

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 poseer 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.

<i>Lugar</i>	<i>No. de Spp en 1 ha.</i>	<i>No. total de Spp en la parcela medida. (tamaño de la parc. (ha.))</i>	<i>No. de árboles (lianas) en 1 ha.</i>
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)
Sureste de Asia.			
Rengam, Malaya ²	227 ³		548
Gunung Mulu, Saravak ⁴ aluvial	223(+ 2 espec. perdi- das).		615
Gunung Mulu, Sarawak ⁴ dipterocarp	214(+ 24 espec. perdi- das).		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						

Neotrópicos ²								
Curundu, Pan.	42	90	24	30	286	59	52	1830
Cocha Cashu, Perú	49	162	43	57	359	79	77	2000
Jauneche, Ecu.	38	96	44	30 (+ 1)	435	123	62(+ 1)	1855
Manaus, Braz. (+ 2 indet.)	31	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 epífitas 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 flóruas locales completas (de Gentry y Dodson, 1987).

<i>Clases de Hábito</i>	<i>Santa Rosa, C.R.</i> No. %	<i>Jauneche, Ecu.</i> No. %	<i>BCI, Panamá</i> No. %	<i>Río Palenque</i> 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.

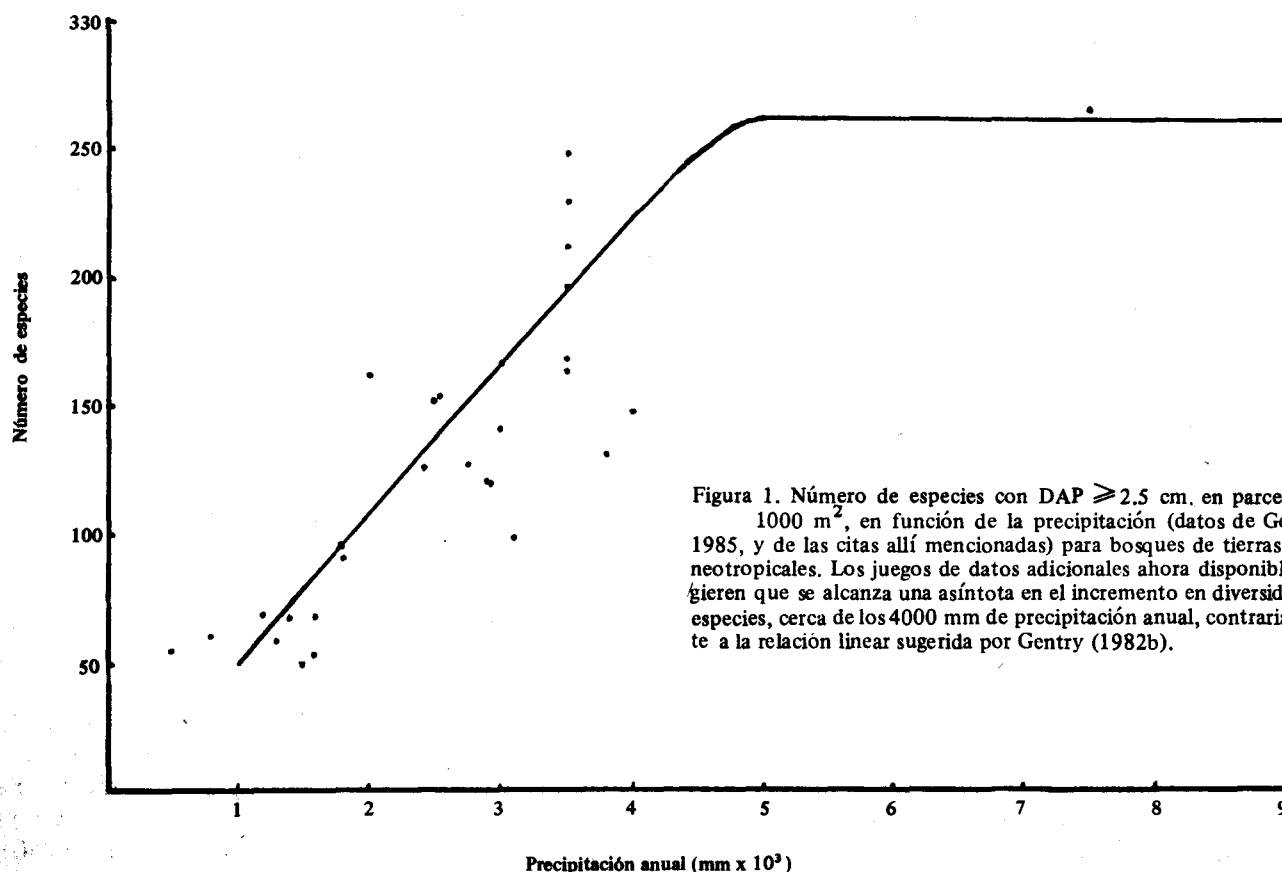


TABLA 4
Grado de coincidencia entre diferentes parcelas de 1000 m² en tipos de bosques en el área de Iquitos.

	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 Dipterocarpaceas 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 Dipterocarpaceas, poseen mecanismos de nutrición inusuales (fijación de nitrógeno en *Mimosoideas* y *Papilionoideas*, y micorrizas ectotróficas en *Cesalpi-noideas* y *Dipterocarpaceas*) (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 sincronizados.

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 contruidos 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 derivados 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.

	Neotrópicos											Africa			Asia	
	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 África Central aún en mayor medida que las Dipterocarpaceae en los Asiáticos. Los bosques del Oeste de África 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 *Cedrela* (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>
<i>Jessenia bataua</i>	1	38	Frutos oleaginosos (Balick 1981, 1982)
<i>Hevea</i>	2	24	Látex con caucho
<i>Mauritia</i> (2 spp.)	5,20	30	Fruto comestible; excelente sabor en helados
Myristicaceae (13 spp.)	8, 10, 12, 13, 18, > 30	83	Madera para triplex
Sapotaceae (16 spp.)	6, 27, > 30	49	Fruto comestible (<i>Pouteria caimito</i> , algunos <i>Chrysophyllum</i> , <i>Manilkara</i>); madera
<i>Manilkara</i> (3 spp.)	27 (tie), > 30	9	Látex para goma de mascar
Moraceae (15 spp.)	9, 27, 27 (tie), > 30	47	Látex (ver también <i>Brosimum</i>)
<i>Brosimum</i> (3 spp.)	27, 27 (tie), > 30	11	madera; semillas comestibles
<i>Brosimum utile</i>	27 (tie)	5	Látex potable y para goma de mascar; corteza usada para telas
<i>Byrsonima</i>	27 (tie)	5	Fruto comestible (algunos spp.)
<i>Inga</i> (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
<i>Couma macrocarpa</i> K	> 30	3	Látex potable; fruto comestible
<i>Aspidosperma</i> (6-7 spp.)	13, 24, > 30	19	Madera dura; remos
<i>Parahancornia</i> (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)
<i>Caryocar glabrum</i>	> 30	1	Semilla comestible
<i>Caryodendron</i> (?)	> 30	2	Semilla oleaginosa
<i>Rheedia</i>	> 30	2	Fruto comestible
<i>Persea</i> (? 2 spp.)	> 30	3	Fruto comestible
<i>Eschweilera</i> (4 spp.)	> 30	6	Semillas comestibles
<i>Dialium guianense</i>	> 30	1	Fruto comestible
<i>Hymenaea</i>	> 30	1	Fruto comestible
<i>Pourouma</i> (2 spp.)	> 30	6	Fruto comestible
<i>Euterpe</i>	> 30	1	Palmito; fruto para bebida
<i>Scheelea</i>	> 30	1	Fruto comestible
<i>Prunus</i> (2 spp.)	> 30	3	Fruto comestible
<i>Theobroma</i>	> 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 concentrarnos 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 earg 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.