con científicos que cuentan con tales facilidades. Aun cuando se cuenta con facilidades adecuadas es generalmente más propicio formar un equipo de colaboradores, especialistas en campos relacionados. Esto es exactamente lo que mi colega Scott Mori y yo hemos hecho en nuestro estudio de las lecitidaceas, mejor conocidas como la familia de la nuez del Brasil. Nuestro entendimiento de ese grupo es mucho más abarcador a través de la colaboración con un citólogo de Wisconsin, un anatomista de leño en Syracuse, N. Y., un anatomista floral en São Paulo, Brasil, y un palinólogo en Holanda. El tipo de taxonomía que ayuda a resolver problemas en la agricultura es, con frecuencia, este tipo de trabajo en equipo.

Un buen ejemplo de un pariente útil de un cultivo importante es el recién descubierto *Zea diploperennis*, del mismo género que el maíz. Esta especie silvestre que iba camino a la extinción, al ser descubierta en 1978, no sólo hace más real la posibilidad de un maíz perenne sino que a la vez más resistente a las enfermedades virales comunes del maíz (Iltis et al., 1979). Fue descubierta en las montañas de México, por un grupo de taxónomos mexicanos y estadounidenses. Afortunadamente, esta especie fue hallada antes de que su hábitculo fuese destruido por completo.

Una manera en que el sistemático puede contribuir a la agricultura es a través del estudio de los parientes silvestres de las plantas cultivadas. No sólo debemos dedicarnos a la actividad teórica de su evolución, sino que además debemos preocuparnos por su conservación. Las bases genéticas de muchos cultivos son estrechas, haciéndolos susceptibles a enfermedades y a inclemencias ambientales.

La sobrevivencia de un cultivo a largo plazo, con toda probabilidad depende de la sobrevivencia de sus parientes silvestres. ¿Qué mayor motivo podríamos tener, para concentrar nuestros esfuerzos en conservar áreas de hábitculos naturales en la región? Sin embargo, el interés de los sistemáti-

cos en el campo de la conservación se ha ido desarrollando lentamente en relación con las necesidades.

LA RECOLECCION DE GERMO-PLASMA

Es menester conservar las áreas naturales así como el recolectar y cultivar germo-plasma de los parientes silvestres de los cultivos. Si estos no pudieran conservarse en su ambiente natural sería entonces esencial trasplantar éstos a áreas donde pudiessen sobrevivir. Con frecuencia, el taxónomo con experiencia es quien puede reconocer estas especies en su ambiente y de esta forma rescatarlas. Muchas áreas ricas en parientes silvestres de plantas cultivadas están siendo destruidas; por ejemplo, el habitáculo de los parientes silvestres de muchas plantas cultivadas en los Andes, tales como, por ejemplo, la papa, la maca, el capsicum, (los ajíes) los géneros, *Canna*, *Ullucus*, y *Tropaeolum*, y el tomate. La recolección de germo-plasma necesita de una base taxonómica.

Una de las maneras más eficaces de conservar germo-plasma de algunos cultivos tropicales, que no sean objeto de estudio de grandes instituciones agrícolas, tales como la CIAT en Colombia, es a través de los jardines botánicos. Algunos de nuestros sistemáticos están afiliados a jardines botánicos. Una de sus tareas más importantes es la de conseguir y conservar el germo-plasma. Los jardines botánicos de los trópicos, de zonas climatológicas adecuadas, son los lugares indicados para mantener un mínimo de germo-plasma dado que tienen tanto un conocimiento de sistemática así como las condiciones necesarias para el mantenimiento de las colecciones vivientes. En Medellín tenemos un buen ejemplo, donde el jardín botánico tiene un herbario y por lo tanto un departamento de taxonomía como parte de su trabajo. Este es la clase de jardín que podría tener a su cargo la responsabilidad de recolectar y preservar un mínimo germo-plasma de cultivos no explotados, de importancia para la región, además de mantener todas las otras tareas tradicionales de un jardín botánico.

LA ESTRATEGIA DE CONSERVACION GLOBAL

Una buena base para la involucración del sistemático tanto en la agricultura como en la conservación, se presenta en uno de los documentos más importantes de las pasadas décadas, *The World Conservation Strategy (IUCN, WWF, UNEP, 1981)*. Este documento presenta un delicado balance entre la conservación y la utilización, dos áreas que tradicionalmente han figurado como polos opuestos. Por primera vez se presenta la colaboración entre aquellos que se preocupan por la conservación y los que se preocupan por la utilización y explotación de los recursos naturales. Este es un modelo a

seguir ya que nos llevará por el sendero armonioso de la conservación y la utilización.

Nuestros sistemáticos pueden aportar grandemente al área de la conservación, proveyendo información sobre el grado de peligro de extinción de las especies, así como sobre su distribución y frecuencia. Igualmente, información fitogeográfica, definición de centro de endemismo y de tipos de vegetación. Este último podría considerarse de mayor importancia. La información sobre el habitáculo está tomando mayor importancia que el destino de una especie individual. Ya que el aspecto de la conservación no es nuestro principal tópico, se me ha pedido que discuta el aspecto de la utilización en más detalle.

Adoptando este punto de vista de equilibrio entre la conservación y la utilización, el sistemático tiene también mucho que contribuir al campo de la utilización de plantas. Este estudio no debe ser primordialmente sobre cultivos mayores, los cuales son estudiados en varias instituciones, sino más bien sobre cultivos poco conocidos y explotados. La excepción sería el estudio de los parientes silvestres de cultivos mayores, como hemos discutido anteriormente. La evidencia de que la mayoría de los sistemas agrícolas utilizados en los trópicos no son sostenibles y son la causa de grandes daños ambientales, tanto al suelo como a la diversidad de especies, es contundente. Existe la necesidad urgente de desarrollar métodos agrícolas que estén basados en la sostenibilidad, así como en la conservación ambiental. Algunos sistemas agroforestales recientes, basados en métodos indígenas, parecen ser mucho más sostenibles (por ejemplo, Denevan y Padoch (en imprenta), sobre los indios Bora del Perú (Denevan et. al. 1984). Estos están basados en el cultivo de muchas especies y no en una sola especie herbácea. El sistemático puede desempeñarse, tanto en la tarea vital de buscar nuevas plantas cultivables así como en el análisis de sistemas indígenas, como el de los indios Bora. Esta clase de estudio sólo puede realizarse a través de la identificación botánica precisa que puede proveer el taxónomo.

Es por este interés en la colaboración entre el sistemático y la agricultura, que en 1981 el Jardín Botánico de Nueva York fundó el Instituto de Botánica Económica. Este nos ha permitido consolidar los esfuerzos de especialistas en campos relacionados, los cuales pueden colaborar con nuestros sistemáticos. Nuestro equipo se compone, entre otros, de dos antropólogos, dos ecólogos, así como de dos sistemáticos, los cuales están colaborando en áreas aplicadas de la botánica económica. Hemos adoptado dos enfoques, primero el de estudios etnobotánicos de tribus indígenas, el cual ha producido resultados espectaculares sobre el grado en que estas personas utilizan las plantas en un bosque pluvial, y secundamente, el de realizar estudios detallados en plantas con gran potencial económico.

Por ejemplo, estamos investigando sobre la domesticación de la cocona (*Solanum sessiliflorum*) y de el camu-camu (*Myrciaria dubia*) en Perú, así como sobre la palma de babassu (*Orbignya phalerata*) en Brasil. Estos representan cultivos subdesarrollados en relación con su potencial. La cocona, una fruta rica en vitaminas, la cual existe en estado semidomesticado en parcelas experimentales de nuestra científica Jan Salick, es altamente productiva por unidad de área. El camu-camu contiene al menos veinte veces más vitamina C que los cítricos y ocurre en rodales naturales a la orilla de lagos o cochas de aguas negras en la Amazonia Peruana. Aunque éste apenas se ha comenzado a cosechar, el área estudiada por nuestro ecólogo Charles Peters, actualmente suple cincuenta toneladas de frutas al mercado de Iquitos.

Esta especie ocurre en rodales casi puros, y por lo que su ecología nos indica esta puede monocultivarse en habitáculos no propicios para cualquier otro cultivo convencional. La palma de babassu, similarmente crece en extensos rodales naturales en una franja al sur del Amazonas. Actualmente, esta es la primordial fuente de ingreso para más de dos millones de campesinos en el Noreste del Brasil. Esta es por lo tanto meritoria de ser estudiada. Nuestro Instituto de Botánica Económica está capacitado para llevar a cabo tales estudios exitosamente, debido a la sólida fundación sistemática de nuestra institución. Sin la disponibilidad de un herbario, el conocimiento básico de ecología y del tipo de vegetación, el esfuerzo dedicado a este tipo de investigación sería menos exitoso. La sistemática tiene mucho que contribuir a las ciencias aplicadas y es de hecho el fundamento de éstas. No debe incomodarnos hablar sobre la importancia de nuestro campo o llevar a cabo este tipo de investigación básica, la cual permite a otras áreas la utilización de plantas.

CONCLUSION

La taxonomía, ciertamente ha interactuado con la agricultura de muchas maneras a través de los años. Aunque ha existido una separación artificial que ha sido detrimental a ambos campos. Los investigadores básicos vierten su contenido en aquellos que se limitan por dedicarse a la investigación aplicada, mientras que los agricultores encuentran difícil el alcanzar las torres de marfil de los sistemáticos. Existe una fuerte tendencia, entre los sistemáticos, a trabajar en aislamiento en su propia estrecha especialidad y a resistir el querer ir más allá de su propia especialidad. Como resultado,

nuestra imagen y utilidad práctica se ve afectada y provee la justificación para la supremacía de otros campos en la botánica. Necesitamos estar dispuestos a integrar nuestra ciencia con lo que está ocurriendo en otras áreas. Como resultado, ambas partes se beneficiarán. Espero que después de este congreso, no regresemos meramente a una área aislada de nuestro herbario, sino más bien busquemos utilizar nuestros herbarios como instrumentos para el agrónomo y para científicos aplicados en distintas áreas. Esto ayudará a traer nuevamente la sistemática a la vanguardia, donde su importancia pueda ser realizada y pueda revivir el respaldo económico necesario, para completar el inventario botánico de Colombia y de otros países latinoamericanos. Muchos de los grandes sistemáticos del pasado estuvieron profundamente interesados en plantas útiles y en su cultivo. Dos buenos ejemplos los son A. P. de Candolle y William J. Hooker, y aquí en Colombia Enrique Pérez-Arbeláez. Deberíamos mirar atrás a estos grandes líderes en el campo, y no hacia especialistas en familias de plantas monotípicas. La sistemática es una ciencia integradora, la cual puede sólo progresar cuando interacciona con las ciencias aplicadas y las técnicas modernas, las cuales pueden suplir mayor evidencia a los sistemas construidos.

Cuando la ciencia es sobrellevada ya sea por un taxónomo puro, que se interesa solamente por aquellas especies relacionadas a su grupo, o por un agrónomo que sólo considera el lado aplicado como lo más importante, muchos aspectos quedan sin cubrirse. Necesitamos interesarnos en unir la brecha que separa ambos aspectos de la ciencia y entrenar personas en la taxonomía de plantas útiles, el manejo de recursos genéticos, y áreas de la ciencia más integradoras.

Ni la conservación ni la utilización de plantas sin desarrollar pueden funcionar debidamente sin la estructura taxonómica que les sostiene. Este es el esqueleto sobre el cual el resto del cuerpo depende para soporte. Ustedes están realizando una importante labor como curadores de herbarios. Continúen haciéndolo, pero estén seguros de que bien realizado, con las puertas abiertas tanto a los científicos aplicados como a los colaboradores de disciplinas que provean mayor información en la cual basar la taxonomía evolucionista.

AGRADECIMIENTO

Le agradezco a Pedro Acevedo el haber traducido este manuscrito al Español.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, E. 1952. *Plants, man and life*. Boston, Little, Brown. 245 p.
- CARLSON, C. 1984. Doyenne of the Biological Sciences. *Mosaic* 15: 18-27.
- BUKASOV, S. M. 1981. *Las plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia*. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- DE CANDOLLE, A. L. P. P. 1896. *Origine des plantes cultivées*. ed. 4. Paris, F. Alcan.
- DENEVAN, W. & C. Padoch, (eds.) en imprenta. *Swidden-fallow agroforestry in the Peruvian Amazon*. *Adv. Econ. Bot.*
- DENEVAN, W. M., J. M. TREACY, J. B. ALCORN, C. PADOCH, J. DENSLOW & S. F. PAITAN. 1984. *Indigenous agroforestry in the Peruvian Amazon: Bora Indian management of swidden fallows*. *Interciencia* 9: 346-357.
- GALSTON, A. 1985. *Of genes, plants and the marketplace*. *Bio-science* 35: 613.
- ILTIS, H. H., J. F. DOEBLEY, R. GUZMAN & B. PAZY. 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): A new teosinte from México. *Science* 203: 186-188.
- IUCN, WWF, FAO. 1981. *World Conservation Strategy*. IUCN, Morges, Switzerland.
- VAVILOV, N. I. 1951. *The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants: selected writings*. Waltham, Mass, Chronica Botánica.
- WILSON, E. O. 1985a. *The biological diversity crisis: a challenge to science*. *Issues in Science & Technology* Fall 1985: 20-29.
- WILSON, E. O. 1985b. *Time to revive systematics*. *Science* 230: 1227.

LA BIOLOGIA EN EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION EN LATINOAMERICA

Por Peter H. Raven¹

Deseo referirme a una situación que esencialmente nos atañe a todos y que por ello sólo hallará paliativos en la medida que aunemos esfuerzos para solucionarla. El exceso de población en los trópicos con la consecuente destrucción de las selvas y todo lo que hay en ellas, afecta a todos los seres humanos, y a nuestros hijos, y a nuestros nietos, en el más profundo e inmediato de los sentidos. De ser suficientemente bienaventurados como para evitar una guerra nuclear, el conjunto de problemas existentes en los países tropicales y que ahora quiero discutir, son en mi opinión los que delinearán en gran medida nuestro futuro. Porque Latinoamérica es eje principal de esta situación y porque creo que las posibles soluciones radican en estudios biológicos, es que deseo referirme a estos aspectos.

TABLA 1. Población aproximada (en millones)

	1950	1986	2000	2020	2100
Países desarrollados	832	1.180	1.264	1.377	1.417
China	557	1.050	1.190	1.310	1.571
Países en vías de desarrollo (excepto China)	1.136	2.712	3.703	5.044	7.457
Total	2.525	4.942	6.157	7.731	10.445

FUENTE: "Population Reference Bureau, Inc."

En la tabla 1 se ilustra el crecimiento de la población desde 1950 hasta 1986, proyectándose hasta el año 2020; se añade una última columna con estimaciones para el año 2100. Durante el período ilustrado, que es aproximadamente el de promedio de vida, la población del mundo aumenta de 2.500 millones a 7.700 millones. En los países

templados como Estados Unidos, Canadá, la Unión Soviética, Japón, Australia, Nueva Zelanda, y los países europeos, el incremento de la población es de solamente 66%, pero en el resto del mundo (China excluida) la cifra inicial de 1.100 millones se incrementará en 344%. El año pasado solamente, 97 millones de personas se sumaron a la población del mundo, 85% de ellas en países que se hallan total o parcialmente comprendidos en los trópicos. Durante los últimos 36 años, mientras la población de los países templados aumentó en 350 millones, la de los países tropicales aumentó 1.600 millones.

Este patrón de distribución plantea serios problemas, cuya solución más evidente podría ser aplicar medidas para controlar la población como ya lo han hecho 40 de los países menos desarrollados. Pero estas medidas son a largo alcance; a corto plazo la población no puede ser controlada debido a la distribución por edades como se ilustra en la tabla 2. Mientras que en los países templados menos de 1/4 de la población tiene menos de 15 años, en los tropicales esta cifra varía entre 38-53%. Dado que tanta gente tiene aún que alcanzar la edad

Tabla 2.

	Población en 1986 (en millones)	Incremento Natural (% anual)	Población de 15 años de edad (%)	Población estimada en 2020 (en millones)
Africa	583	2.8	45	913
Latinoamérica	419	2.3	38	736
Sudeste de Asia	408	2.2	39	664
Brasil	138.4	2.4	38	242
México	81.7	2.6	42	147
Kenia	21	4.2	53	73.7
Nigeria	105.4	3.0	48	298.7
Europa	493	0.3	22	523
Estados Unidos	241	0.7	22	305.3
Mundo	4.942	1.7	35	7.731

FUENTE: "Population Reference Bureau, Inc."

¹ Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.

TABLA 3. Población del mundo (en %)

	1950	1986	2000	2020	2100
Países desarrollados	33.0	23.9	20.5	17.8	13.6
China	22.0	21.2	19.3	17.0	15.0
Países en vías de desarrollo (excepto China)	45.0	54.9	60.2	65.2	17.4

FUENTE: "Population Reference Bureau, Inc."

para tener hijos, la estabilidad demandará varias generaciones, aunque se tomen inmediatamente las medidas más drásticas.

Mi primer punto es así que la triplicación de la población a partir de 1950 durante el curso de la vida de una persona representa una situación absolutamente extraordinaria y sin precedentes. Como tal, el crecimiento de la población no puede ser manejado con los modelos presentes de funcionamiento.

En la tabla 3 se ilustra mi segundo punto. La proporción de la población mundial viviendo en los países templados ha disminuido de 1/3 en 1950 a menos de 1/4 actualmente, disminuirá a 1/6 para el año 2020 y continuará disminuyendo a cerca de 1/7 para el año 2100. O sea que ya somos ciudadanos de un mundo donde la mayoría de la población vive en los trópicos, y esta proporción obviamente aumenta en la medida que la población disminuye en los países templados. En 1950, 45% de la población vivía en los trópicos, mientras que hoy en día ese porcentaje ha aumentado a 55% y continuará aumentando a 65% para el año 2020 y 71% para el año 2100.

Situemos este desfase poblacional en el contexto económico, considerando las tablas 4, 5 y 6. Los países templados con un ingreso anual per cápita de 9.510 dólares y con menos de 1/4 de la población del mundo, controlan cerca del 81% de la economía mundial, o sea 4/5 de los artículos del comercio mundial. En contraste, los países tropicales con un ingreso promedio de 870 dólares o me-

TABLA 4. Producto bruto interno en 1986, en U. S. dólares

	Población (en millones)	Total del producto bruto interno	Producto bruto interno per cápita, en U. S. dólares
Países desarrollados	1.180 (23.9%)	\$11.22 (80.7%)	\$9.510
China	1.050 (21.2%)	0.32 (2.3%)	300
Países en vías de desarrollo (excepto China)	2.712 (54.9%)	2.36 (17.0%)	870
Total	4.942	\$13.9	\$2.760

FUENTE: "Population Reference Bureau, Inc."

TABLA 5. Por ciento de energía consumida en 1981 en forma industrial, incluyendo petróleo, gas, carbón y energía hidroeléctrica y nuclear.

Países desarrollados	80.6 %
China	7.3 %
Países en vías de desarrollo (excepto China)	12.1 %

FUENTE: "1982 Industrial Energy Annual. Energy Information Administration".

TABLA 6. Población del mundo y consumo de metales primarios industriales en 1980.

	Población	Hierro	Cobre	Aluminio
Países desarrollados	25%	86%	90%	92%
Países en vías de desarrollo	75%	14%	10%	8%

FUENTES: "Statistical Abstract of the U. S., 1982-83, U. S. Dept. of Commerce; Handbook of Economic Statistics, Central Intelligence Agency".

nos, controlan solamente el 17% de esa economía, o sea menos de 1/6 de los artículos de comercio. Por otra parte, los países templados consumen 80% del total de energía, en tanto que los tropicales utilizan sólo el 12%. Como ejemplo de esta desproporcionada distribución de riquezas entre los habitantes del mundo, en la tabla 6 se ilustra que el consumo de hierro, cobre y aluminio que en los países desarrollados se halla entre 86% y 92%, en los menos desarrollados, incluyendo China, es de 8-14%.

En directa relación con el aumento de población, está el problema concomitante de la acelerada destrucción de las selvas en los trópicos. La FAO estimó, como se ilustra en la tabla 7 que, en 1980, 44% de los bosques tropicales ya habían sido alterados. Se estima que 1.1% del resto es cortado cada año, de manera que en 90 años no quedarían áreas con bosques en los trópicos. En realidad las cifras son aún más alarmantes. Si consideramos todas las formas de explotación de las selvas tropicales, enfatizando como lo hiciera Norman Myers el papel que juegan los agricultores itinerantes y los recolectores de madera, que es la principal fuente de energía en los trópicos, la tasa de destrucción podría llegar a ser dos o tres veces mayor. Si esto es cierto, todos los bosques tropicales pueden ser destruidos

TABLA 7. Selvas Tropicales

	Area Total (en millones de km ²)	Intactas en 1980 (en millones de km ²)	Deforestación anual (en miles de km ²)
Africa	2.17	1.19 (55%)	13.3
Latinoamérica	6.79	4.55 (67%)	43.4
Asia	3.06	1.01 (33%)	18.3
Total	12.02	6.75 (56%)	75

FUENTE: FAO, 1981.

en 50 años. Dicho de otra manera, por cada minuto, se cortan aproximadamente 17 hectáreas de selvas tropicales, y un área equivalente es alterada o degradada. Este proceso de destrucción es aparentemente irreversible y se acelera en forma exponencial.

Como hemos visto, la población en los trópicos se doblará en los próximos 29 años. Claramente, se requiere un milagro económico sin precedentes para que los gobiernos de estos países que ya están enfrentados a deudas externas asfixiantes, a una lenta economía mundial, y a una acelerada pérdida en la capacidad productiva de sus tierras, puedan expandir sus economías y así atender a las necesidades elementales de su pueblo.

El Banco Mundial estima que 1.000 millones de personas en los trópicos viven en condiciones de absoluta pobreza; UNICEF estima que diez millones de niños mueren de inanición en los trópicos por año y varios millones más subsisten solamente en estado de letargo. Es sabido que la producción de alimentos en los trópicos es insuficiente para alimentar a la población actual. La agricultura itinerante, practicada en *la forma intensiva* en que se realiza hoy en día, es un fracaso. Los suelos tropicales aunque variados, son extremadamente infértiles ya que los nutrientes de la hojarasca son rápidamente reciclados, absorbidos inmediatamente por las superficiales raíces y recuperados por las plantas de los cuales provienen. Una vez que un bosque tropical es destruido el terreno se puede cultivar sólo durante unos pocos años, ya que los nutrientes se agotan rápidamente. Aunque se podrían fertilizar los suelos, esta posibilidad está fuera del alcance de la mayoría de los campesinos de los trópicos. Así, ellos se ven obligados a realizar una intensiva agricultura itinerante con cortos períodos de rotación para aprovechar la poca tierra que tienen disponible. Este problema se ve agravado por la inadecuada distribución de la propiedad existente. Por ejemplo, en El Salvador la mitad de las tierras agrícolas son propiedad del 2% de la población.

Un sistema más adecuado de agricultura para las regiones tropicales sería la agrosilvicultura que combina pasturas, cultivos anuales y árboles, estos últimos mucho más productivos en los trópicos. Sin embargo, este sistema de agricultura ha sido muy poco empleado como para conocer su verdadera aplicabilidad.

La importación de alimentos por los países tropicales para paliar el problema de la inanición tampoco es una solución adecuada a pesar de la confianza que Estados Unidos tiene en ello como paliativo al problema de la hambruna en África. Muchas otras regiones tropicales, incluyendo el nordeste de Brasil, los países andinos, Centro América, e India, ya presentan indicios de una situación semejante a África, que podría agravarse si conti-

núa el acelerado incremento de la población y la erosión del suelo. Además, en la actualidad sólo el 8% de los alimentos consumidos en los países tropicales se importan y es difícil imaginar cómo podría incrementarse esta cifra, considerando la y extraordinaria deuda externa.

Podemos predecir que la inestabilidad, que ya es una característica de tantos países tropicales, se propagará e incrementará a menos que logremos una producción agrícola sostenible y atendamos a las necesidades de los más pobres. Dos tercios de los habitantes de esos países trabajan en el campo, pero la mayoría no son dueños de la tierra que cultivan. Solamente si podemos hallar los medios para hacer uso productivo de las tierras tropicales, estaremos haciendo una genuina contribución a la paz y a la armonía de la humanidad. Es necesario, para el bien de toda la humanidad, aunar nuestros esfuerzos para aliviar la desesperada situación de 1.000 millones de habitantes de los trópicos que se encuentran al borde de la inanición.

Es indispensable que nosotros, como biólogos, tengamos en cuenta que hay una estrecha correlación entre regiones políticamente agitadas, con persistentes conflictos internos como en América, y el grado de devastación ecológica y degradación del ambiente.

Más allá de las consecuencias sociales y políticas que se originan del agotamiento de los recursos en los trópicos, existe un problema consecuente de aún mayor importancia fundamental. Me refiero a la extinción de la mayor parte de las especies de plantas, animales, y microorganismos durante el transcurso de nuestra vida. Las dimensiones de este problema son alarmantes. Hasta hoy, cerca de 1.500.000 clases de organismos de todo el mundo han sido nombradas y clasificadas; sin embargo, solamente una fracción de los organismos tropicales están incluidos en este total. Estimamos que en las zonas templadas existen 1.500.000 especies de organismos, y tomando en cuenta los números de especies de aves, mamíferos y plantas, en los trópicos habría el doble de especies que en las zonas templadas. Por consiguiente, en los trópicos habría 3.000.000 de organismos de los cuales sólo 1/6 están registrados.

Muchos organismos tropicales tienen áreas geográficas muy restringidas, requerimientos ecológicos muy específicos, consumen alimentos inusuales, y se aparean en épocas del año precisas, en lugares con características particulares. Cerca de 440 especies de aves terrestres sudamericanas, o sea un cuarto de todas las especies conocidas, tienen áreas de distribución de menos de 20.000 millas cuadradas. En cambio, sólo ocho especies de aves —un 2% del total— poseen áreas de distribución tan restringidas en Estados Unidos y Canadá. Es por ello que los organismos tropicales son tan inusualmente propensos a la extinción debido a perturbación de sus

hábitats. Además, más de la mitad de las especies de organismos tropicales están confinadas a los bosques de tierras bajas, los cuales probablemente serán completamente destruidos o alterados en los próximos veinte años. La pérdida de tan sólo la mitad de esos organismos representa un total de 750.000 especies, de las cuales prácticamente no sabemos nada. En otras palabras, las especies podrían extinguirse a una tasa de más de cincuenta especies por día, acelerándose con el tiempo.

Ejemplos claros y bien documentados de extinción existen en Hawaii (tablas 8 y 9) y Madagascar. En Centro y Sur América no contamos con datos confiables puesto que desde el punto de vista biológico se trata de "terra incognita". Sin embargo, lo poco que sabemos revela una perspectiva poco optimista. El Dr. Alwyn Gentry ha estimado que 90 especies de plantas se extinguieron en un año (1984) en una única loma ("Centinela") del Chocó ecuatoriano que abarca un área de cinco a diez kilómetros cuadrados. Con el Dr. Dodson descubrieron 100 nuevas especies sobre un total de 1.100 especies colectadas en un fragmento de selva de un kilómetro cuadrado en Río Palenque en la misma región. La lista florística para Chocó que preparan los Dres. Enrique Forero y Al Gentry estima que un cuarto de las especies de Chocó son endémicas, y en consecuencia, esta riqueza puede perderse en un futuro inmediato...

Otro ejemplo de este proceso de extinción es la selva Atlántica en la Serra do Mar en Brasil, que ocupaba un extenso territorio en el pasado. Esta selva proporcionaba el hábitat natural para 20 especies y subespecies de primates, 2/3 de los cuales eran endémicos de esta área. Entre las especies endémicas, se destacan el mico-leão-de-cara-dourada ("golden lion tamarin") y el muriqui, el mono más grande y más en peligro de extinción de todos los del Nuevo Mundo. Estos bosques eran, además, el único hábitat para más de la mitad de sus especies vegetales. Hoy, encontramos en forma fragmentaria menos del 1% del área de la que fuera hasta hace 150 años selva intacta.

Situando el problema de la extinción en los trópicos en un contexto más general, resulta apropiada-

TABLA 8. Número de especies nativas en Hawaii

	<i>Aves terrestres</i> ¹⁾	<i>Plantas</i> ²⁾
Total, 200 años atrás (registro histórico)	43 (100%)	ca. 1250 (100%)
Extintas	15 (35%)	120+ (10%)
Total, presente	28 (65%)	ca. 1130 (90%)
En peligro de extinción	19 (44%)	ca. 500 (40%)
No en peligro de extinción	9 (21%)	ca. 625 (50%)

1 S. Olson & H. James, Smithsonian Institution, 1984.

2 W. L. Wagner, Bishop Museum, Honolulu, 1984; Federal Register, Dept. of the interior, 1983

TABLA 9. Aves terrestres de Hawaii: Registro durante 1.500 años (asentamiento humano).

Total de especies de aves:	88
Especies extinguidas	60 (68%)
(Evidencia fósil: 45)	
(Colecciones históricas: 15)	

FUENTE: S. Olson & H. James, Smithsonian Institution, 1984.

do considerar algunas de las predicciones de la teoría de los Dres. Robert MacArthur y E. O. Wilson acerca del constante recambio de especies que existe en islas oceánicas. Una isla tenderá a tener un número definido de especies que se mantendrá en equilibrio de acuerdo principalmente con su tamaño y distancia a las fuentes de origen de su biota. La fragmentación de hábitats en los trópicos genera áreas pequeñas de bosques aislados semejantes a islas. A medida que se reduce el tamaño de estas áreas, y se acrecienta su aislamiento, se podría esperar un aumento de la probabilidad de extinción de las especies que temporalmente habitan en esas áreas. En otras palabras, cuanto más pequeños los "parches" o más aislados entre sí, más rápidamente se extinguirían las especies. La supervivencia de especies en "parches" aislados de bosque está siendo estudiada por un grupo de científicos encabezados por el Dr. Tom Lovejoy de World Wildlife Fund-U.S. e INPA de Brasil en Manaus. Los resultados prometen ser muy interesantes para entender el proceso de extinción tan típico en los trópicos de todo el mundo. Por la misma diversidad biótica de los trópicos y la variabilidad temporal de los fenómenos estudiados, sería importante que estudios semejantes se realicen en otros países, y que se incentive la realización de estudios a largo plazo por parte de los científicos residentes de cada país. Los resultados provenientes de otros estudios deben darse a conocer tanto a la comunidad científica como a las autoridades de cada país.

Dentro de este contexto, el Missouri Botanical Garden desea ofrecer a toda la comunidad latinoamericana todo tipo de colaboración real e inmediata que encuadre en la ayuda que los científicos latinoamericanos precisan para desarrollar sus estudios de investigación. Esta mutua colaboración para el avance de la ciencia forma parte de la propiciada por los Estados Unidos y pareciera tomarse más y más inevitable en la medida que vivimos en un mundo único donde el aislamiento ya no tiene cabida.

En resumen, la mayor proporción de la población mundial habita hoy en los trópicos y está creciendo explosivamente, con una de cada cuatro personas malnutridas, y muchos viviendo al borde de la inanición. Esta población usa los recursos naturales como si fueran inagotables sin ningún concepto que permita su uso sostenido, ya que no

tienen opción. Esta situación muy probablemente llevará a la extinción de una gran parte de las especies de plantas, animales y microorganismos sobre los cuales sabemos poco o nada. Menos aún tenemos idea de los posibles usos de estas especies para mejorar la condición humana en los trópicos y en otras regiones también.

Esta situación en los trópicos representa "un dilema ecológico", citando un editorial de un diario ecuatoriano (R. Bonifaz, El Comercio, Quito, 17 de agosto de 1985). Como se aclara allí, el conflicto de necesidades en Latinoamérica está centrado en la interrelación entre desarrollo y conservación. "Sin quitar el mérito de los ecologis-

tas, tampoco hay que ignorar la situación del campesinado que quiere colonizar mejores tierras porque las que tienen se vuelven cada vez menos fértiles o no las tienen y hay que emigrar a las ciudades" (loc. cit.). El equilibrio entre desarrollo y conservación puede lograrse aplicando medidas adecuadas.

Y es en la búsqueda de posibles soluciones a este dilema ecológico, donde los biólogos estamos comprometidos moralmente a intervenir. Si bien el proceso de extinción difícilmente puede ser detenido o revertido, sus efectos pueden moderarse si encontramos métodos más apropiados para usar los recursos naturales renovables de los trópicos. Y así traer más estabilidad al mundo.

SUMARIO DE PATRONES FITOGEOGRAFICOS NEOTROPICALES Y SUS IMPLICACIONES PARA EL DESARROLLO DE LA AMAZONIA

Por *Al Gentry*¹

La región neotropical es la más rica en especies en todo el globo. Se estima que hay alrededor de 90.000 especies de plantas superiores en el Neotrópico (Raven, 1976; Prance, 1977b; Gentry, 1982a) comparadas con 30.000 en Africa tropical (Brennan, 1979) y 35.000 en Australasia tropical (Raven, 1976) de las cuales solamente en la región que trata la flora Malesiana (Jacobs, 1974) crecen 25.000-30.000. El Neotrópico se halla mucho menos conocido florísticamente que cualquier otra región del mundo y posee un promedio mucho más elevado de nuevas especies vegetales por descubrir. Un ejemplo excelente es la minúscula estación de campo Río Palenque en el oeste del Ecuador, donde en sólo 1,7 km² se descubrieron alrededor de 100 nuevas especies durante la preparación de una flócula local (Dodson & Gentry, 1978). Estimamos (Gentry, 1982c; Forero & Gentry, 1984 y en preparación) que cerca de la cuarta parte de las especies de plantas existentes en el Chocó (extremo noroeste colombiano) son endémicas de las cuales un elevado porcentaje de ellas espera ser descritas. Cálculos basados en tales ejemplos sugieren que probablemente haya hasta 10.000 especies de plantas Neotropicales aún no descritas (Gentry, 1982a).

¿Por qué el Neotrópico es notoriamente más rico en especies de plantas que otras áreas tropicales? En un trabajo anterior (Gentry, 1982a) he analizado varias causas posibles. Un análisis basado en la tabulación de distribuciones geográficas a partir de datos tomados de 8.117 especies neotropicales recientemente monografiadas, ha demostrado que la gran mayoría (71%) de ellas corresponden a dos tipos de hábito muy bien definidos (Gentry, 1982a).

La mayoría de las plantas neotropicales pertenecen entonces (1) a taxa que son primordialmente árboles del dosel y lianas y que sin excepción tienen su centro de distribución y diversificación en el Amazonas o (2) a taxa que son principalmente epífitos, arbustos, o hierbas tipo "palmettos", y que tienen fundamentalmente centros de diversificación extra-amazónicos con concentración de especies en el norte de la región Andina y a menudo también en el sur de Centro América. Yo he llamado a estos dos patrones contrastantes de distribución "Amazonian-centered" y "Andean-centered" respectivamente.

En los grupos "Andean-centered" existe un endemismo local tremendo y cada género tiende a poscer mayor número de especies que los árboles del dosel "Amazonian-centered". Asimismo, en los grupos "Andean-centered" las interacciones coevolutivas con polinizadores especializados tales como picaflores y murciélagos nectarívoros, han sido muy importantes en la historia evolutiva de estos taxa. Interpreto esta gran concentración de especies existente en esa región, principalmente a lo largo de las laderas húmedas a baja altura de los Andes pero también en menor medida en las selvas nubladas del sur de Centro América, como resultado de una especiación muy activa, aparentemente relacionada de alguna manera con las particularidades del terreno quebrado y/o a una compleja yuxtaposición de diferentes tipos de vegetación.

Muy probablemente la evolución de estos taxa, que es extremadamente dinámica, aun explosiva, es un accidente de la orogenia andina asociada a "genetic transilience" y a fenómenos asociados con la deriva genética. En tales grupos la especiación parece ser en conjunto un fenómeno sin fin carente del más mínimo indicio de que va a llegar a un

1 Missouri Botanical Garden, P. O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, E. U. A.

equilibrio ecológico o a un límite en la diversidad de especies. Casi la mitad de la flora neotropical está constituida por grupos "Andean-centered" y ellos son los responsables de la mayor parte del "exceso" de diversidad florística del neotrópico comparado con el paleotrópico. Mayor información sobre estos puntos y sobre otros patrones fitogeográficos del neotrópico pueden consultarse en (Gentry, 1982a; Gentry & Dodson, 1987).

Los taxa leñosos del dosel que constituyen el grueso de las selvas neotropicales contrastan básicamente con los taxa "Andean-centered" de varias maneras. El resto de este trabajo tratará casi exclusivamente de los taxa leñosos "Amazonian-centered" que son los que presentan predominio absoluto en las selvas bajas neotropicales. En gran medida las ideas aquí expuestas han sido extractadas de dos trabajos ya publicados: el sumario de fitogeografía neotropical mencionado (Gentry, 1982a) y el panorama sobre patrones de diversidad neotropical (Gentry, 1982b).

Fitogeográficamente, uno de los aspectos más interesantes de los árboles y lianas neotropicales es que ellos están abrumadoramente concentrados en la Amazonia. Al dividir el Neotrópico en las diez regiones fitogeográficas de Gentry (1982a), 44% de las especies pertenecientes a familias fundamentalmente arborescentes o lianescientes se encuentran en la Amazonia en comparación con solo un 16% en la costa de Brasil, 15% en Centroamérica, y menos del 12% en otras regiones fitogeográficas. Más aún, el 80% de las especies de estos taxa que crecen en la Amazonia son endémicos allí, comparados con, por ejemplo, solamente 42% de endemismo en estos mismos grupos en Centro América. Mientras que en líneas generales Centro América y Amazonia poseen un número equivalente de especies (cada una con alrededor de 1/4 de todas las especies neotropicales) y mucho mayor que ninguna otra región fitogeográfica, la mayoría de las especies de Centro América pertenecen a familias diferentes que las especies leñosas "Amazonian-centered". El panorama general que muy claramente está emergiendo es que la representación extra-amazónica de estos grupos, al menos en Centro América, consiste esencialmente de aquellas pocas (alrededor de 20%) especies amazónicas de distribución más amplia que sus congéneres. En este contexto debe aclararse que la apropiada taxonomía de los taxa leñosos neotropicales no puede realizarse a nivel local. El hecho de que los grupos que no han sido recientemente monografiados parecen tener mayor endemismo en Centro América, es casi con certeza un artificio de la "taxonomía parroquial".

Ecológicamente, estos taxa tropicales leñosos y las comunidades vegetales que comprenden son totalmente diferentes de los taxa "extra-Amazonian-centered" que son básicamente herbáceos o arbustivos. En mi opinión, muchas de las características de las comunidades vegetales de las regiones

bajas del Neotrópico reflejan una condición muy estrechamente organizada e integrada, aun "quasi-organísmica", con nichos muy bien definidos, con predominio de la clásica especiación alopátrica, con niveles de diversidad establecidos y predecibles, con saturación frecuente de nichos, y con un equilibrio global, ecológico y aun evolutivo.

PATRONES DE DIVERSIDAD

Muchas de las generalizaciones corrientemente aceptadas sobre patrones de diversidad tropical son falaces según lo sugirieron nuevos datos. Por ejemplo, los bosques tropicales de Suramérica son los más ricos del mundo, no importa a qué escala se los mire. Sin embargo, la mayoría de los autores (por ejemplo, Whitmore, 1975) han sugerido que los bosques de Dipterocarpaceas del sureste de Asia son los más ricos en especies del mundo, al menos en especies arbóreas. Esta aseveración está basada en identificaciones de árboles con más de 10 cm dap., en parcelas de 1-2 hectáreas, y está avalada por los datos previamente disponibles. Sin embargo, es notoriamente claro a partir de los datos recientes y en su mayoría inéditos del Neotrópico que la mayoría de los bosques húmedos tropicales de Suramérica son tan o más ricos en especies arbóreas que los del sudeste de Asia (Gentry, 1986a, 1986b Tabla 1). La localidad peruana con más diversidad tiene ca. de 300 especies en 600 individuos con 10 cm dap. o más. Prance, Mori, y colaboradores (Prance et al., 1976; Mori, pers. comm.) están encontrando resultados similares en el Amazonas brasileño, si bien los sitios peruanos, que en su mayoría están en climas más húmedos y en suelos más ricos, tienden a tener en esencia más especies que los sitios en el Medio o en el Bajo Amazonas o en Guayana, localizados en regiones con suelos generalmente más pobres y/o con estaciones secas más marcadas. Aparentemente el error en el menor número de especies registradas en estudios previos para el Neotrópico se debe en gran medida a la fe en las identificaciones de los "materos" quienes *siempre* engloban varias especies bajo el mismo nombre vulgar y justamente en los géneros taxonómicamente complejos que contribuyen tanto a la diversidad local de especies arbóreas. Por otro lado muchos de los censos de árboles neotropicales publicados han sido obtenidos en áreas periféricas o con suelos pobres que poseen intrínsecamente baja diversidad, tales como Centro América, el Caribe, el norte de Guyana y Surinam.

Por el contrario, de la bibliografía corriente (e. g., Richards, 1973; Raven & Axelrod, 1974; Brennan, 1978) se desprende que los bosques tropicales de África son menos diversos que los neotropicales. Esto se ha considerado consecuencia de la extinción de especies durante los períodos secos del Pleistoceno en el continente africano, que es en general seco. Mientras que la mayoría de la relativamente baja diversidad de especies vegetales es realmente

TABLA 1

Comparación de la riqueza de especies arbóreas de algunas parcelas de 1 ha. en la Amazonia peruana (Gentry, en prep.) con las parcelas más ricas del sureste de Asia. Todos los datos son tomados de árboles con un DAP ≥ 10 cm. Los datos para las grandes lianas (≥ 10 cm, de diámetro) se indican entre paréntesis cuando se conocen.

Lugar	No. de Spp en 1 ha.	No. total de Spp en la parcela medida. (tamaño de la parc. (ha.))	No. de árboles (lianas) en 1 ha.
Perú. ¹ Cabeza de Mono	185(+ 3 espec. perdidas) (incl. 16 lianas)		544(incl. 24 lianas)
Mishana	295(+ 8 espec. perdidas). (incl. 14 lianas).		858 (incl. 16 lianas)
Yanamono	ca. 300 (incl. 15 lianas).		605(incl. 26 lianas)
Cocha Cashu	ca. 204. (incl. 15 lianas).		673(incl. 23 lianas)

<i>Sureste de Asia.</i>			
Rengam, Malaya ²	227 ³		548
Gunung Mulu, Saravak ⁴ aluvial	223(+ 2 espec. perdidas).		615
Gunung Mulu, Sarawak ⁴ dipterocarp	214(+ 24 espec. perdidas).		739
Wanariset, Malaya ⁵	ca.180	239(1.6)	541
Bukit Lagong, Malaya ²	178	227(1.6)	559
Sibium Range, Papua N. G. ⁶	ca. 165	147(0.8)	691
Andulau Valley, Brunei ⁷	144	472(20)	
Andulau Ridge, Brunei ⁷	131	472(20)	

1. Datos de Gentry, en preparación.

2. Cousens, 1951.

3. Subparcelas no contiguas.

4. Proctor et al., 1983.

5. Kartawinata et al, 1981.

6. Pajmans, 1970.

7. Ashton, 1964.

cierta a nivel continental (cf. más arriba), esto no parece ocurrir así a nivel de comunidades locales, al menos en las ricas selvas de Africa Central. Por ejemplo, mis datos de Gabón sugieren que esas selvas son realmente *más* ricas en especies que censos equivalentes de 1.000 m² en bosques neotropicales con regímenes pluviométricos semejantes (Tabla 2). Del mismo modo Gartlan et al. (1985; Thomas, pers. comm.) encuentra elevada riqueza de especies arbóreas en censos de árboles en Camerún. Parte de

esta mala interpretación de la diversidad de las selvas africanas se debe probablemente a la concentración de los estudios en regiones del oeste africano donde las perturbaciones humanas han sido tan grandes que la mayoría de las selvas son secundarias desde tiempo inmemorial (D. Thomas, pers. comm.). Sin embargo, teniendo en cuenta las tendencias en el Neotrópico, aun las selvas más ricas de Africa Central no serían tan ricas como las selvas más ricas neotropicales, debido a la ausencia

TABLA 2

Número de especies en muestras de 1000 m² en bosques de Africa Central en el noroeste de Gabón y en sitios Neotropicales con precipitaciones similares. Los sitios en Gabón se hallan a 500 m., de alt. (Makokou) y 800 m, (Belinga). Plantas con un DAP \geq 2.5 cm.

Lugar	No. de Familias	No. de especies			No. de individuos			Precipitación (mm)
		No. total de spp.	No. de spp de Lianas	No. de árboles DAP \geq 10 cm (+ Lianas)	Total Lianas	Arboles con DAP \geq 10 cm (+ Lianas)		
Gabón								
Makokou No.1	40(+ 3 indet)	135	47	28 (+ 9)	339	103	51 (+ 14)	1755
Makokou No.2	34	105-107	38	23 (+ 2)	326	82	41 (+ 4)	1755
Belinga ¹ (500 m ²)	26 (+ 4 indet)	ca. 115 (88)	ca. 20 (16)	ca. 32 (22)	400	46	68	ca.1800
Promedio		119						

Neotrópicos²								
Curundu, Pan.	42	90	24	30	286	59	52	1830
Cocha Cashu,	49	162	43	57	359	79	77	2000
Perú								
Jauneche, Ecu.	38	96	44	30 (+ 1)	435	123	62(+ 1)	1855
Manaus, Braz.	31 (+ 2 indet.)	110	20	21	331	30	34	2000

Valor esperado para 1800 mm en la región Neotropical: 95 especies

1. Valores extrapolados manualmente de la curva spp/área en muestra de 500 m². Valores reales en paréntesis.

2. Datos de Gentry, 1982b, 1985.

en la mayoría de ese continente de áreas con elevada precipitación.

Otra falacia muy corriente en la bibliografía es la de que los bosques tropicales son solamente ricos en especies arbóreas y así solamente adecuados para áreas de muestreo muy grandes. Siguiendo este tipo de razonamiento algunos autores (e. g., Richards, 1969) han sugerido que otros tipos de vegetación podrían ser más ricos en especies, al menos para áreas de muestreo más pequeñas que los bosques tropicales. Pero, en realidad, los bosques húmedos neotropicales tienen muchas más especies en grupos con hábito no arbóreo que arbóreo (Tabla 3). Aun en áreas de muestreo muy pequeñas hay más especies de plantas en un bosque húmedo tropical como Río Palenque, Ecuador, que en cualquier otra vegetación extra-tropical (Gentry & Dodson, 1986). Tal vez resulta más impresionante el hecho de que hay más especies herbáceas por unidad de área en la selva de Río Palenque que en cualquier otro sitio extra-tropical conocido, si consideramos que la mayoría de las especies herbáceas de los bosques tropicales crecen en realidad como epifitas en el dosel de bosque. También en el estrato arbustivo hay más especies por unidad de área en Río Palenque que en cualquier otro tipo de vegetación extratropical. Podemos así concluir que

los bosques húmedos tropicales, al menos en el Nuevo Mundo, son masivamente más ricos que cualquier otra vegetación del mundo, tanto en hierbas y arbustos, como en lianas y árboles (Gentry & Dodson, 1986).

En el Neotrópico están comenzando a vislumbrarse varios patrones muy claros de diversidad de las comunidades vegetales. He resumido muchos de ellos en un trabajo previo basado en gran medida en censos de 1.000 m² de las plantas con más de 2.5 cm dap. (Gentry, 1982b). La tendencia más llamativamente predecible es la de la fuerte correlación existente entre precipitación y diversidad de especies vegetales (Fig. 1; Gentry, 1985). En el Neotrópico continental, los bosques de tierras bajas secos generalmente, poseen cerca de 50 especies por 0.1 ha., los bosques húmedos cerca de 100-150 especies, los bosques muy húmedos cerca de 200 especies, y los bosques pluviales cerca de 250 especies. Este conjunto de datos corresponde ahora a 45 localidades en 11 países. Pero, contrariamente a mi aseveración original (1982b), la curva de precipitación/ diversidad alcanza una asíntota en cerca de 250 especies con 4.000 mm de precipitación anual (Gentry, 1985). La repetición de estos valores para sitios muy diferentes y dispersos en casi todo

TABLA 3

Riqueza de especies no arbóreas. Composición por hábito de flóculas locales completas (de Gentry y Dodson, 1987).

Clases de Hábito	Santa Rosa, C.R.		Jauneche, Ecu.		BCI, Panamá		Río Palenque	
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
Arboles con DAP \geq 10 cm.	142	21	108	20	291	22	154	15
Pequeños árboles y grandes arbustos	64	10	58	11	134	10	99	10
Hierbas y subarbustos	317	48	192	36	439	33	376	36
Epífitas	19	2	58	11	180	13	228	22
Parásitas	6	1	4	1	8	1	6	1
Lianas	52	8	54	10	149	11	87	8
Pequeños bejucos	63	10	55	10	117	9	84	8
Total de especies	663		529		1318		1033	

Centro y Sur América comprendiendo toda una gama desde bosques secos espinosos hasta el sitio más húmedo en el mundo, parece ser evidencia fuertemente circunstancial que la diversidad de

comunidades de plantas en el Neotrópico está altamente determinada y probablemente se mantiene en equilibrio por características del medio ambiente.

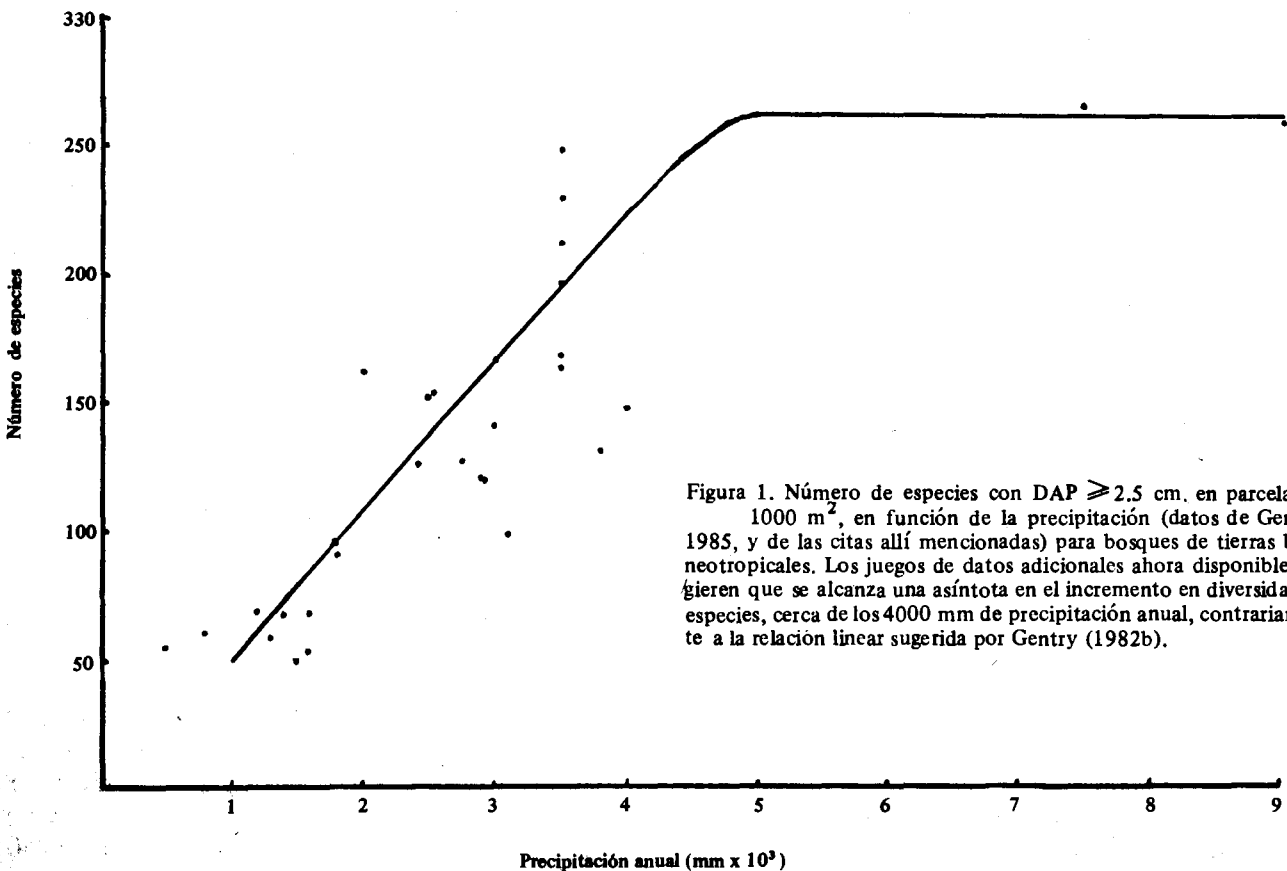


TABLA 4
Grado de coincidencia entre diferentes parcelas de 1000 m² en tipos de bosques en el área de Iquitos.

	Yanamono No. 1	Yanamono No. 2	Tahuampa de Yanamono	Tierras bajas de Mishana	Campinarana de Mishana	Tahuampa de Mishana
Yanamono tierra firme No. 1	212	91	20	24	12	14
Yanamono tierra firme No. 2		230	20-21	19	9	8
Tahuampa de aguas blancas de Yanamono			163	9	5	ca.19
Tierras bajas no inundables de Mishana				249	55	17
Campinarana de Mishana (arena blanca)					196	3
Tahuampa de aguas negras de Mishana						168

COMPOSICION FLORISTICA

No solamente la diversidad de comunidades vegetales en el Neotrópico parece ser altamente predecible, pero también la composición florística de estas comunidades puede ser predecida a partir de parámetros del medio ambiente tales como precipitación y suelo. Por ejemplo, las leguminosas son casi exclusivamente siempre la familia dominante. La única excepción es que en áreas muy húmedas y/o con suelos ricos las Moráceas son a veces igualmente importantes en número de especies y el aumento en el número de especies de Moráceas es predecible a partir de la combinación de suelos ricos con adecuada precipitación. Al igual que las Moráceas, las especies de palmeras están mucho mejor representadas en sitios húmedos; sin embargo el número de individuos de palmeras parece estar más relacionado a fertilidad del suelo, con mayor densidad de palmeras en sitios con suelos ricos. En todos los sitios extra-Amazónicos con bosques húmedos las palmeras son la segunda, tercera, o cuarta familia más importante en número de especies. En todos los sitios húmedos del alto Amazonas, esencialmente el mismo grupo de familias es el más rico en especies (siempre siguiendo a las Leguminosas): Lauraceae, Annonaceae, Rubiaceae, Moraceae, Myristicaceae, Sapotaceae, Meliaceae. En bosques más secos por otro lado, familias con dispersión anemófila devienen progresivamente (y

predeciblemente) mejor representadas. Así, las Bigoniáceas devienen la segunda familia en número de especies (luego de las Leguminosas) en todos los sitios con bosque seco. Rubiaceae y Sapindaceae están también siempre entre la media docena de familias con mayor número de especies en sitios con bosques secos.

Nuevamente la posibilidad de predecir estas tendencias y a pesar de que especies diferentes ocurren en los distintos sitios, parece ser evidencia muy certera que los bosques neotropicales están constituidos de una manera ciertamente no azarosa.

Vale la pena resaltar que la dominancia de Leguminosas en los bosques bajos del Neotrópico (y de Africa Central) es equivalente a la de las Dipteroarpáceas en el Sudeste de Asia. Pero, mientras que la importancia de esta última en los "bosques dipterocárpicos" del Sudeste de Asia ha sido ampliamente aceptada, resulta sorprendente que la similar importancia que las Leguminosas tienen en los bosques Neotropicales y Africanos (Tabla 4) haya sido tan pasada por alto. Sin duda, no es accidental que las Leguminosas, al igual que las Dipteroarpáceas, poseen mecanismos de nutrición inusuales (fijación de nitrógeno en *Mimosoideas* y *Papilionoideas*, y micorrizas ectotróficas en *Cesalpi-noideas* y *Dipteroarpáceas*) (Malloch et al., 1980).

PATRONES DE FLORACION Y FRUCTIFICACION

Otro aspecto predecible de los bosques Neotropicales se refiere a los patrones de floración y fructificación a nivel de comunidad. La importancia de los diferentes agentes de dispersión es consistente de sitio en sitio y predecible a partir de la precipitación (Gentry, 1982b). El viento es el agente de dispersión predominante en bosques secos; bosques húmedos tienen mayor dispersión por pájaros y mamíferos. Las lianas (en el Neotrópico) son siempre más anemófilas que los árboles pero muestran al igual que ellos esta misma tendencia; en números absolutos el número de especies anemófilas permanece relativamente constante en diferentes tipos de bosques. Así las especies adicionales que crecen en los bosques más húmedos y más diversos son casi completamente de dispersión zoófila. Estos patrones son seguramente consistentes con la idea de que la riqueza adicional de especies en comunidades vegetales de bosques húmedos está relacionada a interacciones con frugívoros especializados y a nichos de dispersión más restringidos y mejor sintonizados.

La diversidad en el estrato arbustivo también aumenta en bosques más húmedos, especialmente en suelos más ricos. Especies arbustivas simpátricas pertenecientes a varios géneros tienden a mostrar un llamativo desplazamiento en las estaciones de fructificación, con solamente una especie fructificando por vez y así la comunidad arbustiva en su totalidad provee frutos a los agentes de dispersión durante todo el año. Por ejemplo, Snow (1965) comunicó la existencia de 19 especies de *Miconia* en su área de estudio en Trinidad, 18 de las cuales fructifican en forma escalonada. Hilty (1981) comunicó la existencia de un conjunto de 19 especies diferentes de *Miconia* en su área de estudio en el oeste de Colombia, nuevamente con fructificación escalonada. Es muy posible que el número de especies arbustivas esté controlado en líneas generales por la habilidad de estas especies dispersadas por pájaros para particionar el año. *Psychotria*, otro de los géneros arbustivos Neotropicales más grandes, muestra un patrón similar pero con la diferenciación de los nichos basada en una combinación de fenología de la floración con especialización en el microhábitat (Hamilton, 1985).

Con respecto a patrones de fructificación, existen diferencias predecibles en las estrategias de floración de los componentes de la comunidad en diferentes comunidades vegetales Neotropicales. En censos de 1.000 m² en bosques secos y que incluyen todas las plantas con más de 2.5 cm dap., 2/3 a 3/4 de las especies tienen flores conspicuas probablemente de polinización especializada, mientras que 1/3 o menos de las especies tienen flores pequeñas, inconspicuas, probablemente de polinización más generalizada. En bosques húmedos estos porcentajes se revierten, y a pesar de que hay

muchas más especies en los bosques húmedos, el número absoluto de especies con flores conspicuas y polinización especializada permanece aproximadamente el mismo. Así el aumento en la diversidad de especies en bosques húmedos está constituido casi completamente por especies con flores más inconspicuas, por ejemplo, Lauraceae, Sapotaceae, Moraceae, Humaniriaceae, Menispermaceae, existiendo ciertamente una consistente correlación entre mayor diversidad y especies con flores pequeñas inconspicuas en zonas húmedas. Porque esto es así es discutible. También existen patrones fenológicos constantes en comunidades vegetales Neotropicales. En bosques secos prevalecen especies sincronizadas "mass-flowering" que tienden a florecer en la estación seca (Janzen, 1967). En estos mismos bosques las especies polinizadas por abejas especializadas medianas o grandes muestran un pico de floración en la estación seca, mientras que la mayoría de las especies que florecen en la estación húmeda son polinizadas oportunísticamente por abejas pequeñas, mariposas, avispa, y coleópteros (Frankie, 1975; Frankie et al., 1983). En general, la composición florística y la organización de las comunidades vegetales tropicales está íntima e intrincadamente influenciada por las interacciones con los polinizadores (Frankie, 1975; Stiles, 1975, 1978; Gentry, 1982b).

La posibilidad de predecir la composición de las diferentes comunidades Neotropicales es el tipo de evidencia utilizada por los zoólogos para sugerir la saturación de los nichos y comunidades en equilibrio (MacArthur, 1965; MacArthur & Wilson, 1967). Es tentador atribuir la aparentemente constante diversidad específica de lianas y árboles del dosel con flores conspicuas en diferentes comunidades Neotropicales a la saturación de los nichos de polinización disponibles; el número de especies simpátricas determinado por el potencial que tiene la comunidad para subdividir al "recurso polinizador" (Gentry, 1982b). La prácticamente constante existencia de cerca de 20 especies de Bignoniáceas—cada una con un diferente nicho de polinización—en la mayoría de las comunidades de bosques húmedos Neotropicales (Gentry, 1976) es un buen ejemplo de este patrón. En general, en cada comunidad con Bignoniáceas hay una especie polinizada por *Sphingidae*, otra por picaflores, otra por murciélagos, otra por mariposas y abejas pequeñas, y alrededor de 15 especies polinizadas por un amplio espectro de abejas solitarias grandes o medianas incluyendo generalmente una o dos especies con estrategia de la floración "steady state", una o dos especies con estrategia "big bang", una o dos especies con estrategia "múltiple bang" que no producen néctar y que aparentemente son mímicas, y cerca de 10 especies con la generalizada estrategia de la floración "cornucopia", cada una de ellas con picos de floración en diferentes meses (Gentry, 1974a, 1974b, 1976). Del mismo modo cada comunidad de *Passifloraceae* en bosque húmedo y muy húmedo incluye 10-15 especies, reflejando

aparentemente especificidad en los nichos determinada por una combinación de microhábitat y polinizadores (Gilbert, 1975, 1980).

¿POR QUE TANTAS ESPECIES?

Una de las características de los bosques tropicales es su naturaleza extremadamente dinámica. Esto contrasta dramáticamente con la idea largamente sostenida de un "bosque prístino" tropical inmutable y parece cierto tanto en el tiempo ecológico como en el evolucionario. En lo concerniente al tiempo ecológico en años recientes se ha acumulado rápidamente (e. g., Hartshorn, 1978; Putz & Milton, 1982; Brokaw, 1982) evidencia excelente en bosques neotropicales generalmente con elevados niveles de "turnover" (ca. de 100 años). Esta comprensión del continuo, rápido, y natural "turnover" en muchos bosques tropicales ha servido para obtener una nueva teoría que explica apropiadamente la elevada diversidad de especies vegetales en los bosques tropicales. La hipótesis de la "perturbación intermedia" (Connell, 1978) sugiere que en especies que crecen juntas en tales situaciones la diferenciación de sus nichos no es necesaria para nada. Dada la necesidad de una recolonización continua de las partes desnudas del hábitat creadas por la caída de los árboles y por otras perturbaciones naturales de mediana escala, el azar y los procesos estocásticos por sí solos podrían ser los responsables de la co-existencia de muchas especies arbóreas ecológicamente equivalentes en tal sistema dinámico. Connell (1978) consideró que este mecanismo para mantener la diversidad es incompatible con el tipo de equilibrio ecológico que yo sugiero aquí, pero me parece más apropiado considerar al nivel de perturbación como constituyendo meramente uno más de los factores externos que determinan el equilibrio global dinámico de una comunidad vegetal dada. Más aún, Denslow (1980) ha sugerido que los numerosos claros de diferentes tamaños producidos por la caída de los árboles asociada al elevado grado de "turnover" en bosques tropicales, constituyen por sí mismos un mecanismo para dividir los recursos competitivos ya que la regeneración será diferente en claros de diferentes tamaños y configuraciones espaciales distintas producidos por caídas de árboles. Yo concluyo que esta nueva evidencia del elevado grado de "turnover" en bosques tropicales es completamente consecuente con la noción de comunidades en equilibrio estrechamente entrelazadas.

También en el tiempo evolutivo la nueva evidencia obliga a un replanteamiento más bien dramático del clásico concepto del "bosque prístino eterno". El registro palinológico muestra terminantemente que en algunas áreas de los trópicos han existido ciclos repetitivos secos y húmedos, correlacionados respectivamente con avances y retrocesos de los glaciares (e. g., Van der Hammen, 1974; Livingstone, 1975). Esto ha conducido a lo que se

denomina "modelo de refugios del Pleistoceno" concebidos para explicar la alta diversidad tropical (e. g., Haffer, 1969; Prance, 1973, 1982 y trabajos incluidos). La fragmentación del bosque (que actualmente es continua) durante períodos más secos asociados con avances de los glaciares, podría haber originado condiciones ideales para la especiación alopatrica cíclica en "islas" aisladas de bosques o "refugios". Los probables antiguos refugios pueden ser hoy en día localizados puesto que coincidirían con centros de elevado endemismo y diversidad y por las zonas de contacto secundario que existen entre ellos. En general estas áreas están correlacionadas positivamente con áreas de alta precipitación actual (y así probablemente también durante el Pleistoceno) y correlacionadas negativamente con perfiles del suelo que indican condiciones pasadas más secas. Sin embargo, hay serios problemas con gran parte de la evidencia sobre la cual se basó este "modelo biológico de diversificación en los trópicos" (e. g., Beven et al., 1984; Endler, 1982). Y aun más, la mayoría de la evidencia tomada en cuenta para sustentar la hipótesis de los refugios puede ser igualmente interpretada para sustentar otros modelos alternos construidos teniendo en cuenta consideraciones de la moderna ecología y barreras para el flujo génico (Endler, 1982; Beven et al., 1984).

La mayoría de la evidencia botánica (e. g., Prance, 1973; Gentry, 1982c; Steyermark, 1982; Toledo, 1982) alegada en apoyo de la hipótesis de los refugios parece ser igualmente explicada ya sea por artificios de la recolección o por postulados de la ecología moderna. Por ejemplo, la mayoría de las especies endémicas de Bignoniáceas Amazónicas están restringidas realmente a sustratos especializados (Gentry, 1986c) y no son evidencia de refugios Pleistocénicos como antes se considerara (Gentry, 1979). Prance (1979, 1982: 137-157) ha notado del mismo modo la importancia de la especialización en el hábitat y la relevancia de los postulados de la ecología moderna para explicar patrones de endemismo local.

DIVERSIDAD BETA Y MOSAICOS DE HABITAT

Esta situación parece ser la regla más que la excepción. *Phryganocydia* muestra un patrón de especiación típico en *Bignoniaceae* donde una única especie con amplia distribución, anemocora, de hábitat nuclear ("core"), ha originado tres derivativos hidrocoros, edáficamente especializados (Gentry, 1983). En Suramérica, especialmente en Amazonas, una característica predominante en la evolución de *Bignoniaceae* parece ser justamente esta diferenciación de especies en hábitats marginales o especializados, a partir de especies con hábitats nucleares. Esta situación contrasta con la de Centro América donde pocos especialistas edáficos han evolucionado en *Bignoniaceae*. Esta ausencia en Centro América de especialistas en el hábitat es la

TABLA 5.
Importancia de familias
en muestreos de 1000
m² de bosques tropi-
cales¹.

	<i>Neotrópicos</i>										<i>Africa</i>			<i>Asia</i>		
	Mishana (tahuampa), Perú	Mishana (flood plain), Perú	Mishana (arena blanca), Perú	Yanamono, Perú	Cocha Cashu, Perú	Tambopata, Perú	Bosque Von Humboldt, Perú	Cabeza de Mono, Perú	Río Palenque, Ecu.	Tutunendo, Col.	Pipeline Road, Pan.	Makokou (bosque normal), Gabon	Makokou (open forest), Gabon	Bosque de Omo, Nigeria	Semengoh, Sarawak, Borneo	Bako Nat. Park, Sarawak, Borneo
Leguminosae	21	19	25	27	14	15	15-16	19	8	25	10	23	22	5	5	5
Lauraceae	11	15	16	7	8	9	8-10	9	3	9	5	1	3	—	12-13	5
Annonaceae	8	15-16	14-5	10	12	9	7	5	2	15	7	8	5	3	13-15	11
Moraceae	8	11	3	13	9	10	8-9	4	11	12	9	1	—	1	6	6-7
Sapotaceae	8	9	15	6	6	2	5	17	1	12-13	3	4	2	—	13	3-4
Rubiaceae	8	7	3	13	4	6	3	3	7	18-19	6	4	3	8	4	8
Palmae	3	9	3	6	4	7	6	3	6	17	10	—	—	—	—	2
Myristicaceae	3	11	8-9	11	4	6	4	8	4	7	3	1	2	—	11-12	15
Euphorbiaceae	6	11	13	5	5	4	4	6	4	7	1	7	6	7	28-31	8
Meliaceae	3	10-11	5	10	8	4	7	6	4	5	3	2	—	—	11	2
Bignoniaceae	4	12	4	9	11	14	12	6	4	2	6	—	—	2	—	—
Sapindaceae	5	6	6	5	5	2	4	1	1	7	7	7	8	—	6-7	2
Chrysobalanaceae	7	8	4	1	2	2	8	2	1	7	2	—	—	—	1	—
Lecythidaceae	7	6-7	2	4	—	3-4	—	6	1	7	3	2	—	—	1	—
Burseraceae	2	5	2	2	1	4	3	5-6	—	4	4	6	4	—	11-13	4
Myrtaceae	6	4	3	6	2	3	1	1	—	6	3	—	—	—	10	8
Guttiferae	3	5	5	2	2	1	—	4	2	12	5	2	2	1	11-12	2
Apocynaceae	4	6	6-7	2	4	—	5	5	—	4	6	12	8	6	5	1
Hippocrateaceae	6	6	3	4	2	5	3	3	—	1	2	7	6	5	—	—
Sterculiaceae	1	5	1	3	4	1	2	1	1	1	—	5	3	3	2	—
Dipterocarpaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16-20	12

1. Para todas las plantas con DAP ≥ 2.5 cm. Los números se refieren a número de especies de una familia muestreada en un sitio particular. En letra negra, la familia con más especies en el sitio. En letra seminegra, la segunda familia con más especies en el sitio. En letra bastardilla, familias incluidas entre las diez con más especies en el sitio. Datos de Gentry, 1982b, 1985, y en preparación. Nótese que las Leguminosae dominan en bosques Neotropicales y de Africa Central aún en mayor medida que las Dipterocarpaceae en los Asiáticos. Los bosques del Oeste de Africa tales como el de Omo pueden muy bien ser secundarios (ver texto). Solamente se incluyen las familias

más importantes. Otras familias que raramente figuran entre las diez con más especies son Malpighiaceae (2 sitios Neotropicales), Piperaceae (3 sitios Neotropicales), Monimiaceae (1 sitio Neotropical), Melastomataceae (3 sitios Neotropicales), Olacaceae (1 sitio africano), Combretaceae (2 sitios africanos), Anacardiaceae (1 sitio africano y 1 asiático), Solanaceae (1 sitio Neotropical), Ebenaceae (1 sitio africano y 1 asiático), Menispermaceae (1 sitio Neotropical), Dichapetalaceae (2 sitios africanos), Flacourtiaceae (2 sitios Neotropicales y 2 africanos).

principal causa de la diferencia en la diversidad de especies entre Amazonia y Centro América.

Otro buen ejemplo de cómo la elevada diversidad beta en Amazonia aumenta la riqueza en especies proviene del complejo *Passiflora vitifolia* (Gentry, 1981a). Fuera de Amazonia crece una única especie de este complejo en comunidades vegetales de bosques húmedos. Sin embargo en el Alto y Centro Amazonas crecen hasta cuatro especies de este grupo aparentemente simpátricas y co-existiendo en una única localidad, en Iquitos, Perú. Pero los cuatro representantes simpátricos locales de este grupo en el Amazonas de Perú son de hábitat especializado creciendo respectivamente en bosques estacionalmente inundados, en suelos arenosos, en suelos lateríticos, y en suelos aluviales ricos no inundados. El hecho de que existen cuatro veces más especies de este complejo en Amazonia se debe así a la especialización en el hábitat y a la diversidad beta.

¿Es esta mayor diversidad beta un patrón general en Amazonia? A juzgar por el Amazonas en Perú, la respuesta es definitivamente, sí. Por ejemplo, en una serie de censos de 1.000 m² en diferentes sustratos cerca de Iquitos, Perú (arenas blancas de tierras altas, suelos lateríticos de tierras altas, llanuras no inundadas, tahuampas (varzeas) estacionalmente inundadas con aguas negras, y tahuampas inundadas con aguas blancas) cada bosque censado es muy rico en especies pero hay muy poca coincidencia en especies entre diferentes sustratos aun cuando los censos estaban prácticamente localizados uno adyacente al otro (Gentry, 1981; 1986a; Tabla 4). Curiosamente a pesar de que cada sitio posee un juego de especies casi completamente distinto del otro, la composición al nivel de familia de estos diferentes bosques es llamativamente similar. Al menos siete de las once familias más ricas en especies son las mismas en todos los sitios (Tabla 5). Estos patrones parecerían sugerir que cada familia de plantas cumple un papel específico en las comunidades de bosques neotropicales con un juego diferente de especies en cada familia especializado en diferentes sustratos de Amazonia. Tal evidencia sugiere que la elevada riqueza de especies de Amazonia y de regiones específicas de Amazonia tales como la región alrededor de Iquitos, se debe no a una mayor diversidad alfa pero a las muchas comunidades vegetales florísticamente diferentes que crecen en diferentes sustratos del mosaico local de hábitats. Si esto es así, la elevada riqueza de especies de Amazonia, especialmente del Alto Amazonas donde los mosaicos de hábitat parecen ser localmente mucho más complejos, puede ser explicada en su mayor parte por diversidad beta. Aun considerando la escala del paisaje o diversidad alfa, la diversidad beta es probablemente más importante en la generación de la elevada riqueza regional de plantas en Amazonia que los efectos de los refugios del Pleistoceno.

Yo concluyo que la riqueza desproporcionada de especies vegetales en el Neotrópico en su totalidad, se debe en gran medida a la relativamente reciente especiación explosiva de epífitos, arbustos, y "palmettos" a lo largo de la base y las laderas bajas de los Andes y de la Cordillera de América Central, pero también a la igualmente alta diversidad en árboles y lianas en las tierras bajas Amazónicas que tienen un origen diferente. Las partes húmedas de Amazonia tienen mayor diversidad alfa al menos en árboles, que cualquier otro bosque del mundo. No obstante el hecho de que su riqueza pareciera llamar a un estado de desorganización, la Amazonia y otros bosques neotropicales están contruidos de una manera altamente organizada y predecible que puede muy bien reflejar algún tipo de equilibrio ecológico. La gran riqueza de especies en Amazonia se debe probablemente a la diversidad beta y puede ser explicada en términos generales por medio de postulados de la ecología moderna sin la necesidad de utilizar los refugios del Pleistoceno.

IDEAS PARA EL DESARROLLO DE AMAZONIA BASADOS EN FITOGEOGRAFIA

¿Es posible que el entendimiento fitogeográfico y ecológico que se viene desarrollando provea nuevos medios de relevancia para el desarrollo Amazónico? A modo de posdata al resumen anterior, deseo proponer varias ideas.

Mi primer punto es que estoy de acuerdo, pero con muchas reservas, con la filosofía de que a largo plazo la única manera posible de salvar porciones significantes de los bosques Amazónicos y de otras regiones tropicales es aprender a usarlos como un recurso sustentable. Esta idea pragmática proviene enteramente de consideraciones socio-políticas y no ecológicas. Debido a que la conservación directa a gran escala de estos bosques que yo preferiría parece impracticable a largo plazo, ¿es posible encontrar medios de usarlos sin destruirlos?

Existen claramente casos en los cuales la agricultura clásica de monocultivo parece ser razonablemente exitosa en las tierras bajas Amazónicas. Por ejemplo, yo he visto plantaciones exitosas de palmera africana de alto rendimiento en el área de Tocache Nuevo en el valle de Huallaga en Perú así como en el lado opuesto de los Andes en el área de Santo Domingo en Ecuador y de Tumaco en Colombia. Desafortunadamente parece existir una tendencia, en parte basada sin duda en expresiones de deseo, de extrapolar estos éxitos agrícolas a todos los trópicos bajos, tratando solamente de encontrar el cultivo y la técnica adecuados. ¿Por qué no plantar palma africana en la mayoría de Amazonia? La respuesta es simple. Las plantaciones de palma africana exitosas están todas en suelos aluviales inusualmente fértiles derivados de los ricos

Andes volcánicos. En realidad toda la agricultura a largo plazo a nivel aparentemente sustentable que yo he visto en Amazonia parece estar en tales ricos suelos o en áreas (cf. Tarapoto, Perú) con estaciones secas muy marcadas. Una generalización muy obvia y lamentablemente muy poco apreciada del empleo de la diversidad-beta para comprender la riqueza en especies de Amazonas, es que la agricultura exitosa realizada en las manchas con suelos ricos *no* es un indicador válido de un potencial agrícola semejante en otros tipos de suelos. Por supuesto que con suficientes fertilizantes (cf., Sánchez et al., 1982) es en teoría posible desarrollar una agricultura sustentable esencialmente hidropónica, en cualquier tipo de sustrato, pero los elevados costos hacen generalmente tales sistemas impracticables. En general no es posible obtener algo por nada: para obtener rendimientos elevados sustentables de cultivos, maderas, o cualquier otro producto, son necesarios nutrientes adecuados. No es por casualidad que la mayoría de las especies arbóreas tropicales que producen frutos de elevado valor comercial como por ejemplo bananas, cacao, café, citrus, crecen naturalmente en sitios relativamente fértiles. Por ejemplo en una parcela de una hectárea en suelo fértil aluvial en la estación de Cocha Cashu en el Parque Nacional Manu (Gentry, 1985), *Theobroma cacao* y *Quararibea cordata* (sapote) se contaban entre las doce especies arbóreas más comunes del mismo modo que dos palmeras con frutos comestibles. Diez de las trece especies de árboles más comunes en la parcela eran dispersados por mamíferos, siendo ésta posiblemente otra correlación positiva con valores altos nutricionales y abundantes calorías de los frutos.

El área con suelos ricos de Manu también ofrece otra perspectiva. *Swietenia* (caoba) y *Cedrea* (cedro) son ambos comunes alrededor de Cocha Cashu donde han sido protegidos (por indios salvajes y por haber sido la región declarada como parque nacional) más que en ninguna otra parte que he visitado en la Amazonia Peruana. En realidad el "cedro" es una de las especies más comunes que forma stands naturales casi puros en las antiguas terrazas de los ríos, con árboles muy grandes todos del mismo tamaño. Otras Meliáceas están también muy bien representadas en Cocha Cashu así como en otras áreas con suelo ricos en las cuales yo he trabajado. De esta evidencia, yo he sugerido que las Meliáceas, la familia Neotropical para madera por excelencia, puede estar intrínsecamente adaptada a suelos buenos (Gentry, 1985). Resulta sorprendente que ingenieros forestales no parecen haberse dado cuenta que los dos árboles para madera más valiosos en el Neotrópico están adaptados a suelos ricos. Seguramente el fracaso masivo del cultivo de Meliáceas con madera valiosa en plantaciones comerciales se debe más a la ubicación de las plantaciones en suelos muy pobres que al ataque del gusano *Hypsipyla*, como se lo trata de justificar normalmente. Los ingenieros forestales y los agricultores deben darse cuenta que a pesar de su apariencia

superficialmente homogénea la Amazonia es un mosaico de muy diferentes habitats.

Ciertas áreas con suelos muy ricos pueden ser apropiadas para el desarrollo agrícola, pero la mayoría de las áreas no lo son. Teniendo en cuenta los tipos de interacciones coevolutivas estrechamente entrelazadas y bien sincronizadas que las plantas de bosques tropicales tienen con sus polinizadores y agentes de dispersión indicados, no es sorprendente que la destrucción o degradación de los ecosistemas de bosques tendrán al menos normalmente algún efecto negativo indirecto en especies deseables. Por el contrario, los intentos para cultivar especies deseables en plantaciones tienen a menudo muy poco éxito debido a la carencia de los elementos intrincadamente entrelazados del ecosistema natural. Por ejemplo, la nuez de Brasil (*Bertholletia excelsa*) se cosecha exclusivamente de árboles silvestres. Los intentos para cultivar la nuez de Brasil en plantaciones comerciales han fracasado en su mayoría debido al bajo rendimiento de los frutos, probablemente debido a la imposibilidad que tiene un stand puro de nuez de Brasil de proveer el adecuado sustento que los polinizadores especializados, abejas euglosines, necesitan durante la parte del año que las nueces de Brasil no están en flor (Prance, pers. com.). Desde un punto de vista ecológico parece obvio que un manejo adecuado para obtener productos valiosos como las nueces de Brasil a partir de bosques estructuralmente intactos es crítico para cualquier uso sostenido de la mayoría de los bosques tropicales de suelos pobres.

Para que esto sea posible, se deben encontrar nuevos mercados para nuevos productos; una tarea realmente difícil. Sin embargo debemos recordar que la mayor parte de la diversidad biótica del mundo está en los bosques tropicales, especialmente en el Neotrópico mientras que la mayor parte de las plantas útiles provienen actualmente de regiones extra-tropicales. No hay duda que muchas especies en los bosques tropicales, incluyendo muchas con valor comercial potencial, están aún por descubrirse.

La cuestión está en buscar y aprender a usar esta diversidad natural sustentable más que destruirla con agricultura no sustentable. Unos pocos ejemplos de esas nuevas especies potencialmente útiles que se han descubierto durante el transcurso de mi propio trabajo de campo puede ayudar a aclarar este punto. Franklin Ayala, de la Universidad Nacional de Amazonía Peruana, y yo, recientemente encontramos que *Patinoa*, un género previamente desconocido en el Perú es muy común en la reserva Samiria-Pacaya; en el Chocó Colombiano una especie íntimamente relacionada se cultiva por su pulpa comestible altamente apreciada (Cuatrecasas, 1953). Hace unos años yo descubrí y describí una nueva especie de *Passiflora*, *P. caudata*, de Ecuador que posteriormente demostró ser ampliamente consumida por la población local. En 1977 describí una nueva especie muy diferente de Laurácea de Río

Palenque, Ecuador, *Persea theobromifolia*; este árbol grande de crecimiento rápido con una madera excelente localmente denominada "caoba" por su parecido con la verdadera caoba, era antiguamente el árbol más importante para madera de la región. Sin embargo nunca había sido oficialmente descubierto ni descrito (y ahora se halla reducido a menos de doce árboles maduros).

Pero no solamente se están descubriendo continuamente en los bosques tropicales nuevas especies útiles, también se están encontrando nuevos usos para especies ya conocidas. Mientras hacía trabajo de campo en el Amazonas Peruano, me sorprendí al descubrir que un género de Bignoniáceas, *Martinella*, era tenido en gran estima como un remedio muy efectivo para los ojos. Investigadores posteriores revelaron datos de usos semejantes a través del norte de Sudamérica (Gentry & Cook, 1984). Sin embargo tal uso nunca había sido ni siquiera insinuado en la bibliografía. Como resultado de este "nuevo" descubrimiento, se están intentando ahora medios para desarrollar un remedio ocular a partir de las raíces de *Martinella*.

La liana del género *Fevillea* (*Cucurbitaceae*) ha sido mencionada en la bibliografía etnobotánica como productora de un aceite emético obtenido de las semillas (e. g., Pío Correa, 1931). El descubrir que los Indios Campa del Amazonas Peruano usan las semillas ricas en aceite como velas nos indujo a investigar más profundamente y así descubrimos que esta planta tiene más aceite por fruto que ninguna otra dicotiledónea. Más aún, existen varias especies de *Fevillea* con diferentes composiciones químicas del aceite de las semillas y nosotros pensamos que si solamente las lianas que crecen naturalmente en un bosque intacto fueran reemplazadas por enredaderas de *Fevillea* que produzcan frutos a ritmo normal, la cosecha del aceite por hectárea sería tan grande como aquella producida por cualquier cultivo corriente de plantas oleíferas en monocultivo (Gentry & Wettach, 1985).

Desmoncus, una palmera Neotropical trepadora espinosa, es el equivalente de "rattan" en el Nuevo Mundo. En el sudeste de Asia el "rattan", que en su mayoría se recolecta silvestre, es un producto muy importante. De hecho los productos de "rattan" son responsables de cuatro billones de dólares por año y son el segundo producto de exportación luego de la madera, del sudeste de Asia ("Meyers, 1984). Algún tipo de trabajo en "rattan" se viene realizando en Iquitos por artesanos locales que usan "rattan" importado de Asia. Sin embargo, se ha descubierto recientemente que uno de los "rattanes" locales del género *Desmoncus* provee de una fibra con mejores cualidades que los de Asia y a una fracción de su costo. El año pasado el trabajo tipo mimbre en "rattan" basado en esta especie ha devenido una pujante industria familiar alrededor de Iquitos. Debido a que la especie preferida de

Desmoncus es una especie muy común que crece en áreas secundarias en bosques inundados de aguas blancas o tahuampas, existe abundante cantidad de ella en un hábitat que cada vez prevalece más. Tal vez una industria basada en "rattan" que provea millones de dólares por año semejante a la del sudeste de Asia podría ser una realidad.

Espero que estos ejemplos sean adecuados para resaltar el indudable y desconocido potencial comercial de muchas plantas Amazónicas. Dados este potencial y el hecho de que se ha demostrado que cortar el bosque tropical para desarrollar cultivos a gran escala o para crear pasturas para ganado, nunca ha sido eficiente para un desarrollo sustentable a largo plazo en la mayoría de los tipos de suelos de Amazonas sin fertilización artificial, parece muy claro que se deben investigar otros planteamientos diferentes a la tala del bosque. Los mosaicos de hábitat que constituyen el tema de diversidad-beta aquí desarrollado, sugieren posibles esquemas de uso de la tierra que podrían resultar en beneficios sustentables sin derrochar el valioso capital biológico que representa la selva intacta.

Por ejemplo, *Hevea*, el árbol del caucho, es la segunda especie arbórea más común en ambas parcelas de una hectárea en suelos arenosos extremadamente pobres que yo he analizado en el Amazonas Peruano. El caucho natural es corrientemente el cuarto producto agrícola de exportación del tercer mundo (Myers, 1984). En 1990 la demanda global anual de caucho natural será muy grande, aumentando desde los actuales 3.5 millones de toneladas por año a 6 millones de toneladas por año, un aumento en el consumo que no podrá ser suplido por las plantaciones de caucho del sudeste de Asia. Tampoco puede ser sustituido por caucho sintético puesto que la alta calidad de las llantas que se producen actualmente requieren de un 40% (en las llantas radiales) a 95% (en el Challenger espacial) de caucho natural. Teniendo esto en cuenta, cuan insano es cortar los valiosos bosques tropicales ricos en *Hevea* para reemplazarlos con agricultura no sustentable --sin embargo muchos desean hacer justamente eso en el valle de Palcazu en Perú. ¿Por qué no concentrarnos en desarrollar una infraestructura que haga posible cosechar este valioso producto a partir del bosque estructuralmente intacto y por ende de rendimiento sostenible?

Las áreas con suelos extremadamente pobres donde *Hevea* es dominante proveen un ejemplo excelente de la posibilidad de usar el bosque en lugar de destruirlo ya que aun el agrónomo más empecinadamente optimista debe aceptar el bajo potencial agrícola de esos suelos. Tomando como ejemplo la parcela de una hectárea en Mishana cerca de Iquitos, es simple documentar las excelentes posibilidades económicas del bosque intacto (Tabla 6). También se hallan muy bien representadas lianas ricas en alcaloides con potencial medicinal como *Strychnos*, Menispermáceas, y *Martinella*. ¡Y todo esto en

TABLA 6
Ejemplos de árboles útiles o potencialmente útiles en una área de 1 ha., en sustrato de arena blanca en selva Amazónica, Mishana, Perú.

<i>Taxon</i>	<i>grado de abundancia de especies</i>	<i>número de árboles con DAP ≥ 10 cm</i>	<i>Usos</i>
Jessenia bataua	1	38	Frutos oleaginosos (Balick 1981, 1982)
Hevea	2	24	Látex con caucho
Mauritia (2 spp.)	5,20	30	Fruto comestible; excelente sabor en helados
Myristicaceae (13 spp.)	8, 10, 12, 13, 18, > 30	83	Madera para tríples
Sapotaceae (16 spp.)	6, 27, > 30	49	Fruto comestible (Pouteria caimito, algunos Chrysophyllum, Manilkara); madera
Manilkara (3 spp.)	27 (tie), > 30	9	Látex para goma de mascar
Moraceae (15 spp.)	9, 27, 27 (tie), > 30	47	Látex (ver también Brosimum)
Brosimum (3 spp.)	27, 27 (tie), > 30	11	madera; semillas comestibles
Brosimum utile	27 (tie)	5	Látex potable y para goma de mascar; corteza usada para telas
Byrsonima	27 (tie)	5	Fruto comestible (algunos spp.)
Inga (3 spp.)	15 (tie), > 30	12	Pulpa del fruto comestible
Burseraceae (13 spp.)	all > 30	22	Resinas, inciensos (muchos spp.)
Apocynaceae (10-11 spp.)	13, 24, > 30	37	Látex con caucho; fruto comestible; madera
Couma macrocarpa K	> 30	3	Látex potable; fruto comestible
Aspidosperma (6-7 spp.)	13, 24, > 30	19	Madera dura; remos
Parahancornia (2 spp.)	> 30	4	Fruto delicioso
Annonaceae (15 spp.)	16, 27 (tie) > 30	27	Corteza para amarrar; fruto comestible
Chrysobalanaceae (9 spp.)	7, 22, 27, > 30	45	Madera; fruto comestible
Myrtaceae (8 spp.)	> 30	11	Fruto comestible (muchos)
Caryocar glabrum	> 30	1	Semilla comestible
Caryodendron(?)	> 30	2	Semilla oleaginosa
Rheedia	> 30	2	Fruto comestible
Persea (? 2 spp.)	> 30	3	Fruto comestible
Eschweilera (4 spp.)	> 30	6	Semillas comestibles
Dialium guianense	> 30	1	Fruto comestible
Hymenaea	> 30	1	Fruto comestible
Pourouma (2 spp.)	> 30	6	Fruto comestible
Euterpe	> 30	1	Palmito; fruto para bebida
Scheelea	> 30	1	Fruto comestible
Prunus (2 spp.)	> 30	3	Fruto comestible
Theobroma	> 30	3	Fruto para bebida
Total		454¹	

1. 454 de los 842 árboles en esta hectárea tienen o deben tener propiedades específicas útiles, además que madera y construcción general.

una hectárea! De estas especies solamente un reducido número de especies frutales son ahora localmente explotadas, pero claramente hay un gran potencial económico allí. Mas aún, este potencial puede multiplicarse con los muchos otros tipos diferentes de bosques adyacentes en diferentes sustratos.

La Amazonia es un exclusivo tapiz rico en mosaicos de hábitats, cada uno repleto de sus propias especies bien adaptadas y potencialmente útiles y provee una oportunidad maravillosa para desarrollar una economía de cosechas sustentables, diversas y variadas basadas en un uso racional de los productos altamente valiosos de los bosques naturales, incluyendo fibras, resinas, aceites, látex, frutos comestibles, y productos químicos medicinales como ya he mencionado. El modelo más factible para la prosperidad tanto económica como ecológica, parece radicar en abandonar el sueño imposible de convertir los pobres suelos de Amazonía en la "panera del mundo" (o aun de Brasil) y concentramos en desarrollar la plétora de recursos naturales con-

tenidos en cada uno de los diferentes tipos de vegetación de la Amazonia.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es modificación de un original presentado en el "Primero Simposio do Tropicó Humido", Belem, Brasil, en noviembre de 1984 con miras a ser publicado (en inglés) en las actas de ese Congreso. Deseo agradecer a la US National Science Foundation, National Geographic Society, y USAID (DAN-5542-G-SS-1086-00) por subsidiar los numerosos trabajos de campo que condujeron a la realización de este trabajo, y a varios colegas, especialmente a los Drs. Enrique Forero, Ramón Ferreyra, y Franklin Ayala, y a Juan Revilla, Camilo Díaz, Rodolfo Vásquez, y Néstor Jaramillo, puesto que su colaboración ha sido esencial en el desarrollo de estas ideas. Gracias especialmente a mi esposa, la Dra. Elsa Zardini, quien tradujo este manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- ASHTON, P. 1964. Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State. Oxf. For. Mem. 25.
- BALICK, M. J. 1981. *Jessenia bataua* and *Oenocarpus* species: native Amazonian oil palms as new sources of edible oil. In: E. Pryde et al. (eds.), New sources of Fats and Oils. American Oil Chemists' Society. pp. 141-155.
- BALICK, M. 1982. Palmas Neotropicales: nuevas fuentes de aceites comestibles. *Interciencia* 7: 25-29.
- BEVEN, S., E. F. CONNOR and BEVEN. 1984. Avian Biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. *J. Biogeogr.* 11: 383-399.
- BRENNAN, J. P. 1978. Some aspects of the phytogeography of Tropical Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 437-478.
- BROKAW, N. V. 1982. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In: E. Leigh et al. (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest*, Smithsonian Inst. Press, Washington. pp. 101-108.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- COUSENS, J. E. 1951. Some notes on the composition of lowland tropical rain forest in Rengam Forest Reserve, Johore. *Males. For.* 14: 131-139.
- CUATRECASAS, J. 1953. Un nouveau genre de Bombacacées, *Patinia*. *Rev. Intern. Bot. Appl. D'Agr. Trop.* 33: 306-313.
- DENSLOW, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (Suppl.): 47-55.
- DODSON, C. and A. GENTRY. 1978. Flora of the Rio Palenque Science Center. *Selbyana* 4: 1-628.
- ENDLER, J.A. 1982. Pleistocene forest refuge: fact or fancy? In: G. Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, N. Y. pp. 179-200.
- FLEMING, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66: 688-700.
- FLEMING, E. R. HEITHAUS and W.B. SAWYER. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58: 619-627.
- FORERO, E. and A. GENTRY. 1984. New Phanerogam species from Chocó, Colombia. *Phytologia* 55: 365-371.
- FOSTER, R.B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. In: M. Soulé and B. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: an Evolutionary-ecological Perspective*. Sinauer Press. pp. 75-92.
- FRANKIE, G. W. 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. In: L. Gilbert and P. Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. Texas Press, Austin, Tex. pp. 192-209.
- FRANKIE, W.A. HABER, P.A. OPLER and K.S. BAWA. 1983. Characteristics and organization of the earge bee pollination system in the Costa Rican dry forest. In: C. E. Jones and R. J. Little (eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, N. Y. pp. 411-447.
- GARTLAN, S., D. NEWBERY, D. THOMAS and P. WATERMAN. 1986. The influence of topography and soil phosphorous on the vegetation of Korup forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65: 131-148.
- GENTRY, A. H. 1974a. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- GENTRY, 1974b. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 533-537.
- GENTRY, 1976. Bignoniaceae of southern Central America: distribution and ecological specificity. *Biotropica* 8: 117-131.
- GENTRY, 1979. Distribution patterns of neotropical Bignoniaceae: some phytogeographical implications. In: K. Larsen and L.

- Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Academic Press, pp. 339-354.
- GENTRY, 1981a. Distributional patterns and additional species of the *Passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Plant Syst. and Evol.* 137: 95-105.
- GENTRY, 1981b. Inventario florístico de Amazonía Peruana: estado y perspectivas de Conservación. In: T. Gutiérrez G. (ed.), *Seminario sobre Proyectos de Investigación Ecológica para el manejo de los Recursos Naturales Renovables del Bosque Tropical Húmedo*. Dirección General Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura, Lima. pp. 36-44.
- GENTRY, 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 557-593.
- GENTRY, 1982b. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.* 15: 1-84.
- GENTRY, 1982c. Phytogeographic patterns in northwest South America and southern Central America as evidence for a Chocó refugium. In: G. Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press.
- GENTRY, 1983. Dispersal and distribution in Bignoniaceae. *Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7: 187-199.
- GENTRY, 1985. Algunos Resultados preliminares de estudios botánicos en el Parque Nacional del Manu. In: M. Ríos (ed.), *Reporte Manu. Centro de Datos para la Conservación, La Molina, Perú*. pp. 2/1-2/24.
- GENTRY, 1986a. Endemism in tropical versus temperate plant communities. In: M. Soulé (ed.), *Conservation Biology*. Sinauer Press. pp. 153-181.
- GENTRY, 1986b. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Norture* (submitted).
- GENTRY, and K. Cook. 1984. *Martinella* (Bignoniaceae): a widely used eye medicine of South America. *J. Ethnopharmacology* 11: 337-343.
- GENTRY, and DODSON. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74. (in press).
- GENTRY, and R. WETTACH. 1986. *Fevillea* - a new oil seed from Amazonian Perú, *Econ. Bot.* 40: 177-185.
- GILBERT, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: L. E. Gilbert and P. H. Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. Texas Press, Austin, Tex.
- GILBERT, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of Neotropical diversity. In: M. Soulé and B. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Press. pp. 11-33.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- HAMILTON, C. W. 1985. Systematics and Breeding Biology of *Psychotria* Subgenus *Psychotria* (Rubiaceae) in Central América. Ph. D. Dissertation, Washington University, St. Louis.
- HAMMEN, T. van der. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in South América. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- HARTSHORN, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In: P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge Univ. Press, London. pp. 617-638.
- HILTY, S. L. 1981. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotrópica* 12: 292-306.
- JACOBS, M. 1974. Botanical panorama of the Malesian archipelago. UNESCO Publ. "Natural Resources in Humid Tropical Asia". pp. 263-294. *Natural Resources Research* XII.
- JANZEN, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. *Evol.* 21: 620-637.
- KARTAWINATA, K., R. ABDULHADI and T. PARTOMIHARDI. 1981. Composition and structure of a lowland dipterocarp forest at Wanariset, East Kalimantan. *Mal. Forests*. 44: 397-406.
- LIVINGSTONE, D. A. 1975. Late Quaternary climatic change in Africa. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 249-280.
- MACARTHUR, R. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.
- MACARTHUR, R. and E. O. WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- MALLOCH, D. W., K. A. PIROZYNSKI, and P. H. RAVEN. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Nat. Acad. Sci., U.S.A.* 77: 2113-2118.
- MYERS, N. 1984. *The Primary Source*. Norton and Co., N.Y. 399 pp.
- PAIJMANS, K. 1970. An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *J. Ecol.* 58: 77-101.
- PIO CORREA, M. 1931. *Dicionario das Plantas Uteis do Brasil*. 3: 33-35.
- PRANCE, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, and Lecythidaceae. *Acta Amz.* 3: 5-28.
- PRANCE G. T. 1977a. The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves. In: G. T. Prance and T. S. Elías (eds.), *Extinction is Forever*. New York Bot. Gard. N. Y. pp. 195-213.
- PRANCE, G. T. 1977b. Floristic inventory of the tropics: where do we stand? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 659-684.
- PRANCE, G. T. 1979. Distribution patterns of lowland neotropical species with relation to history, dispersal and ecology with special reference to Chrysobalanaceae, Caryocaraceae, and Lecythidaceae. In: K. Larsen and L. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Academic Press, London. pp. 59-88.
- PRANCE, G. T. 1982. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, N. Y. 714 pp.
- FRANCE, G. T., W. A. RODRIGUEZ and M. F. DA SILVA. 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km. 30 da Estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amaz.* 6: 9-35.
- PROCTOR, J., J. M. ANDERSON, P. CHAI and H. W. VALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *J. Ecol.* 71: 237-260.
- PUTZ F.E. and K. MILTON. 1982. Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: E. G. Leigh, A. S. Rand D. M. Windsor (eds.), *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C. pp. 95-100.
- RAVEN, P. H. 1976. Ethics and attitudes. In: J. Simmons et al. (eds.), *Conservation of Threatened Plants*. Plenum Press, N. Y. and London. pp. 155-179.
- RAVEN, P. H. and D. I. AXELROD. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- RICHARDS, P. W. 1969. Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc. London* 1: 149-153.
- RICHARDS, P. W. 1973. Africa, the "Odd Man Out". In: *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C. pp. 21-26.

THE CONSERVATION AND UTILIZATION OF THE AMAZON RAIN FOREST

Por *Ghillean T. Prance*¹

INTRODUCCION

The Amazon Basin with its vast expanse of forest is the world's largest tropical rainforest. The forested lowland parts alone cover an area equal to the United States east of the Rockies. If separated as a nation, the Amazon Basin would be the world's ninth largest nation. The Amazon River is responsible for the drainage into the sea of one fifth of all the freshwater in the world. It is also biologically the most species-rich area of the world, containing over 50,000 species of higher plants, at least an equal number of fungi, a fifth of all the birds on earth, at least 3000 species of fishes, amounting to 10 times the number of fish species in all the rivers of Europe, and insect species numbering in the uncounted millions.

The Amazon forest contains a vast array of fascinating and record-beating plants and insects. The world's largest snake, the anaconda, graces the river banks of Amazonia, and the world's largest insect, the goliath beetle, flies through its forests. A host of useful products of worldwide importance have come from the forests of Amazonia, including cacao (the source of chocolate), rubber, quinine, Brazil nuts, and chicle or chewing gum.

Between the years 1600 and 1900 humankind eliminated about 75 known species worldwide, almost all of them mammals and birds (Myers 1979). During the present century, however, extinction has increased at an alarming pace, especially in the tropical rainforest. There are many causes of tropical extinctions, but they are all related to the extensive local endemism of species. And destruction is now on such a large scale in certain regions that it covers more than the entire range of these endemic or localized species. The Volkswagen Motor

Company, for example, holds a concession on 1,400 square kilometers of forest, much of which is turning into cattle pasture. The Jari forestry project, founded by Daniel K. Ludwig, covers an area of one million hectares. Major tributaries of the Amazon, such as the Tocantins River, are being dammed to produce hydroelectricity, completely disrupting the life of fishes and other aquatic organisms, and flooding vast areas of riverine forest. Thus we have cause for concern about extinction in Amazonia, a region where not just individual species, but whole habitats are disappearing rapidly.

As we shall see destruction of the forest is not necessarily producing sustainable systems of land-use. Many of the destroyed areas are abandoned after a few years. It is therefore vital for us to be concerned about the creation of long-term, sustainable uses of rainforest areas and to follow the excellent norms of 'the World Conservation Strategy' (IUCN, UNEP, WWF 1980) that present an excellent balance between conservation and utilization. In this paper I want to first draw attention to the alarming destruction in Amazonia and then some comments on why it is hard to create sustainable use systems and finally I will address the issues of utilization and conservation, and the contributions that botanists can make on these issues.

THE DESTRUCTION OF AMAZONIA

The accelerated destruction of the Amazon rainforest really began in 1970 when President Médici of Brazil visited the drought and poverty stricken northeast of his country. He was so impressed by the poor estate of his subjects that for the best of humanitarian reasons he decided that the only solution was to develop the Amazon region and thus to open a large area of settlement for

¹ The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458, U.S.A.

the northeasterners. They would be moved in great numbers from their arid land to the rain-filled paradise, the Amazon. The horror-stricken President Médici made a moving appeal to the Brazilian Congress on June 6, 1970. Only ten days later a National Intergration Plan (PIN) was formulated which included the construction of the Transamazon highway, the first leg of which was to cut across the Amazon region from east to west about 500 miles south of the River Amazon. The plan also included an elaborate colonization plan along the length of the highway. Bids for the highway construction were already out by June 18, and the construction began on September 1, 1970, an indication of the priority and urgency of the president's plan. This was the beginning of a particularly destructive phase in the history of the Amazon region. At the same time, Presidente Fernando Belaunde Terry of Peru, who had been dreaming for many years of building a north-south road around the western fringe of the Amazon, was designing plans to develop the Peruvian Amazon, and the discovery of oil in the Ecuadorian and Peruvian Amazon began to change things there too.

Although construction began only sixteen years ago, the Transamazon highway is now history. This road and other Amazonian highways are built and, for the most part, functional, but the colonization plan has been a failure and even parts of the main highway are impassable. The Brazilian plan to relocate one million northeasterners actually moved less than twenty thousand people. Even if it had moved the one million as planned, that is less than the annual population increase of northeastern Brazil.

The plan was unsuccessful largely because of poor soils, the failure of the initial rice harvests, and inadequate agricultural advice to the settlers. Many people ended up returning to their area of origin. Only a few of the settlers have succeeded: some by luck, some by hard work, and some by having enough local knowledge to have chosen one of the few areas along the highway that is more suitable for agriculture. Today as one drives along the highway, one is most impressed by the quantity of abandoned land full of regenerating *Cecropia* trees and of degenerated, weed-filled cattle pastures.

Because the colonization plan for the highway failed, the next president of Brazil, Ernesto Geisel, concluded that the Amazon was not suitable for colonization by the small farmer, and that capital-intensive development was needed. Accordingly, he created high tax incentives for companies and rich individuals to invest in enormous tracts of land. The development passed from the phase of *minifundarios* to that of *latifundarios*. Vast areas of forest were felled, burned, or treated with herbicide to be replaced with cattle pastures in a region that is not suitable for cattle raising. Many of the areas cleared for such ranches have now been abandoned. Fre-

quently the owners didn't care if they failed because the tax incentives insured they could have no economic loss. In many cases it takes about 1 1/2 hectares or more to sustain a single cow. This cow lives on an area that could have had over 700 individual trees of about 200 species, and many other plant and animal species as well. An enormous natural biomass with much greater productivity and value than that offered by the skinny, malnourished cow that now wanders around the weed infested pastures which replaced the forest. The failure of many ranches has led to a slowdown in the rate of deforestation for that purpose.

The state of Rondônia on the western frontier of Brazil provides another alarming chapter in the destruction of Amazonia. This area, which for a long time experienced only a moderate disturbance from tin mining and the construction of the famous Madeira-Mamoré railroad, has now become the development frontier of the Amazon region. When it was discovered in 1974 that, unlike the region of the Transamazon highway, there are rather large areas of the rich *terra roxa* soils, and that the terrain is flatter and more suitable for agriculture, what can only be described as a "land rush" of enormous proportions began along highway BR-364 between Cuiabá, in Mato Grosso state, and Porto Velho, the booming capital of Rondônia.

Up to 1969, the human population of Rondônia was sparse (2 individuals per km²) and concentrated in the northern part of the state, in those nuclei which resulted from the building of the Madeira-Mamoré railroad. The economy of what was then the territory of Guaporé was based on the extraction of rubber and Brazil nuts. Subsistence-level food was obtained from the environment, by hunting, fishing and collecting forest plants. This did not affect the forest environment seriously. Itinerant farming during that period was insignificant.

With the completion of highway BR-364 in the sites, linking Rondônia with the south of Brazil, the wave of migration into the state of Rondônia began. Thousands of people from all over Brazil, but especially from the south-central region, moved into Rondônia. This accelerated, unorganized occupation of Rondônia continued until 1967 when INCRA (The Colonization and Agrarian Reform Institute) began its efforts to control the distribution of immigrants (Modesto, 1982).

Today, in addition to the state government and INCRA, the Polamazonia and Polonoroste development programs contribute to the colonization process indirectly through the thousands of people who are attracted to the region by the unexploited "fertile" lands available for agriculture, cattle raising, timber extraction, etc. The traditional extraction of rubber, brazil-nuts, game and minerals, such as gold and cassiterite, continues to draw people to the state.

The population of Rondônia has grown exponentially since the late sixties. It grew from 111,000 in 1970 to 191,084 in 1975 to more than 500,000 in 1978. The rate of growth has remained high and continues to swell since the recent paving of the highway from Porto Velho to Cuiabá in Mato Grosso. Rapid deforestation is following this growth in population. Inhabitants are constantly practicing slash and burn techniques, destroying great areas of forest which have barely been studied. According to Fearnside's (1982) exponential projections, if the annual rate of deforestation continues, the state of Rondônia will be completely free of forest by 1988 (Fearnside and Salati 1985).

Today's aerial photos of Rondônia compared with those of a few years ago show a vast network of new roads intersecting BR-364, and enormous areas of decimated forest. The only difference between BR-364 and the Transamazon highway is that, in the former case, many of the resulting farms work, for two reasons. First, the soil is better, and secondly, a diversity of crops has been grown. With less government control, success was not based on the single crop, rice, that was emphasized in the Transamazon colonization. The diversity of crops that the Rondônia settlers used has meant that, although some failed, others succeeded. Often when one farmer experienced a crop failure, another member of the family had a successful crop on his land and carried his relatives through the hard time. In addition, many settlers in Rondônia have concentrated on woody perennial crops such as cacao, (*Theobroma cacao*), which is less destructive to the soil than most annuals. Consequently, the settlement of Rondônia is a curious mixture of unplanned deforestation and species loss, and an interesting and often successful experimental laboratory in ways of using the land.

But the real tragedy of Rondônia is that it was one of the most important centers of species diversity in Amazonia. The same reasons that make the region useful, such as its richer soils, also made it the home of an extraordinarily high number of endemic species of plants and animals.

Rondônia is thought to have remained forest-covered during the drier periods of the Pleistocene glaciations, thus providing a haven for many forest species (See Brown 1979). Such forest refugia are the most important places to conserve the genetic diversity of Amazonia. The one national park in Rondônia, Jau, covers only a small part of the Rondônia refugium, and its borders have already been invaded. Less uncontrolled, but equally devastating deforestation is taking place further west in the state of Acre, the new frontier; the story promises to be the same.

The Amazon forest is disappearing for many other reasons, but the rush for land and agricultural settlement are certainly the most immediately destructive and the most alarming. Other projects

that are changing the region to a devastated fragment of its former splendor include forestry projects, hydroelectric dams, and mining enterprises.

The vast Tucuruí dam, slated to produce 8000 megawatts of electricity, was closed in 1984 and has created an enormous 160 km-long lake on the Tocantins River. Much research was carried out in the area of the lake before the dam was closed. The commendable scientific work of the Museu Goeldi in Belém and the National Amazon Research Institute (INPA) in Manaus, has meant that a lot was learned about this region before the flood. Fortunately it is not one of the centers of biological diversity, so that loss of terrestrial species there will not be great. Even so, the dam has caused many problems. The efforts to remove the standing crop of timber from the area to be flooded was a chapter of disasters that led to the bankruptcy of the military pension scheme. In spite of contracts to both the pension scheme and a French company for removal of the timber, the timber was never cleared and the lake has flooded much of the forest. The company, CAPEMI, had no logging experience and went bankrupt after clearing only one tenth of the contracted area. They also used the highly toxic chemical defoliant PCP (sodium pentachlorophenol), containers of which may have been left in the area to be flooded. The danger from the decomposition of the forest biomass will only become apparent with time. The lake also floods a small stretch of the Transamazon highway, which it was necessary to relocate.

The serious effects of the Tucuruí dam are minimal compared with the devastating potential of the extraordinary plan of the Hudson Institute (Panero, 1967), which proposed damming the main river to produce a vast inland sea! But even without the Hudson Institute's dam, the hydroelectric dams are one of the contributing causes of habitat destruction and extinction in Amazonia. Unlike Tucuruí, the Balbina dam, north of the city of Manaus will be an environmental disaster. It will flood an area larger than that of Tucuruí with an average lake depth of only two meters yet only one tenth of the energy of Tucuruí. It displaces two tribes of Indians, the Atroaris-Waimari and will flood a vast area of standing forest.

There are many mining projects scattered around Amazonia. Some have been more destructive than others, but until recently they have destroyed comparatively small areas of forest. The gold mine at Serra Pelada in the south of Pará has drawn much attention because a whole hill has been dismantled to remove one of the richest gold deposits ever discovered. The mining project that is likely to cause the most damage because of its size is that of Serra Carajás in Pará, the world's largest iron deposit. The project will use energy from the Tucuruí dam to power its work, and a new railroad has been built from Carajás to the coastal part of São

Lufs in Maranhão. The summit of Serra Carajás contains various endemic species of plants confined to the ironstone Canga formation. These may be condemned to extinction by this operation. The Carajás project, however, is one of the best monitored in terms of environmental controls. The environmental department of the Carajás project, however, is one of the best monitored in terms of environmental controls. The environmental department of the Carajás mining project has been well funded and is a fine example of what can be done. The work of its director, Maria de Lourdes Davis de Freitas, is helping to avoid the disaster that could have happened. The government has much broader plans for the development of the Carajás region (Projeto Grande Carajás), and this is likely to cause the vast deforestation and species loss, not the work of the iron mine. Some other mines have instituted interesting environmental projects. For example, the bauxite mines of the Trombetas River have employed an ecologist, John Knowles, to work on the rehabilitation, using native species of trees, of areas destroyed by their open-cast mining. Tree nurseries are growing many native trees for replanting after the mining is finished. The same bauxite mines in the Trombetas region began by polluting the river and severely affecting its fisheries with mine tailings, but proper pollution controls were installed later.

There have been several instances of deforestation for large forestry projects in which large tracts of rainforest were cut down to grow a single species. The first one was Henry Ford's Fordlândia near the Tapajós River. This vast rubber plantation was started in 1924 to reestablish rubber as an important crop of its native region. Ford built a whole town, a railroad, and a plantation of over a million trees. The multimillion dollar project failed because the rubber trees were attacked by a fungus, and because riverine, flooded forest varieties were planted on the upland *terra firme*. The leaf rust fungus (*Microcyclus ulei*) is also a native species of Amazonia that has evolved over the years with the native rubber trees. In the forest, however, rubber trees are usually spaced 50-100 meters from their nearest neighbor, lost in a diversity of other tree species. In this natural situation the fungal spores are not often carried from one tree to another, and so the disease is of little consequence. Put a lot of trees next to one another, and the spores can be carried from rubber tree to rubber tree, devastating a plantation. For this reason Henry Ford gave up his rubber plantation in 1946, after investing 30 million dollars. In tropical Asia where the fungus does not exist, rubber plantations work well.

The losses of Henry Ford were small compared with those of Daniel K. Ludwig and his Jari forest project. In 1967 Ludwig began a vast plantation in the region of the Jari river which divides the state of Pará and the Territory of Amapá. He planned to plant a "miracle", fast-growing timber tree, *Gmeli-*

na arborea, in his one million hectare estate. Mistakes were made early in the project, such as clearing with bulldozers and removing topsoil. Land had to be cleared by hand, and the gmelina trees planted among the debris. They also planted on sandy soils unsuitable for gmelina, and had to abandon large areas because their property runs through the boundary of the lowland Amazon alluvial clay soil, and the sandy soil of the Guiana Shield. Eventually they planted pine trees on the sandy soils, gmelina on the richest soils, and eucalyptus in intermediate areas. Ludwig's project is probably best known because it floated a 200-million-dollar, 17-stories-high paper mill from Japan to Jari, as well as an equally large power plant. The mill is one of the most modern in the world. It's amazing to enter the control room in the middle of the Amazon jungle and see the vast array of computer equipment that allows only six men to control the entire operation. Ludwig's investment was well over a billion dollars, but in 1982 he sold out to a consortium of Brazilian companies for \$ 400 million and the assumption of his debt on the mill. With Ludwig's \$ 600 million loss, the Jari project can hardly be called a success even if it becomes profitable to the present owners. The pulp mill continues to function and to produce much pulp for its new owners.

These examples demonstrate that the Amazon rainforest is being lost at a rapidly increasing rate. It is a cause for alarm for those who are concerned with the preservation of the genetic resources of the world, the stability of world climate, and the stewardship of soils of our planet. The official Brazilian government claim that only 1.55 percent of the Amazon forest had been felled is definitely untrue. It is based on interpretations of satellite images that do not distinguish the vast areas of secondary forest. Fearnside (1982) pointed out that the Bragantina zone of Pará which has been cleared since the late nineteenth century is, itself, larger than the official figures of devastation! Yet, all the other projects described above exist as well.

These examples are only from the Brazilian Amazon. Although at a less rapid rate, some deforestation is occurring in other Amazonian countries. We could also consider the effects of oil fields in the Peruvian and Ecuadorian Amazon or of the road into the Peruvian Amazon and subsequent installation of cattle pastures and coca plantations there. The forests of Amazonian Bolivia are likewise being cut at an increasing rate to make way for cattle.

Another aspect which I have only touched upon briefly is the effect of the deforestation on the Indian peoples of the region. Some of the projects already described have had a largely destructive impact on the Indians, particularly the tribes whose territory will be flooded by the Tucuruí and Balbina hydroelectric dams, or the Nhambiquara Indians who have the misfortune to live near BR-364, the

road across Rondônia which encroaches on some of their sacred sites. The Auca (Waorani) Indians of Ecuador were unfortunately situated in a region where oil was discovered, and uranium deposits have been discovered in the Yanomamí area. Some tribes are being acculturated, others are going extinct. The loss of these human cultures is not only a moral and ethical tragedy, but means the loss of a whole body of information that might have taught us how to create sustainable-use systems in the region.

SPECIES DESTRUCTION

So far we have considered mainly large-scale projects that destroy whole habitats, and consequently whole cohorts of species. Projects such as the Tucuruí dam, the colonization of Rondônia, and the Jari forestry project devastate entire habitats. We could equally well look at the fate of a large number of individual species that have suffered and become threatened and endangered as a result of the modern developments in Amazonia. A few examples are given below.

A tragic loss of that of the Amazon manatee (*Trichechus inunguis*) or sea cow, one of the most important components of aquatic ecosystems because of the vast quantities of vegetation which they eat. These animals have been overhunted for their delicious meat and oil. They are now severely endangered, and very few individuals remain. Their only hope is that they have been the focus of a research program of the National Amazon Research Institute (INPA) in Manaus, which is making great efforts to learn about their ecology and physiology so they can breed them. Experiments have included trying to populate at least one lake behind a hydroelectric dam (Curuá-una) with manatees.

The giant otter (*Pteroneura brasiliensis*) is the largest otter in the world. No one can forget meeting a pack of these curious animals swimming in a river as they pop up beside one's canoe and bark. I will never forget the three times I have been fortunate enough to have had this increasingly rare experience. Their very curiosity makes them a sitting target for the hunter in search of their valuable fur.

Several of the Amazon side-necked turtle species are endangered because of excess exploitation. These creatures do not stand a chance, because people prey on both grown turtles and their eggs laid in the sand of river beaches during the dry season. The giant river turtle (*Podocnemis expansa*), once present in uncounted numbers, is near extinction.

The various species of crocodylians, large cats such as the jaguar, and large constricting snakes are all sought after for their skins or fur. Although Brazil's laws protect these animals, the control of hun-

ting in a region as extensive as Amazonia is impossible, and many pelts are smuggled out through such countries as Bolivia where there is no protective legislation.

The over-exploitation is not confined to animal species. Useful species of trees are subject to such "mining." A good example is rosewood (*Aniba rosaeodora*), which is the source of rosewood oil. Small mobile distilleries are set up in the forest, and cutters are sent out to fell every tree around. Once all rosewood trees have been eliminated locally, the stills move on to other locations to continue the extermination of this species. Yet this kind of destructive exploitation is totally unnecessary. Rosewood can be grown in plantations, as has been demonstrated by INPA. It is also possible to harvest oil from leaves and small branches without destroying the tree. Moreover, there are other sources of the essential oil, linalol, including a common weedy species of secondary forest tree, *Croton cajucara*.

Trees of the species of sôrva (*Couma*) are cut down to extract latex which is used in chewing gum. Again sôrva cutters are penetrating remote areas of otherwise little-disturbed forest to systematically fell all the trees of *Couma*. A visit to one of the processing factories of this latex in Manaus reveals the enormous numbers of *Couma* trees that are being cut down without being replaced. The massaranduba tree (*Manilkara huberi*), another species that is felled for its latex, is undergoing similar fate. The Brazilian cherry *Amburana acreana* (Ducke) A. C. Smith and the mahogany (*Swietenia macrophylla* King) have also been systematically removed from the forests. The individual trees that remain today were left because they have crooked trunks or hollow boles. This genetic erosion is occurring and the least usable material remains for the future rather than the capture of germ plasm from the most productive and best trees.

Ironically, those species that are most threatened with extinction are also some of the most useful. They are threatened because they are being mined and not managed. In many cases it is possible to farm or cultivate these most useful of Amazon species. It can only be hoped that efforts of the various research institutions such as INPA in Brazil and INVIC in Venezuela will help solve basic management problems in time to prevent the disappearance of these valuable species from the Amazon forests.

In spite of all the destruction that has been recounted above, there do remain a vast wealth of relatively undisturbed forest and of biological species in Amazonia, and a remnant of the Indian population. There is still much forest to save, and many species-including some whose resource value will add to the ways in which we can, with prudence, use the Amazon region in the future. The challenge for us today is not to lament over the exist-

ing destruction but to think of creative ways in which we may work out more rational systems of utilization and conservation of the vast array of Amazonian species.

The continued plundering of Amazonia will begin to seriously affect the physical environment that sustains the forest. It will not change the world's oxygen balance as has so often been misstated; instead it will produce other equally grave effects. To cut down the Amazon forest will add to the atmospheric carbon dioxide and the possibility of a warming world climate through the so-called "greenhouse effect". Knowing that that fifty percent of the rainfall in Amazonia comes from the transpiration of the trees, themselves, points to another consequence of deforestation (Salati et. al. 1983; Salati & Vose 1984). If you replace the forest with grassland, with a much reduced leaf area, then the rainfall will be greatly reduced. With such a reduction, the amount of savanna and other arid vegetation types will increase.

I have presented a gloomy picture of mismanagement of a priceless resource, the Amazon rainforest, but fortunately on the other side in several Amazon countries, significant things are occurring both in the conservation of natural areas and the creation of sustainable systems of land use. Peru, for example, has set up the large Manu National Park in its Amazon region, Venezuela, the vast Canaima National Park, and Brazil, the Tapajós National Park as well as several Ecological Reserves belonging to SEMA, the environmental secretariat. This is an excellent start for the conservation of Amazonia (Wetterberg et al. 1981), but the present system of parks doesn't cover nearly enough area to avoid species extinction on a large scale. Furthermore, many declared parks and reserves exist only on paper and confer no actual protection on the site. We must build on the firm foundation that has begun, to produce a network of conserved areas that protects enough area of forest and as varied a range of vegetation types and local habitats as is possible.

Similarly, there are at least some efforts already underway in most Amazon countries to study and produce sustainable yield systems of agroforestry and other continuous systems such as the seasonal use of nutrient-rich flood plains for agriculture. This knowledge is coming about both through ecological studies of indigenous peoples, (Deneven et al 1984; Kerr & Posey 1984) and through well-planned agroforestry programs, especially in Peru and Brazil. Some crops have been relatively successful in Amazonia, including jute (*Corchorus capsularis*) and malva (*Urena lobata*) grown for fiber on the floodplains of Brazil, and black pepper grown in conjunction with chicken farming which produces manure fertilizer. Although both these examples were successfully introduced by Japanese farmers, such crops are not without their problems.

The task of retting the jute water is an unhealthy, hazardous occupation, as is work in the jute factories where there is no adequate protection from the dust. In the case of black pepper crop disease caused by *Fusarium* has rendered many areas unproductive. The indigenous experience and modern research is showing that polyculture agroforestry systems are most likely to succeed, rather than any type of monoculture, wheter it be *Gmelina* trees or the pasture grass *Brachiaria*.

THE SPECIES DIVERSITY OF AMAZONIA

Without doubt the most important reason we should be concerned about the destruction of Amazonian forests is because of the vast number of species they contain. The threat of extinction is so great in the Amazon because so many species live as specialists adapted to particular habitats, and so many exist in a limited range.

In the Amazon region there is a rich variety of species of each general type of organism that's unmatched in other places in the world. Henry Bates, who spent 11 years in the Amazon region from 1848 to 1859, described 8,000 new species from his 14,712 collections (Fleming 1969). Today, still only a small percentage of the insects have been named. A single hectare of forest which I examined in detail near Manaus, Brazil contained 179 species of trees of 15 cm. diameter or more and 236 species of 5 cm. diameter or more (Prance et al. 1976). Many similar studies have shown that the species diversity of forest trees is high throughout the region, varying a bit according to the local rainfall (Gentry 1982).

The various factors causing this enormous species diversity are well-known to members of this audience and I do not need to detail them here, but an equally important aspect for conservation and utilization considerations is the interactions between species. With such a diversity the interactions are also extremely diverse. In order to manage or to conserve the rainforest ecosystem we must be aware of pollination, dispersal, mycorrhizae, predator defense mechanisms and many other interactions between the different organisms.

BALANCE OF CONSERVATION AND UTILIZATION

Do we have to let the destruction continue? Or can we preserve the species diversity of Amazonia and still support a reasonable population density in Amazonia? I have shown that many, but not all of the projects that are causing deforestation are for replacement systems that we can, with some justification, call ecologically unsound. The sustenance, for example, of one cow on one and a half hectares,

instead of over 1,200 individuals of 200 species of trees, or the destruction of a hectare of forest to remove a single mahogany tree. The answer to the present destruction, therefore, is not to create a vast biological reserve as a playground for naturalists and rich tourists from more developed countries. A viable can only be attained through a balance of conservation and utilization. Too often these two words are at opposite extremes. On a worldwide basis this is beginning to change, especially since the production of "World Conservation Strategy" by the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), the World Wildlife Fund (WWF), and the United Nations Environment Program (UNEP) in collaboration with the Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) (IUCN, UNEP, WWF 1980).

The World Conservation Strategy expounded well the need for a balance between conservation and utilization. This is certainly the most logical step for the future of Amazonia. We need to remember the large size of the indigenous population which the region sustained before it was conquered by Westemers (Meggers 1971). We therefore need to learn as much as we can from what is left of these indigenous cultures, which means that ethnobotanical and especially ethnoecological studies of the Amazonian Indians are an urgent priority.

Recent quantitative studies of Amazon Indians (Boom 1985; Balée 1986) have shown the phenomenal number of rainforest species used by the forest Indians. For the first time we have a quantitative idea of how much of the forest is used by the Indians (Table 1). These data are a spectacular tool for conservation. However, ethnoecological studies can equally well be the pointer to more prudent utilization. Studies of various indigenous agricultural systems are showing highly productive systems that sustain a reasonable population. Good examples include those studies of the Huastec by Alcorn (1984), the Bora Indians (Denevan and Padoch in press) and the Kayapo Indians (Posey 1982, 1984).

It is also urgent to inventory and discover the useful plants and animals of the Amazon and of tropical rainforests of other parts of the world. It is among these unknown and underexploited species that we will find ones more suitable for the region than cattle or the gmelina tree. Many of the most successful crops in the tropics are growing on the opposite side of the world from their origin. We should not be afraid of the exchange of germ plasm with, for example, Malaysia or Indonesia. It is no coincidence that the main emphases of the newly formed Institute of Economic Botany of the New York Botanical Garden are the study of indigenous agricultural systems and the search for new food and fuel plants from the tropical forest. That is why we have investigators studying the fruit trees of the Peruvian Amazon, the agroforestry systems of

TABLE 1. Utilization of Inventory Trees ≥ 10 cm dbh by the Chácobo and Tembé Indians (by category) after Brian Boom, and William Balée.

A. CHACOBO		
	<i>No. Species-117</i>	<i>No. individuals-499</i>
<i>Category</i>	<i>No. species (%)</i>	<i>No. Individuals (%)</i>
1. edible	44 (37.6%)	155 (31.3%)
2. edible for game	110 (94.0%)	484 (97.4%)
3. construction material	28 (23.9%)	160 (32.1%)
4. technological	21 (18 %)	228 (45.8%)
5. medicinal	24 (20.5%)	228 (45.8%)
6. fuel	96 (82.1%)	397 (79.8%)
7. other	8 (6.8%)	67 (13.5%)

B. TEMBE		
	<i>No. Species-138</i>	<i>No. individuals-525</i>
<i>Category</i>	<i>No. species (%)</i>	<i>No. individuals (%)</i>
1. edible	35 (25.4%)	122 (26.8%)
2. edible for game	118 (85.5%)	405 (88.8%)
3. construction material	52 (37.7%)	223 (48.9%)
4. technological	28 (20.3%)	105 (20.0%)
5. medicinal	16 (11.6%)	90 (19.7%)
6. fuel	126 (91.3%)	432 (94.7%)
7. other	21 (15.2%)	90 (20.1%)

the Amuesha nation in Peru, the ethnobotany of the Chácobo Indians in Bolivia, the economic plants of the Ecuadorean Amazon, and the economics and botany of the babassu oil palm in Brazil. But this is only a beginning. There is desperate need for a basic inventory of all the plants of Amazonia, not just those of known economic potential.

Experience has shown that in most of Amazonia it is difficult to make permanent cattle pasture. We must develop sustained yield systems that continue to support people through the years. The future should be much more with trees and perennial crops than with open clearing and exposure of the fragile soil to grassland or annual crops.

Why use the cow, an animal that does not belong in the rainforest habitat? Unlike the drier African grasslands which are suitable for large browsing animals, the Amazon does not have a heritage of many such animals. There are no wild herds of elephants, giraffes, wild beast, zebras, or cape buffa-

TABLE 2. A comparison of the use of capybaras and cows in the conditions of the Pantanal of Mato Grosso, Brazil (from Dourojeanni, 1985).

Species	Individuals for 3 hectares	Age at harvest (years)	Weight at harvest (Kg)	Medium weight gained (g/day)	Medium weight gained/3 ha (g/day)
Cow	1	4.5	490	283	283
Capybara	18	1.5	35	63	1,134

loes roaming the Amazon region. Instead there are only tapir and a few deer. Nature is telling us something. Large browsers have not evolved in Amazonia, and we should follow nature's hint. Use the Amazon primarily to produce trees, not beef but other meat producing animals more suitable for the region. Already water buffalo have been successful in the Amazon delta region, especially on the Switzerland-sized Marajó island at the mouth of the Amazon. Venezuela is experimenting with the commercial production of capybara, the world's largest rodent (*Hydrochoerus hydrochaeris*), and an Amazonian native (see Ojasti, 1973, Dourojeanni 1985 and Table 2). Capybara meat is highly esteemed. Turtle farming is underway in Belém. Brazil could produce turtle meat without depleting the wild stock of these severely endangered animals. We should also experiment with the local species of deer, tapir, agoutis, and other native animals that might be farmed in a less destructive way than cattle.

The lesson from Rondônia, mentioned above as an example of destruction, is that some uses of the rainforest area are working. Conservationists need to examine some of the successful agricultural projects of Rondônia and see the number of people who have been successfully settled there before they condemn every deforestation project out of hand. In a recent visit to Rondônia, in late 1984, I was impressed by some of the cacao plantations, rice cultivation projects, and even a few of the cattle ranches among many others that were obvious disastrous failures. Those of us who are concerned about deforestation and the conservation of the genetic resources of Amazonia are quick to mention the failures like Fordlândia and the Transamazon colonization, but slow to acknowledge that some projects that have replaced primary forest are in fact working and providing a good living for their owners. These projects are in a minority, but they do demonstrate that some people have mastered techniques to use the fragile Amazon soil. One of the tragedies of rainforest conservation is the gap between conservationist and the agronomist or forester. We need at least need to examine what they have to say to begin planning with them. We must keep informed about which development projects are working, as well as the ones that are not.

The extremists on either side are not helping the eventual cause of either conservation or prudent utilization of resources. Each side needs to begin to learn from the other so that we encourage the wide use of Amazon soils, and strongly discourage the many wasteful and ecologically unsound practices that are now prevalent. At the same time we should create adequate and scientifically planned conservation areas.

As with examples of destruction, a long list of constructive programs could be called to attention; again only a few examples can be cited to indicate the direction in which future development of the Amazon region is more likely to succeed.

The residents of the small town of Tamshiyacu in the Peruvian Amazon, mostly of Indian extraction, have developed an agroforestry system based on a wide diversity of crops and products. An approximately thirty-five year cutting cycle of trees is followed (Denevan et al. 1984; Paitan, in press; Padoch, in press). As a result, these people are extremely well-off in comparison to most rural Amazonians. Their largest crop, the umari (*Poraqueiba*), is a fruit tree that yields throughout most of the cycle but is finally sacrificed as a source of firewood. The Brazil nut trees, which take much longer to grow and yield, are one of the other trees interspersed into the system. They are successfully pollinated in such a mixed forestry system, and they also obtain sufficient nutrients from the soil in this managed forest. Eventually they yield a high quality timber as well. One of the keys to the Tamshiyacu success is a diversity of crops rather than a plantation of one species, something that is much more similar to the natural Amazon ecosystem.

The original indigenous populations on the Amazon were largely riverine floodplain-based cultures, such as the Omagua and Tapajós Indians described by Meggers (1971). They cultivated between the floods, had elaborate storage techniques for preserving food through the flood season, and used the fisheries resources for the river. The riverside soils along white water rivers are different from those of the *terra firme* because of the effect of

TABLE 3. Comparison of flood plain and *terra firme* soils near Manaus, Brazil (Data from F. Magnani based on analysis made at INPA, 18 Nov. 1982).

<i>Sample Habitat</i>	<i>pH</i>	<i>P (ppm)</i>	<i>K (ppm)</i>	<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>Al</i>	
FLOODPLAIN							
401	Ariau-Várzea Floodplain	5.3	70	45	7.0	2.4	0.3
402	Ariau-Várzea Floodplain	5.3	85	62	8.5	2.3	0.3
409	Curuá-Una Floodplain Forest	6.6	65	46	4.5	0.8	0.8
CATTLE PASTURE ON TERRA FIRME							
403	T. Loureiro Cattle Pasture	4.0	2	12	0.3	0.1	2.0
404	T. Loureiro Cattle Pasture	4.0	3	20	0.5	0.2	2.0
WHITE SAND							
405	INPA White Sand Campina	4.7	2	8	0.4	0.2	0.7
TERRA FIRME							
407	INPA Terra Firme Forest (KM45)	3.5	1	8	0.3	0.1	2.8
	INPA Terra Firme Forest (KM45)	3.5	1	12	0.3	0.1	3.0

For comparison the average agricultural requirements for Amazonian soils are given below:

K low = 10 high = 30
P low = 46.8 high = 117
Ca low = 2.0 high = 5.0
Mg low = 0.5 high = 1.0

Al: Above 0.5 is often toxic to plants.

annual flooding, with its deposition of nutrients from the alluvial matter. Table 3 shows a comparison of soils in two areas of floodplains and *terra firme*. The riverside soil is much more appropriate for continued agriculture and is even less acidic.

Recently, various agricultural projects have been established on floodplain areas, following a suggestion made years ago by one of the sages of Amazon development, Felisberto Camargo (1951). The city of Manaus used to have problems with the production of lettuce, chives, and other green vegetables. A continuous production now comes from the floodplain near Iranduba and other similar areas. This is in marked contrast to the complete failure of a city government project on *terra firme* at Iranduba. The Iranduba projects give us a good example of the contrast between production from the floodplain or Várzea and that of *terra firme*.

There are problems with floodplain agriculture, however, and one is the damage to fisheries. Recent work, especially by Goulding (1980) has revealed the large number of Amazonian fishes that are fruit and leaf-eating which mainly take their nourishment in the flood season by swimming through the flooded forest. Because the fishery is

one of the other priceless resources of the Amazon, floodplain agriculture must not be allowed to interfere with the life cycle of some of the most appetizing of all Amazon fishes, by clearing the forest upon which they depend. Consequently, when advocating the use of the floodplain, one must also ensure preservation of adequate areas of forest for the fishes, or even the interspersing of agricultural areas with tree crops that bear fruit eaten by fishes. An analysis of the fruits which the fishes eat shows that many are from trees of considerable utility, such as the rubber tree (*Hevea*), the andiroba (*Carapa guianensis*), a source of timber and medicinal oil, and the jauari palm (*Astrocaryum jauari*), a source of thatching material and fiber. Fields where lettuce is grown interspersed with rubber and andiroba trees will be far less damaging to the fisheries than open fields without trees.

The challenge of the future is to design and ensure implementation of these constructive systems rather than the more destructive ones more often selected. This should involve much more forestry and much less agriculture than is currently being practiced. If some of the region can be rendered productive on a long-term basis to sustain the nourishment and livelihood of the Amazon region,

then other large areas can be conserved in their pristine state for the preservation of the species pool of the region, the maintenance of the fragile soils, and the continuation of the high annual rainfall that is so largely dependent upon the transpiration of the forest.

The type of sustainable use systems mentioned above should be the concern of economic botanists, ethnobotanists, foresters and agronomists among our audience. But all of us can use our discipline in some way to contribute data for the conservation and wise utilization of Amazonia. The systemtists should be pointing out the rare and endangered species, discovering the clusters of local endemics and working out species distributions and frequencies so that informed conservation be carried out. Many of the reserves and National Parks of South America have been set aside because they are areas for which no one has found a use rather than by the use of scientific data. Notable exceptions are the Manú Park in Peru and the reserves in Brazil based on the study by Wetterberg et al., (1976) who analysed centers of endemism of birds (Haffer 1969), butterflies (Brown, 1979) and plants (Prance, 1982).

It is not enough to hide our very interesting data in systematic journals like *Brittonia*, *Caldasia*, *Revista Brasileira de Botânica* or *Acta Botânica Venezuelano*. We must see that these data are made available to the efforts of local and international conservation organizations and especially to the pol-

iticians who ultimately decide on land use matters. The last two decades have seen a great advance in plant systematics in the rainforest countries of South America. Such projects as *Flora Neotropica*, *Flora de Colombia*, *Flora de Venezuela*, *The Flora of Ecuador*, *Projeto Flora Amazônica* and the *Flora of the Guianas* have all been initiated or made significant progress. These are providing the data we need for prudent conservation.

In addition much progress has been made in the understanding of plant-animal interactions and other biological factors which we must understand to present viable plans of conservation (see for example; Bonson, 1985 for Amazon and plants, Goulding, 1980 for fish; Prance, 1985 for pollination; St. John 1985 for mycorrhizae and Terborgh 1985 for primates). More of these types of studies should be encouraged and I hope that we will leave this congress really to gather more data which will convince the world that it is vital to preserve the diversity of species of the Amazon rainforest in such a way that they can still interact and maintain a viable system.

Irrevocable loss *can* be averted in the Amazon region, but every year we get nearer to the brink of losing what will soon be the world's last rainforest paradise. We must use every influence we have as biologists to help in a constructive way to use, but not abuse, one of the greatest resources of the world, the Amazon rainforest.

BIBLIOGRAPHY

- ALCORN, J. B. 1984. Development policy, forests' contributions to commercial productions and resource conservation. *Econ. Bot.* 38: 389-406.
- BALEE, W. 1986. Análise preliminar de inventário florestal e a etnobotânica Ka'apor (MA). *Bol. Mus. Par. Emílio Goeldi, Ser. Bot.*
- BENSON, W. W. 1985. Amazon ant plants. Pages 239-266. *In*: G.T. Prance and T. E. Lovejoy. *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- BOOM, B. M. 1985. "Advocacy Botany" for the Neotropics. *Garden* 9 (3): 24-28, 32.
- BROWN, K. 1979. *Ecologia geográfica e evolução nas florestas Neotropicas*. Thesis. Univ. Estadual de Campinas, São Paulo, 265 pp.
- CAMARGO, F. C. 1951. Reclamation of the Amazon floodlands near Belem. *In*: *Proceeding of the U. N. Scientific Conference on the Conservation and Utilization of Resources (Lake Success, New York, 17 August to 6 sept 1949)*. Vol. VI, Land Resources, pp 598-602, U. N., N.Y.
- DENEVAN, W. M. and C. Padoch (eds.). *In Press*. Swidden fallow agroforestry in the Peruvian Amazon. *Adv. Econ. Bot.*
- DENEVAN, W. M., J. M. TREACY, J. B. ALCORN, C. PADOCH, J. DENSLOW, and S. F. PAITAN. 1984. Indigenous agroforestry in the Peruvian Amazon: Bora Indian management of swidden fallows. *Interciencia* 9: 346-357.
- DOUROJEANNI, J. M. 1985. Over exploited and under-used animals in the Amazon region. Pages 419-433. *In*: G.T. Prance and T. E. Lovejoy (eds.) *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- FEARNSIDE, P. M. 1982. Deforestation in the Brazilian Amazon: How fast is it occurring? *Interciencia* 4: 338-342.
- FEARNSIDE, P. M., and E. Salati 1985. Sem Florestas na próxima década? *Rondônia. Ciência Hoje* 4 (19): 92-94.
- FLEMING, P. 1969. Introduction to 1969 reprint edition of H. W. Bates, *The Naturalist on the River Amazons*. J. M. Dent, Letchworth.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest*. Univertisy California Press, Berkeley, Los Angeles 280 pp.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- IUCN, UNEP, WWF. 1980. *World Conservation strategy*. IUCN, Morges, Switzerland.
- KERR, W. E. and D. A. POSEY 1984. Informacoes adicionais sobre a agricultura dos Kayapó. *Interciencia* 9: 392-400.
- MEGGERS, B.J. 1971. *Amazonia: Man and culture in a counterfeit paradise*. Aldine Atherton, Chicago & New York. 182 pp.

- MODESTO, R. G. 1982. A contribuição do INCRA no processo de ocupação do Território de Rondônia. pp 39-77 *In: Anais do Seminário sobre transmissão e Controle de Doenças no processo de Migração Humana*. Brasília, Centro de Documentação do Ministério de Saúde.
- MYERS, N. 1979. The sinking Ark: A new look at the problem of disappearing species. Pergamon Press, Oxford & New York.
- OJASTI, J. 1973. Estudio biológico del Chiquire o capibara. Rep. Venezuela, Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas, 275 pp.
- PADOCH, C. In Press. The economic importance and marketing of forest and fallow products in the Iquitos region. *Advances Econ. Bot.*
- PAITAN, S. F. In Press. Old swidden fallows at Brillo Nuevo. *Advances Econ. Bot.*
- PANERO, R. 1967. A South American "Great Lakes" system. Hudson Institute Report. HI 788/3-RR. 29 pp.
- POSEY, D. A. 1982. The keepers of the forest. *Garden* 6: 18-24.
- POSEY, D. A. 1984. A preliminary report on diversified management of tropical forest by the Kayapo Indians of the Brazilian Amazon. *Adv. Econ. Bot.* 1: 112-126.
- PRANCE, G. T. 1982. Forest refuges: evidence from woody angiosperms. pp. 137-158 *In: G. T. Prance (ed.) Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PRANCE, G. T. 1985. The pollination of Amazonian plants. Pages 166-191. *In: G. T. Prance and T. E. Lovejoy (eds.) Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- PRANCE, G. T., W. A. RODRIGUEZ, and M. F. DA SILVA 1976. Inventário florestal de una hectare de mata de terra firme Km 30 Estrada Manaus Itacoatiara. *Acta Amazónica* 6: 9-35.
- SALATI, E., T. LOVEJOY and P. B. VOSE 1983. Precipitation and water recycling in tropical rain forests with special reference to the Amazon Basin. *Environmentalist* 3 (1): 67-72.
- SALATI, E. and P. B. VOSE 1984. Amazon Basin: A system in equilibrium. *Science* 225: 129-138.
- ST. JOHN, T. V. 1985. Mycorrhizae. Pages 277-283. *In: G. T. Prance and T. E. Lovejoy. Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- TERBORGH, J. 1985. The Ecology of Amazon primates. Pages 284-306. *In: G. T. Prance and T. E. Lovejoy. Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford.
- WETTERBERG, G. B., M. T. JORGE PADUA, C. S. DE CASTRO and J. M. C. de VASCONCELLOS 1976. Uma análise de prioridades em conservação de natureza na Amazonia. PNUD/IBDF/BRA 45. Série Técnica 8. 62 pp.
- WETTERBERG, G. T., G. T. PRANCE and T. E. LOVEJOY 1981. Conservation progress in Amazonia: a structural review. *Parks* 6 (2): 5-10.

POSTLUDE

One of the most exciting aspects of the IV Congreso Latino Americano de Botánica is the obvious growing interest in both conservation and its sustainable use systems. The fact that so many young biologists of the region are taking up research projects and interest in these fields means that there is hope for some of the remaining rainforests of Amazonia and the diversity of species which they contain. It was not only exciting to see a "sesión técnica" of the congress devoted to conservation on the program but to find out that it was well attended by participants and that a lively discussion of the papers took place. It also contained a wide range of topics showing that conservation is no longer the realm of a few "eco freaks" but is the subject of serious scientific research, well designed programs of such organizations at IUCN/WWF and Nature Conservancy, and considerable computerized data banks.

Sustainable use systems featured throughout the congress program, some especially interesting

and promising examples were presented from México and Brazil (Zizumbo; Contreras et al.; Sanabria-Diago; Gispert and Gomez; Anderson and Gély). These papers indicate the value of detailed studies of indigenous ecology and management techniques and their superiority to many of the systems that contemporary culture is imposing on the region. What can learn from such indigenous agroforestry techniques is much more likely to lead to a locally designed technology that is much more appropriate for tropical rainforest areas. There is a desperate need for land use systems that yield continually cut new areas of forest each year. I am sure that the congress will encourage greater emphasis on research in both conservation and utilization, and hope that those interested in both areas will collaborate closely. Equally important is the publicity of this work to legislatures, the financial community and other influential people.

Nota del Editor: El autor de esta conferencia, Dr. G. T. Prance, envió este anexo en el cual incluye algunos comentarios resultantes de su participación en el Congreso. Los anexamos con gusto dado su importante contenido.

BIBLIOGRAPHY

- ANDERSON, A. B. 1.c. Use and management of floodplain forests in the Amazon estuary.
- CONTRERAS, A. 2. c. Uso y manejo del bosque entre los P'urhépecha, Michoacán.
- GISPERT, M. 1.c. Saber tradicional y aprovechamiento de recursos vegetales, en una zona tropical-húmeda del sureste de México, Balzapote, Veracruz.
- SANABRIA-DIAGO, O. L. Uso y manejo tradicional del recurso florestal en la comunidad Maya de Xul, Yucatán, México.
- ZIZUMBO V., D. El manejo de la diversidad una estrategia de la agricultura mesoamericana.

MONITOREO GLOBAL DE BOSQUES TROPICALES MEDIANTE SATELITES: ESTADO ACTUAL

Por *Lorrain Giddings*¹

y *Juan Chávez-Alarcón*²

INTRODUCCION

El problema de la devastación de los bosques tropicales ha sido evidente a los especialistas en las últimas décadas. El proceso ha tenido una aceleración de tal magnitud que fue también obvio a muchas otras personas cuando el mundo comenzó en la era espacial. En los primeros vuelos tripulados y durante los comienzos de la nueva tecnología de percepción remota (teledetección) surgió la esperanza de poder cuantificar el proceso para advertir a todos la gravedad del problema. Sin embargo, hasta la fecha el mundo no cuenta con ningún sistema de monitoreo de los bosques tropicales, a pesar del consenso y experiencias, tanto de los especialistas como otros profesionales, de su necesidad y de su factibilidad. Por "monitorear" los autores quieren decir "seguir los cambios globales de la vegetación que ocurren en la escala de pocos años"; en la práctica, este "cambio" significa la deforestación, ya que los cambios naturales (con pocas excepciones) requieren décadas y siglos.

Este artículo presenta varias consideraciones al respecto. Después de ver los fallidos intentos de las Naciones Unidas, los autores presentan los problemas técnicos que implican tal monitoreo, incluyendo el problema grave de datos de campo. Después de indicar que ya no esperan un monitoreo del tipo inicialmente visualizado por los expertos, basado en los satélites como Landsat, los autores presentan ideas para un monitoreo global basado en los nuevos satélites meteorológicos NOAA. Por ser más

económico, éste presenta mejores posibilidades de implantación, ya que implica menor costo operacional y más flexibilidad, aunque con las desventajas de menor precisión. Finalmente, presentan sus experiencias y las de un grupo de la NASA en el desarrollo del mismo.

EXPERIENCIA GLOBAL SOBRE EL MONITOREO DE VEGETACION TROPICAL

Grainger (1984) presenta un resumen sobre los esfuerzos de la ONU hacia un monitor global en las siguientes palabras:

La necesidad de un programa de monitoreo basado principalmente en el uso de datos de satélites fue reconocido en la Recomendación 25 de la Conferencia sobre el Ambiente Humano de Estocolmo de 1972, y ha sido reafirmado por UNEP (FAO 1980)... FAO y UNEP, siguiendo la recomendación, concordaron en 1973, en formular tal programa de monitoreo. El subsecuente Informe de Formulación (FAO 1975) visualizó un programa centralizado llevado a cabo por un equipo de especialistas, quienes en la primera fase de cinco años: obtendrían la cobertura de los bosques tropicales que servirían como base para el monitoreo subsecuente; estudiarían los cambios en cobertura de bosques tropicales para los anteriores 10 o 20 años mediante estudios de varias áreas de prueba; prepararían un plan para actividades futuras de monitoreo (se consideró como adecuada una frecuencia de monitoreo de cinco años); y harían ciertas investigaciones aplicadas dirigidas a la adaptación de técnicas automatizadas de análisis de imágenes para las necesidades del programa. Lanly (1981) fue publicado como

1,2 INIREB, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos 91000, Xalapa, Veracruz, México.

parte de GEMS (Sistema de Monitoreo Ambiental en Escala Global) de UNEP, y parece que fue para llenar los objetivos de la primera fase de este programa, aunque solamente la mitad del área del bioma ha sido estudiada mediante técnicas de la percepción remota.

El proyecto piloto de Benin, Togo y Cameron (FAO 1980) topó con varias dificultades. Se progresó muy poco en el desarrollo de metodología y técnicas para el sistema continuo de monitoreo. Tales experiencias condujeron a FAO a recomendar cambiar a un monitoreo descentralizado, en el cual los departamentos nacionales de silvicultura establecieran sus propias facilidades para el análisis de imágenes Landsat, para luego informar a la FAO sobre los resultados de sus propios sistemas de monitoreo. También se recomendó el análisis de versiones fotográficas de imágenes Landsat para eliminar la dependencia en computadoras que implica el análisis de imágenes digitales.

La posibilidad de éxito de tal estrategia es dudosa. La mayoría de los países tardarían 10 ó 20 años en establecer centros de análisis de imágenes que funcionaran en forma adecuada. Dadas las magnitudes de los cálculos actuales de la velocidad de deforestación tropical, la preocupación mundial para cuantificar el problema, y la necesidad de políticas mundiales para controlarlo, es evidente que la propuesta original (FAO 1975) es la más apropiada.

HISTORIA PERTINENTE DE LA ERA ESPACIAL

La Era Espacial está basada en el trabajo de los pioneros en cohetes de varias nacionalidades. Las primeras tomas de la tierra mediante cohetes científicos entre 1945 y 1955 ya mostraron las posibilidades de las imágenes sinópticas tomadas desde el espacio. La mayoría de los cohetes fueron usados para el estudio del Sol y aspectos astronómicos, pero las pocas fotos de la Tierra desde gran altura dejaron claro las posibilidades de usar vistas sinópticas para estudiar fenómenos terrestres, incluyendo su vegetación (Giddings 1980b).

El lanzamiento de Sputnik en 1957 señaló la apertura de la era espacial, y el lanzamiento de los primeros satélites meteorológicos en 1960 abrió por primera vez el monitoreo de la superficie de la Tierra y las nubes, o sea, un registro de sus cambios. Los primeros satélites meteorológicos no servían más que para ver las nubes, pero ésto era evidentemente cuestión de resolución espacial y espectral, o sea, las dimensiones de las áreas que se podrían discriminar, y la diferenciación de áreas del espectro electromagnético (o sea, del "color", incluyendo los que no son visibles al ojo del hombre).

La primera vez que se pudo ver la superficie de la Tierra en buena forma fue de las fotos tomadas por los astronautas de los vuelos Géminis, ensayando la tecnología para ir a la Luna. Los astronautas

tenían cámaras fotográficas de 35 mm y de 70 mm de color. Tomaron fotos por las ventanillas de todo lo que les interesaba, produciendo un tesoro de imágenes, que hoy en día todavía no se puede superar en belleza.

Siguieron los vuelos Apolo con adelantos de tecnología, refinamiento de lentes, y algunos experimentos sobre la fotografía multispectral (bancos de cámaras fotográficas, cada una con película y filtro diferente). Comenzaron también con radiómetros barredores multispectrales, los cuales producían imágenes en cintas que podrían ser estudiadas mediante computadoras. Siguió progresando la tecnología, conduciendo a esa magnífica nave espacial, SKYLAB, que permitió probar varias nuevas tecnologías y la toma de miles de imágenes, tanto fotográficas como digitales. Hoy en día, los transbordadores están siguiendo en la misma línea, tomando más imágenes y probando nuevas tecnologías.

Los técnicos de la NASA habían comenzado con la tarea de diseñar y construir un satélite específicamente para estudiar la superficie terrestre. En 1972 lanzaron el satélite no tripulado ERTS-1 (Satélite para medir Recursos Terrestres). La serie fue renombrada LANDSAT, y hoy en día contamos con LANDSAT-4. Su propósito es el de estudiar varios aspectos de la faz de la Tierra, y el más importante de ellos es la vegetación, tanto natural como cultivada. Su resolución de 60 metros (diámetro de los píxeles, puntos de la imagen) permite ver con buen detalle la agricultura extensiva en zonas templadas, y en las zonas de vegetación natural como bosques, sabanas, desiertos, etc.

En México Soto et. al. (1978) hizo pruebas de su eficacia en las zonas tropicales del Estado de Veracruz. Ese estado se extiende aproximadamente en 5 grados de latitud y comprende altitudes desde 0 hasta 5000 m.s.n.m. En este se encuentran casi todas las zonas climáticas del país. Su objetivo era desarrollar una técnica de monitoreo para poder entender y medir los fuertes y rápidos cambios ya en proceso. Las alteraciones son tan rápidas en esas zonas que los métodos clásicos, de por sí muy lentos, no daban resultados satisfactorios. Ella encontró, como muchos otros después, que esta nueva herramienta sirve para las zonas tropicales. Aunque hubo zonas que no se distinguían bien, ella pudo diferenciar los tipos de vegetación con bastante precisión. Otros han reportado que no sirve para calcular volúmenes de madera (Colwell 1983), y hay zonas transicionales que no se distinguen muy fácil, simplemente porque son graduaciones, pero en general son útiles para lo que se quiera ver.

El último Landsat ya tiene un sensor más fino, el Mapeador Temático, y ya existe el SPOT, satélite francés de recursos terrestres. Los dos cuentan con píxeles de 10 y 20 m de resolución y varios otros adelantos técnicos.

Así, todos nos hicimos la ilusión de hacer un monitoreo global de los bosques tropicales. La tecnología es adecuada para la tarea; existen los satélites; existe una gran necesidad. Pero la triste realidad es que todavía no se hace un monitoreo de los bosques tropicales.

PROBLEMAS TECNICOS

Las ideas anteriores de monitoreo mundial dependían en gran parte de la disponibilidad de las imágenes Landsat de todo el mundo, y de las posibilidades de contar con imágenes repetidas de la misma área en distintas fechas. La resolución de 60 m del pixel de Landsat permite divisar media hectárea a la vez, con lo cual sería perfectamente factible seguir la deforestación. Es aún más factible con el nuevo sensor, el Mapeador Temático de Landsat y con los magníficos datos del satélite francés SPOT, lanzado este año.

Desgraciadamente, estas bondades de los satélites traen sus desventajas fuertes en la práctica, dada la desigualdad de recursos financieros y de computación en el mundo. La simple compra de las imágenes es problema fuerte, exacerbado por las alzas súbitas de precios de adquisición de las imágenes. A la vez el análisis de imágenes es intensivo en memoria de computadora: cada imagen Landsat requiere muchos megabytes de memoria para su almacenamiento, y el análisis de esas cantidades de datos es lento. Tomando en cuenta que cada escena de Landsat sólo cubre un área de 160 km x 160 km aproximadamente, el problema no es trivial; y con la mayor resolución del Mapeador Temático y de SPOT, el problema es aún más fuerte.

Cuantitativamente se puede apreciar el problema aún mejor. Según Lanly (reportado por Grainger, 1984), para 1980 había 613,000,000 hectáreas de bosque húmedo tropical en América Latina; 204,000,000 en Africa, y 264,000,000 de Asia y la región pacífica, sumando un total global de 1,081,000,000. Los píxeles de MSS de Landsat cubren 0.6 ha cada uno, y los del Mapeador Temático y de SPOT son mucho más pequeños. En las imágenes, cada pixel está representado por un byte en cada canal espectral (4 para MSS de Landsat; 3 para SPOT, 7 para Mapeador Temático). Es evidente que la cantidad de datos de las imágenes es de magnitud considerable.

Muchos creen que, de alguna manera, los sistemas computarizados son mágicos, o por lo menos más inteligentes que la mente humana. Así, hay quienes afirman que una vez teniendo las firmas espectrales universales almacenadas en computadora, se puede proseguir a un análisis automático de una escena. La verdad es que las bondades de las computadoras son grandes, pero no son éstas. Son herramientas para ayudar al humano a hacer un

análisis, pero en ausencia de dicho humano, casi no puede hacer nada de utilidad.

Un punto fuerte de la computadora es su habilidad de distinguir "colores", o sea, combinaciones espectrales (incluyendo regiones del espectro electromagnético no perceptibles por el ojo humano, como es la región espectral del infrarrojo cercano). Pero las texturas, fácilmente entendibles por el ojo humano son "invisibles" a la máquina. Si bien hay algunos programas que hacen cálculos sobre texturas, son muy poco difundidos y muy limitados en utilidad. La persona que realiza análisis visual de imágenes hace gran uso de las texturas (apariencia general) que presentan las áreas para decidir en qué consisten.

Lo mismo se puede decir de otra información "espacial" de una imagen. Un humano de inmediato reconoce caminos, áreas redondas (como de riego automático en círculos), cultivos con bordes de líneas rectas, ríos y otros rasgos de formas características. Casi nada de esto es reconocible automáticamente (aunque sí como tema de investigaciones por científicos en la llamada "inteligencia artificial").

Sólo es necesario reconocer que las computadoras en la actualidad son simplemente ayudas a la inteligencia humana para hacer sus análisis. De ahí que no se pueda esperar gran cosa del análisis automatizado. La regla general es que si el humano puede reconocer una formación vegetal, es bien posible que la máquina la puede distinguir; pero formaciones que distingue la máquina, que no puedan ser distinguibles por la persona son demasiado raras. Un buen usuario jamás acepta una categoría producida por la máquina que él no pueda verificar a simple vista.

DATOS DE TIERRA: "GROUND TRUTH"

A pesar de la suposición de muchos, el análisis de las imágenes de satélite no es obra aislada de computación. Hay necesidad real de datos de tierra, a tal extremo que como regla general, si uno hace un análisis sin ellos, los resultados padecen de errores serios. Uno puede tener mayor o menor necesidad de datos de tierra, y para monitores de deforestación, no es evidente el nivel de datos de tierra que se necesita. En algunos casos puede ser posible verificar una reciente deforestación, pero una deforestación de bosque húmedo de unos cinco años muy probablemente no podrá distinguirse sin ambigüedades.

Para un monitoreo mundial, esto también presenta problemas muy reales. El nivel de utilidad de los resultados se ve afectado por el nivel de datos de tierra. En muchos casos se pueden sustituir informes de observaciones de otros, o de fotos

aéreas, y otros datos por el estilo. Pero de todas formas, la información de campo es necesaria y es un verdadero problema para un monitoreo global de los bosques tropicales.

HASTA AHORA, NO HAY MONITOREO

Hasta aquí no hay concepto mencionado que no fuera del conocimiento de los que querían establecer el monitoreo global, quienes tomaron en cuenta todos estos factores y otros. Sin embargo, no hay monitoreo global. ¿Por qué? Después de todo, el costo no es exorbitante, aunque ninguno anticipó los problemas financieros que alcanzarían los organismos internacionales; y dada la importancia del tema y el costo futuro de descuidarlos, el precio parecía aún menos en términos reales. Los problemas técnicos tampoco parecían insuperables (y no lo parecen todavía). Ni siquiera son tan difíciles los problemas de datos de tierra, pero mientras no se resuelvan los anteriores (obtención de imágenes, preparación de datos de base, etc.), no se puede ni evaluarlos.

Para los autores, es evidente que no va a haber un monitoreo en los términos que hace diez años visualizamos. Simplemente, no existe la voluntad política que lo permita. Pero sí seguirá existiendo la necesidad urgente, y aun un gran consenso entre los científicos de dicha necesidad, así que vale la pena seguir avanzando hacia algún tipo de monitoreo. El tema simplemente es de tanta importancia y urgencia que no se puede descartar.

Paradójicamente, los avances recientes en la computación han quitado muchas de las trabas técnicas anteriores. Los adelantos técnicos son tan vitales que la potencia moderna de computación suele estar al servicio inclusive de los países con problemas económicos. Las computadoras grandes ya se han miniaturizado casi sin sacrificio de potencia ni velocidad. Lo que antes ocupaba un salón especial con control de clima, ahora cabe en un escritorio, con igual memoria. La memoria de disco es mayor y más barata. Las nuevas microcomputadoras ya son compatibles con las grandes; las microcomputadoras de hace tres años ya parecen ser juguetes. Sistemas operativos y lenguajes de alto nivel son notablemente mejores. Lo más asombroso de todo son los discos láser intercambiables que ya tienen 600 Megabytes en cada disco. Los costos también bajaron notablemente.

UN NUEVO ENFOQUE SOBRE MONITORES

A pesar de los problemas hasta la fecha, sigue la imperante necesidad de un monitoreo. Asumiendo que no va a haber un monitoreo internacional de bosques tropicales basado exclusivamente en Landsat, la tarea es diseñar otro tipo de monitoreo.

Debe ser más económico, susceptible de hacerse con o sin la participación de una agencia internacional, y con o sin la participación activa de profesionales de cada país tropical, aunque es evidente que se necesita colaboración de personas interesadas de algunos de estos países.

Los autores sugieren el uso de un monitoreo a varios niveles. El primero sería bastante general, basado en los satélites meteorológicos. Sería apoyado por muestreo de áreas críticas mediante Landsat y SPOT, y por otros datos que estuvieran disponibles. A continuación se presentan las bases y las características de tal monitoreo, y algunas de las primeras experiencias hechas por el autor y por el grupo de Tucker de la NASA.

SATELITES METEOROLOGICOS NOAA

La fase de un monitoreo grueso utilizaría los datos de los satélites de la serie TIROS-N/NOAA 6... Estos son satélites de órbita polar que rastrean el mundo diariamente, una vez en el día y una en la noche. A diferencia de los satélites meteorológicos anteriores, tienen una resolución de 1 km (diámetro de pixel), y una resolución espectral de cuatro o cinco canales, como es mostrado en la tabla. Existe un archivo de los datos diurnos y nocturnos disponibles para cualquier usuario pagando únicamente el costo de copiado. Para fines meteorológicos, su uso primordial, la resolución de 1 km no es necesario, así que están degradados a 4 km para su archivo, los cuales ocupan, solamente 6 por ciento de los datos originales. Sin embargo, en la práctica, dados los recursos para grabar y transformarlos, los datos de 1 km pueden ser captados y usados para un monitoreo o para otros fines. Los datos de archivo están registrados en longitudes y latitudes, y

Tabla 1. Características y Status de los Sistemas (Justice *et al* 1985).

TIROS-N, lanzado octubre de 1978, subvencionado por NASA, prototipo.				
NOAA-6, lanzado en junio de 1979, subvencionado por la NOAA.				
NOAA-7, lanzado en junio de 1971, subvencionado por la NOAA.				
NOAA-8, lanzado en marzo de 1983, subvencionado por la NOAA.				
NOAA-9, lanzado en diciembre de 1984, subvencionado por la NOAA.				
Angulo de cobertura	55.4°			
Cobertura lateral	27,000 km			
Inclinación de órbita	98.8			
Altura	833 km			
Período	102 min.			
Campo de visibilidad	1.39-1.51 mrad.			
Resolución en tierra	1.1 km (nadir)			
Hora de cruzar el Ecuador	Desc.	Asc.		
	07.30	19.30 (NOAA-6 and NOAA-8)		
	14.30	02.30 (NOAA-7 and NOAA-9)		
Canales espectrales	1	2	3	4
Cobertura, micrones	0.58-	0.725-	3.55-	10.3-
	0.68	1.1	3.93	11.3
			12.5*	

* No incluido en NOAA-6 y NOAA-9

pueden ser reproducidos automáticamente en proyección polar o de Mercator, así que técnicamente no se requiere de un exceso de preprocesamiento para su uso, cualquiera que éste sea.

Los varios canales espectrales presentan la posibilidad de ser utilizados para fines de monitoreo de la vegetación. La NASA subvencionó la preparación de índices de vegetación con base en ellos, los cuales están explicados en el manual publicado por la misma NOAA (Hunalt, 1983). Dan una visión sinóptica de la vegetación captada por el satélite. Los índices, actualmente preparados en forma operacional por la NOAA, están sometidos a un proceso de sustitución de píxeles por un período de una o dos semanas para eliminar las nubes; si por lo menos una vez en el período, un píxel está desprovisto de nubes, se tendrá un valor que indica la vegetación en ese punto. Desgraciadamente, el producto operacional está degradado a resolución de 16 km, así que es demasiado grueso para servir como monitoreo, pero nos da una base para probar la técnica sobre áreas muy grandes.

MONITOREO SINOPTICO DE LA VEGETACION

Lo interesante del monitoreo que aquí se propone es su capacidad de distinguir zonas con vegetación con resolución espacial relativamente baja y con resolución espectral menor que los Landsat. Es evidente que sirve para medir, en forma muy gruesa, la presencia o ausencia de vegetación, y hasta cierto punto, alguna medida de su "fuerza" o concentración. También es evidente que la posibilidad de repetir el análisis en varias épocas puede aclarar muchos aspectos de su dinámica, o sea, su fenología (Justice *et al* 1983). Lo que no es de inmediato evidente es su capacidad de distinguir subdivisiones de grupos de vegetación.

Tucker *et al* (1985) y Justice *et al* (1985) reportaron una clasificación de vegetación para Africa basada en imágenes NOAA. Utilizaron la misma técnica de NOAA para producir sus imágenes de Índice Normalizado de Vegetación, pero emplearon períodos de tres semanas en vez de una semana para eliminar las nubes, debido a que el problema de nubes es más persistente en las áreas tropicales que las templadas. Tomaron ocho imágenes y calcularon para cada una de las imágenes los dos componentes principales (técnica para concentrar la información en pocas imágenes) y con base en éstas últimas se hizo la clasificación. Es muy evidente que las clases de vegetación resultante siguen las líneas de zonación de Africa, que se observan en los mapas de vegetación que se conocen para ese continente (UNESCO 1983).

Los autores han trabajado con equipo menos sofisticado (con posibilidad de uso en los países en desarrollo), encontrando las mismas concordancias con los mapas de vegetación existentes para

Suramérica. Utilizan las imágenes de índice de vegetación ya preparadas por la NOAA a 16 km de resolución por períodos de una sola semana, lo cual no elimina la posibilidad de contaminación de algunas áreas por la persistente nubosidad típica de las zonas tropicales húmedas. Mediante la misma técnica de componentes principales y subsecuente clasificaron con base en imágenes del primer y segundo componente, se producen clasificaciones de las grandes zonas de vegetación.

De los resultados obtenidos es muy evidente que son distinguibles muchas de las principales zonas de vegetación que aparecen en el mapa más reciente que se usó como punto de comparación (UNESCO 1981). Sin embargo, la zonación de la vegetación sudamericana es bastante más complicada que la africana, así que los autores están trabajando para establecer los límites de confianza de la técnica.

Hay varios problemas encontrados por ambos grupos que merecen mención. No hay antecedentes de este tipo de trabajo que utilice datos de tan baja resolución en grandes zonas. Sus ventajas operacionales son evidentes, pero el efecto de "píxeles mixtos" en estas escalas es un problema nuevo. Si bien tienen la ventaja de ser datos observados (mientras que los mapas tienen datos muchas veces inferidos), la mezcla de varios tipos de vegetación dentro de un solo píxel es una limitante que no se ha encontrado en los estudios con satélites como Landsat, cuya resolución de píxeles es mayor.

En la fase actual se puede afirmar que las formaciones vegetales, definidas principalmente por variables climáticas, no son bien distinguidas por estas técnicas, pero las caracterizadas fundamentalmente por diferencias de forma de vegetación o por su estacionalidad sí lo son. Por ejemplo, no se pueden distinguir las formaciones "bosque hiperhúmedo" del "bosque muy húmedo" del mapa de Sur América (UNESCO, 1981); esos son más distinguibles de formaciones adyacentes como la "pradera arbolada" y otras. Sin embargo, los límites geográficos que se obtienen en general difieren notablemente de los límites observados en los mapas. Todavía no se pueden explicar estas diferencias, aunque se tiene cierta confianza en los datos debido a que son observados.

Ambos grupos tienen intenciones de seguir estudiando estas diferencias, empleando en el futuro datos de mayor resolución espacial. Se sabe que un tamaño de píxel de 8 km representa un aumento real de cuatro veces en la resolución. Esto se debe a que un píxel de 16 km requiere de cuatro píxeles de 8 km. De los datos de archivo se pueden utilizar los de píxeles de 4 km, que representa un notable aumento de precisión, o con datos tomados directamente del satélite de 1 km. Existen otros problemas inherentes en el estudio de grandes áreas, como el de las proyecciones cartográficas

adecuadas, que complican los conceptos sencillos, y estos requieren de más estudio.

Por la naturaleza misma de las investigaciones, hay que esperar para poder evaluar los datos de satélite meteorológicos para el monitoreo sinóptico de la deforestación tropical. Se puede anticipar que por lo menos servirán de base estadística real de un monitoreo, es decir, servirán como una imagen de referencia práctica para poder ubicar los datos derivados de estudios más detallados de cualquier naturaleza, y para extrapolar de ellos. Pero la esperanza es que tengan más bondades para permitir indicar con más detalle las condiciones locales, lo cual contribuiría enormemente a una mejor cuantificación de la deforestación tropical.

CONCLUSION

Por hechos muy evidentes, y a pesar de las palabras en contra, la deforestación acelerada es la política imperante en todos, o en casi todos, los países tropicales. Los autores consideran que esta situación presenta peligros para todos los países, y más aún a la humanidad, debido a las consecuencias desconocidas que trae a ambas escalas.

De ahí, existe la necesidad urgente de un monitoreo de la deforestación. Por lo menos, se debe poder saber en qué grado y con qué velocidad está progresando para poder entender sus consecuencias. La preocupación es compartida entre personas de todas las disciplinas científicas que están acostumbradas a estudiar la Tierra en forma cuantitativa, y por todas las personas cultas que se preocupan de

los cambios irreversibles que pueden amenazar a nuestro planeta.

Este artículo está enfocado en las perspectivas de los especialistas en la percepción remota. A ellos, a pesar de sus ilusiones de hace una década, parece evidente que en la práctica no hay probabilidades muy altas de utilizar toda la potencia de sus técnicas para monitorear el fenómeno de la deforestación mediante los satélites de alta resolución. Es cierto que el precio no es exagerado, dada la importancia del tema, y que la tecnología ya es adecuada a la tarea. Sin embargo, es igualmente patente que no es una prioridad real, ni de instituciones internacionales, ni tampoco de ningún (o casi ningún) país tropical.

Debido a lo anterior, los autores plantean un sistema de monitoreo más modesto que a la larga tiene más posibilidades de realizarse. Tal monitoreo sería en un primer nivel grueso mundial a base de satélites meteorológicos. Se suplementaría con muestreo a mayor resolución mediante otros datos para lugares críticos; tales serían estudios con Landsat y SPOT e información local suministrada por botánicos, ecólogos, expertos en silvicultura y otros especialistas. El monitoreo que se propone, por ser más modesto en costos, tiene más posibilidades de realización por grupos independientes de investigadores.

Por último, fueron enfocados los trabajos de investigadores de la NASA en las aplicaciones de satélites meteorológicos para estudiar la vegetación de la Tierra, y los estudios de los autores enfocados en la vegetación de América Latina por los mismos satélites.

BIBLIOGRAFIA

- COLWELL, R. N. (ed.). 1983. *Manual of Remote Sensing*, 2nd ed., vol. 2, 2269. American Society of photogrammetry, Falls Church, EE.UU.
- FAO. 1975. *Formulation of a Tropical Forest Cover Monitoring Project*. FAO/ UNEP, Rome.
- FAO. 1980. *Global Environment Monitoring System: Pilot Project on Tropical Forest Cover Monitoring, Benin-Cameroon-Togo, Project Implementation: Methodology, Results and Conclusions*. FAO/UNPE, Roma.
- GIDDINGS, L. 1977. *Bolivia from Space: Images and Other Information from Satellites, with Catalogs*. PB262889/AS, NTIS, Washington, EE.UU.
- GIDDINGS, L. 1980. *Transformaciones de Imágenes Landsat para Aplicaciones Botánicas*. *Botánicas, Bióticas* 5 (4), 199-205.
- GIDDINGS, L. 1980. *México desde el Espacio*. INIREB, México, D. F.
- HUNALT, G. 1983. *Global Vegetation Index Users Guide (con revisiones subsecuentes)*. SDS, NCC-NESDIS, National Oceanic and Atmospheric, Agency, Washington, EE.UU.
- GRAINGER, ALAN. 1984. *Improving the Monitoring of Deforestation in the Humid Tropics*, 387-395.
- JUSTICE, C. O., J. R. G. TOWNSHEND, B. N. HOLBEN, y C. J. TUCKER. 1985. *Analysis of the Phenology of Global Vegetation using Meteorological Satellites*. *International Journal of Remote Sensing*, 6, 1271-1318.
- LANLY, J. P. (ed.). 1981. *Tropical Forest Resources Assessment Project (GEMS): Tropical Africa, Tropical Asia, Tropical America (4 vol.)* FAO/UNEP, Roma.
- SOTO, M., F. LOZANO, C. MEJIA, J. A. DIEZ y M. MEDINA. 1978. *Mapping Tropical Vegetation Zones in the State of Veracruz, México*. *Proc. Twelfth Int. Symp. on Remote Sensing of the Environment: 1871-1882*.
- TUCKER, C. J., J. R. G. TOWNSHEND, T. E. GOFF. 1985. *African Land-Cover Classification using Satellite Data*. *Science* 227, 369-375.
- UNESCO. 1981. *Mapa de la Vegetación de América del Sur, con su Nota Explicativa*. París.
- UNESCO. 1983. *Mapa de la Vegetación de Africa, con su Nota Explicativa*. París.

Nota del Director

Este número reúne las conferencias magistrales dictadas durante el IV Congreso Latinoamericano de Botánica, realizado en Medellín en el presente año.

La realización de dicho evento en nuestro país y la brillante participación de la delegación colombiana demuestran que una labor científica seria y continua, como la de nuestros botánicos, permite mantener niveles científicos internacionales aun en condiciones de escasez económica y conmoción social como las que ha padecido la República en los últimos 50 años. Justamente es en este período cuando la taxonomía ha tenido mayor desarrollo con la creación del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional, núcleo científico principal y sede del Herbario Nacional.

Es de anotar cómo en este mismo Instituto la definición sistemática está ya dando fundamento a la investigación de la fisiología de las plantas, haciendo posible su manejo genético y dando pie a un futuro uso económico del extraordinario fitopatrimonio de nuestro territorio. Estas nuevas líneas de desarrollo científico requerirán un esfuerzo universitario mucho más grande que el realizado hasta ahora si queremos alcanzar el nivel de los países más adelantados. Ojalá sirva este evento y la celebración del cincuentenario del Instituto para que el Estado y el sector privado resuelvan dedicar a las labores científicas los recursos indispensables para que el sistema productivo pueda desligarse de la tutela técnica que lo determina actualmente.

La edición y revisión de estas conferencias estuvo a cargo del eminente botánico, académico Enrique Forero, a quien agradecemos su excelente labor.

JULIO CARRIZOSA UMAÑA