

Ecosistemas de América Latina y sus potencialidades de producción

Juan José Neiff, CECOAL,
(CONICET)
Casilla de Correo 222 -3400 Corrientes,
Argentina.

Introducción

En comparación con otras masas continentales, Latinoamérica aún conserva gran parte de su patrimonio natural. Sin embargo, existe una amenaza de rápida degradación de los ecosistemas, de mantenerse las tendencias actuales y de consolidarse las transformaciones previstas para los próximos años.

La ocupación de nuevos espacios, el uso poco planificado del territorio con políticas inmediatistas, la falta de conocimiento integral del funcionamiento del paisaje y de su potencialidad, la falta de valorización social del ambiente, extensos bolsones de pobreza e incapacidad de escoger opciones respecto del ambiente; la falta de compromiso social y, peor aún: la corrupción a veces presente en quienes deben gerenciar los recursos de la naturaleza; las prioridades de políticas económicas de corto plazo; la falta de conocimiento de los ciudadanos respecto del derecho que los asiste para disfrutar de un ambiente sano, son apenas algunas facetas del problema ambiental en gran parte de Latinoamérica.

Cualquier tratamiento técnico del problema, y enfocado en algunos temas centrales como biodiversidad, productividad, o modelos de manejo actual y futuro, precisan interpretar la idiosincrasia y variables históricas, económicas, sociales y políticas si se pretende que las especulaciones sobre el medio natural configuren un modelo de la realidad actual o futura.

Lamentablemente, pocos han sido los intentos de lograr un diagnóstico actual y un análisis de tendencias futuras respecto de las relaciones hombre-naturaleza en Latinoamérica. Al menos, no son suficientes en comparación con el extenso número de proyectos para la utilización del ambiente. Mientras los técnicos y científicos aparecen constantemente preocupados por algunos problemas sectoriales del ambiente, o comprometidos en las últimas décadas en inventarios completos de los componentes de la naturaleza, los políticos manejan tiempos distintos que muchas veces no alcanzan para lograr el mínimo conocimiento de los

ecosistemas que pretenden transformar para dar condiciones más favorables de vida a la gente. En principio, nadie está interesado en destruir a sabiendas al ambiente. Sin embargo, a la hora de evaluar los resultados de las actividades humanas, el mayor o menor grado de conservación de los ecosistemas deriva del grado de fragilidad del medio y no de los estudios y precauciones emergentes de los proyectos de desarrollo.

En otro sentido el crecimiento demográfico en Latinoamérica, como en otras partes, compromete la estabilidad futura no por el sólo crecimiento de las poblaciones, sino por las expectativas crecientes de las personas (necesidades de confort), que implican un crecimiento exponencial del gasto de materiales y de energía desde los ecosistemas.

En este escenario han proliferado movimientos que proponen restringir el uso irracional del ambiente, mediante la participación activa de los ciudadanos para evitar la realización de obras que comprometan al ambiente. Aún cuando bien intencionados, dichos esfuerzos no han sido suficientemente efectivos porque no se comprende cabalmente la realidad. Es poco posible que la población pueda defender el ambiente cuando tiene insatisfechas sus necesidades básicas. Cuando esto ocurre, también es difícil que los políticos prioricen en sus plataformas electorales a los temas ambientales y luego las leyes y regulaciones que produzcan para cuidar al ambiente, pueden estar supeditadas a la no interferencia de las metas socio-económicas.

En este contexto se ha planteado la filosofía del desarrollo sustentable como una estrategia de planificación y ejecución destinada a un relativo equilibrio entre el hombre y su ambiente. Sin embargo, en tanto no se corrijan los problemas y defectos de la sociedad (incluyendo los de economía básica, salud, educación) para lograr un enfoque más humano y menos ambicioso en el estilo de vida, poco cambio favorable se puede esperar. Como he planteado en otras contribuciones, el desarrollo sustentable como fue entendido hasta ahora es conceptualmente débil y poco real.¹

¹ En tanto se mantenga el incremento de las tasas de crecimiento poblacional, y aumente también la demanda de confort per cápita, las sociedades sinergizan los impactos sobre el ambiente y se mantienen como **sistemas parásitos** (sistemas relativamente balanceados = "desarrollo sustentable"), es decir, una forma de **desarrollo tolerable aunque no indefinidamente sustentable**. Se intenta plantear

A partir de estas ideas, una de las mejores formas de hacer uso sabio y prudente del ambiente, comienza con la valorización correcta del mismo en términos de espacio y de tiempo. Para valorar la naturaleza y manejar su potencialidad, es necesario comprender su funcionamiento y los niveles de disturbio que cada sistema puede aceptar.

Seguidamente se presenta una síntesis, con numerosas limitaciones, cuyo único objetivo es dar una base para la discusión del manejo integrado de los ecosistemas en los países que comparten ecosistemas homólogos o análogos.

Metodología

Se compiló e interpretó la información más reciente referida a la caracterización ecológica de Latinoamérica. Desde la década del 60 se han producido caracterizaciones a nivel regional que son muy valiosas, como la de Schmieder (1962), Morello y Adámoli (1968), OEA (1970), Hueck y Siebert (1972), Cabrera y Willink (1973), Eiten (1974), Mapa Ecológico de Bolivia (1975), UNESCO (1980) y RADAM, Brasil (1982). Desde entonces se ha producido un ajuste en las técnicas y medios instrumentales para abordar los estudios. Recientemente, Morello (1995) presentó su mapa de regiones ecológicas de Sudamérica que, por estar en escala 1:5.000.000 y sintetizar la experiencia del autor, compatibilizando y nivelando información de distintos autores ya mencionados con la proveniente de los modernos medios de teledetección, constituye quizás la mejor referencia en el tema (figura 1).

También es claro que los trabajos más recientes dedican gran parte del esfuerzo a establecer el grado de deterioro y las tendencias esperables para las décadas futuras. En tal sentido las contribuciones de Morello y Gligo (1983), Winograd (1995), Morello (1995), y el libro editado por G. Gallopín para el Fondo de Cultura Económica (1995) representan avances de gran valor toda vez que ofrecen modelos de las

este modelo en oposición al de las ciudades que tienen una función análoga a la de los **parasitoides** (San Pablo, México, otras), que terminan anulando totalmente al ambiente, con una expansión generalmente radial del deterioro de los ecosistemas. Entre **desarrollo sustentable** y **desarrollo tolerable** hay más que una cuestión **semántica** que merece un tratamiento diferente. El desarrollo sustentable podría ser posible en término de pequeños sectores de un país, pero resulta irreal a nivel de todo un país, y más aún a nivel de la biosfera.

transformaciones ecosistémicas y con tendencias futuras proyectadas además sobre variables socio-económicas y un amplio conocimiento de la realidad Latinoamericana. El trabajo producido por Dinerstein *et al.* (1995) para WWF y WB, resulta de gran utilidad especialmente para la planificación de un programa integral de prioridades de conservación de ecosistemas en Latinoamérica.

La ecología de paisaje como herramienta

Luego de la segunda guerra mundial se aplicó en forma creciente la técnica de **reconocimiento integrado de paisajes**, con diferentes aproximaciones producidas por dos escuelas principales: la rusa y la australiana, que más adelante dieron origen a los procedimientos del "*Land System*", donde el concepto de ecosistema es entendido como *paisaje*.

Actualmente se utilizan los sistemas de información geográfica (SIG o GIS) que permiten elaborar mapas mediante computadoras, a partir de bases de datos digitalizadas sobre las principales propiedades del ambiente. Hoy se emplea la *Clasificación Ecológica de Tierras* (conocida frecuentemente como **ELC**) como técnica de descripción funcional de grandes espacios.

Si bien existen diferentes metodologías, básicamente es un sistema jerárquico de clasificación de paisajes. La técnica permite una retroalimentación en el proceso de análisis y síntesis de la información recogida en distintas escalas geográficas, desde el nivel de mapa al de censos de campo y viceversa. Se ha producido una frondosa bibliografía referida a ecología del paisaje, y muchas veces la terminología es difusa, por lo cual es conveniente revisar algunos términos de uso frecuente.

Hábitats principales: corresponden a grandes sectores del espacio, que resultan equivalentes por su integración biótica (Ej.: proporción de hierbas, arbustos y árboles); patrones de riqueza de especies, bioformas de vegetación y de fauna; tipo climático y de suelos; y régimen del agua y la relación entre flujos internos y flujos marginales del paisaje. Este nivel de percepción es muy importante porque permite comparar procesos, estructuras, complejidad, entre unidades equivalentes situadas en distintas partes de Latinoamérica (Ej.: bosques húmedos tropicales).

Ecoresecciones: son unidades relativamente homogéneas de paisaje y, por ende, de hábitat,

diferenciables sobre la base de su patrón de vegetación y algunas características del medio físico tales como la disponibilidad del agua o el tipo de suelos (Ej.: palmares, pastizales húmedos, lagunas). Jerárquicamente son unidades menores que los *tipos de hábitat*, dado que representan un nivel de percepción fisonómica mayor. Una misma ecorregión, puede estar presente en diferentes ecorregiones.

Ecorregiones: constituyen porciones relativamente homogéneas del paisaje diferenciables dentro de cada Hábitat Principal. Cada ecorregión comparte con las demás dentro de cada tipo de hábitat gran parte de las características del medio físico y biótico. Sin embargo, la proporcionalidad de los elementos (Ej.: árboles, arbustos, hierbas), y/o algunos procesos, permiten diferenciarlas geográficamente con perspectivas distintas de comprensión y de manejo. Dentro de una cuenca hidrográfica pueden existir varias ecorregiones según el ensamble de sus paisajes y las peculiaridades del medio físico-químico.

Ecodistritos: representa cada una de las subdivisiones de una ecorregión, sobre la base de sus peculiaridades de geología, geomorfología, suelos, balance del agua, vegetación, y fauna.

Mediante el uso de la Clasificación Ecológica de Tierras se puede sistematizar la información para grandes espacios a nivel regional o mayor, produciendo esquemas que permiten una visión prospectiva de ecosistemas individualmente muy complejos. En la figura 2 se reproduce un esquema logrado por Dinerstein *et al.* (1995) para representar distintos niveles de integración ecosistémica a nivel continental.

Tipos principales de ecosistemas

A efectos de esta discusión, resulta muy útil el trabajo producido por *World Wildlife Fund* y *World Bank* (Dinerstein *et al.*, 1995) que presenta una síntesis en escala 1:15.000.000, reconociendo para América Latina y El Caribe (ALC) **5 tipos de ecosistemas, 11 tipos principales de hábitat y 191 ecorregiones** según el mapa que se reproduce en las figuras 9 y 10. Aún en la escala de este mapa, el número de entidades podría ser mayor si se incluyeran los ecosistemas marinos y se realizaran algunos ajustes regionales.

La información publicada por Dinerstein *et al.* (*op. cit.*) permite conocer la extensión ocupada por cada uno de los tipos principales de ecosistemas:

-Bosques latifoliados tropicales.....	9,29 millones de km ² ;
-Pastizales, sabanas y matorrales.....	7,13 “;
-Formaciones xéricas.....	1,85 “;
-Bosques de coníferas y latifoliados templados..	1,09 “
-Manglares.....	40.623 km ²

Es conveniente adicionar:

-Humedales continentales .	0,85 millones de km ²⁽²⁾
----------------------------	-------------------------------------

Bosques latifoliados tropicales

América Latina posee el 23% de los bosques del mundo, y el 46% de los bosques tropicales de la biosfera, y produce el 28% de la madera empleada en construcciones. Esto es una aplicación baja si se la compara con Asia, que produce el 54% de la madera para la construcción con sólo el 17% de los bosques de la Tierra (Winograd, 1995). Esto se debe al bajo rendimiento y mayor porcentaje de desperdicio en el uso de la madera en el nuevo mundo. De acuerdo a FAO (1981) sólo un 25% de la madera en pie se usa para la industria, y el resto como leña y carbón. Ocupan la mayor extensión y también comprende el mayor número de ecorregiones diferenciadas.

En el sistema Amazónico-Pacífico-Darién que comprende 7.600.000 km² se encuentra la selva tropical más extensa del mundo (Morello, 1995). Este sistema es también uno de los más amenazados por las actividades extractivas. Según el mismo autor en 1969 se extraían 111.000 m³ de madera en el año, y se llegó a una cifra de 560.000 m³ en el año 1973 y, entre 1976 y 1978 se habrían desmontado más de 7.000 km² de florestas de la Amazonia. La ocupación agropecuaria de estos espacios ocurre lentamente y está fuertemente limitada por la baja fertilidad de los suelos y por los problemas en el almacenaje de agua en el sitio cuando se sustituye la selva por cultivos. Sólo la foresta de cacao alcanza a perdurar por tiempo prolongado, si bien se presentan algunos inconvenientes de manejo derivados de la simplificación biótica y biogeoquímica del sistema. Según Gligo y Morello (1982) a comienzos de la década del 80, 294.000 km² de bosques y sabanas de Sudamérica pasaron a la ganadería extensiva con cierta actividad agrícola. De esa superficie: 56% correspondió a selvas tropicales; 23% a sabanas,

² Según datos de Neiff *et al.* (1994).

y 7% a bosque tropical, lo que expresa la magnitud de los procesos de alteración de estos ecosistemas.

Estadísticas más recientes sobre la alteración de la cobertura vegetal en Amazonia, Brasil, permiten apreciar que esta tendencia tiende a revertirse merced al control del extractivismo que se ha implementado en ese país. Según el INPE, en agosto de 1990 el índice anual de deforestación fue del 8.5%, lo que representa una disminución del 36% comparado con el índice de 1988 y una del 27% comparado con el de 1989 (Alegretti, en base a información de la Gazeta Mercantil, 1991).

Suele subdividírseles en **bosques de llanura**, y **de montaña** a los que están por encima de los 1.500 m.s.n.m. Se desarrollan en paisajes en que la precipitación anual es igual o superior a los 1.600 mm, sin período seco; y generalmente con medias térmicas 23-28°C. Estos bosques no toleran disturbios ambientales drásticos y eventuales (inundaciones o sequías prolongadas), y puede decirse que requieren ambientes predecibles. Alcanzan valores de producción 25 a 40 tn/ha/año (producción neta, como peso seco), de lo cual: 3-8 tn/ha/año corresponden a lluvia foliar (hojas, flores y frutos). Estos valores corresponden a bosques maduros en activo crecimiento, y son algo superiores a los valores medios que proporciona Lieth (1975) a través del uso de varios modelos de análisis a escala de la biosfera. La explicación reside en la calidad de los sitios en que crecen la mayor parte de las forestas nativas, especialmente a las condiciones térmicas, la disponibilidad y distribución del agua en Latinoamérica.

En condiciones de fertilización se podría lograr un incremento de producción próximo a un 20% en bosques nativos. Con tareas silviculturales extensivas, como eliminación de enredaderas, poda, raleo, selección de especies, además de la fertilización y el manejo del agua) podría llegarse a un incremento del 30-35% del rendimiento en condiciones naturales. Sin embargo, estas operaciones deben ser cuidadosamente planificadas para evitar efectos indeseables (desequilibrio en la biodiversidad, en la calidad y cantidad de la materia orgánica que llega a través de la lluvia foliar, cambios drásticos de la humedad del suelo y de la actividad de los grupos funcionales que descomponen la materia orgánica).

De acuerdo a Winograd (1995a,b) la superficie que ocupan estos bosques en

Latinoamérica sería algo menor, si bien señala que los bosques húmedos tropicales ocupan un 84% de la superficie ocupada por bosques para el año 1980, y mediante su modelo de simulación, reafirma que la retracción de estos bosques como consecuencia de la expansión de las fronteras agropecuarias determinará que sólo sean un 74% de la superficie total para el año 2030. De cumplirse esta previsión, habrán desaparecido unos 67 millones de hectáreas en sólo 50 años.

También en Sudamérica se encuentra la Selva Valdiviana que es el ecosistema templado frío de bosques más austral del mundo. Tiene valores de precipitación anual de 2.500 a 4.000 mm y medias térmicas próximas a los 10°C. La descomposición de la hojarasca es muy lenta y los troncos pueden tardar 500 años en descomponerse, según las experiencias realizadas por J. Frangi y colaboradores³. También aquí se encuentran los árboles más grandes de Sudamérica⁴. El suelo está cubierto por un espeso horizonte húmico asentado sobre suelos profundos, con deposición de cenizas volcánicas. A diferencia de las selvas tropicales, éstas están sometidas a mayores factores y niveles de disturbio: los incendios inducidos, las erupciones volcánicas y sus lluvias de cenizas, nevadas extraordinarias por su magnitud y duración, aludes de nieve y de suelo inconsolidado, tormentas y terremotos son los estresores de mayor importancia. Debe agregarse el uso extractivo de algunas de las especies forestales ubicadas en sitios accesibles.

Los Pastizales, Sabanas y Matorrales conforman un complejo de ecosistemas con algunas características en común y muchas peculiaridades que los diferencian. Los *pastizales* tienen un patrón de organización simple, con un estrato de 0,2 a 2,0 m de espesor sobre el suelo, en el que se produce la fotosíntesis. Los límites de este rango de alturas se relacionan principalmente con las condiciones térmicas e hídricas, correspondiendo los más altos a las regiones tropicales húmedas y a las varzeas de los grandes ríos, y los pastizales bajos a las regiones semiáridas templadas. Las raíces generalmente exploran los primeros 60 cm del suelo y la densidad y estratificación de las

³ El Dr. J.L. Frangi tiene varios trabajos en preparación sobre productividad y flujos de nutrientes en estos bosques lluviosos, templados fríos de la Patagonia. Su dirección es: Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. Paseo del Bosque, s/n. C.P. 1900, La Plata, Argentina.

⁴ En el Parque Nacional "Los Alerces" (Chubut, Argentina) se encuentran árboles de 3-5 m de diámetro (DAP) y 45 m de alto.

mismas son un excelente indicador de las características de almacenaje de agua en el suelo. Están alimentados por lluvias locales o por desbordes fluviales. Con frecuencia la lluvia anual no supera los 1.000 mm, con mayor concentración de precipitaciones durante el verano. La producción neta anual expresada como materia seca es de 16 tn/ha/año⁵. Tienen pocas poblaciones forrajeras asociadas, y la mayor transferencia trófica se opera a partir de las semillas y frutos, cuya producción está concentrada en un período menor de 6 meses en el año. El período de disponibilidad de frutos es menor en los climas secos con una fuerte concentración de la producción en 3 meses del año.

Las *sabanas* alcanzan su mayor expresión geográfica en Sudamérica, si bien se extienden en las proximidades de la costa atlántica y pacífica por Centroamérica y México. Ocupan planicies extensas, sobre suelos constituidos por materiales pelíticos muy densos, con problemas de infiltración. Están por encima de la isoterma de 16° (media anual). El paisaje tiene configuraciones variables por la combinación de dos elementos fisonómicos: pastos y arbustos, pudiendo dominar uno u otro, o presentar una matriz compuesta. La participación de ambas bioformas se relaciona con la extensión del período seco anual que puede ser mayor de 6 meses. El estrato herbáceo está dominado por gramíneas que, en sabanas más húmedas tienen plantas blandas y palatables para el ganado; y en terrenos con fuerte concentración estacional del agua, tienen predominio de pastos duros. La producción anual comprende un rango de 1 a 8 tn/ha de materia seca originada en el período húmedo.

Los *matorrales* constituyen un complejo muy heterogéneo que crece en sitios llanos o de laderas de montaña, con fuertes limitaciones climáticas, especialmente en la disponibilidad de agua y en suelos con frecuentes limitaciones de fertilidad. Los matorrales ocupan extensos sectores con clima semiárido, con escasa cobertura herbácea y plantas bajas arbustivas distribuidas regularmente formando una matriz semicerrada, a veces espinosa. Un ejemplo típico se encuentra en el altiplano central de México. Algunos matorrales de altura están compuestos por formas achaparradas de una o más especies arbóreas. La producción anual de materia seca

varía entre 0,5 y 6 tn/ha/año. No hay un horizonte orgánico en el suelo. Un tipo peculiar es el de los chaparrales perennifolios costeros del Perú, cuya arquitectura está adaptada para capturar la humedad de la niebla del Pacífico.

Dentro de las **formaciones xéricas** quedan comprendidos los pastizales y arbustales bajos de regiones semiáridas y los arbustales semidesérticos. La principal limitante es la permanente deficiencia de agua, que muchas veces se agudiza con la amplitud térmica diaria y estacional. El suelo tiene cobertura herbácea rala, y la producción anual no supera 0,5 tn/ha/año. Ejemplos típicos son la zona de Sonora en México y el Monte en Argentina (Cabrera y Willink, 1973)

Los **Humedales continentales** tienen su mayor cobertura en el área tropical y subtropical, en las grandes cuencas hidrográficas. Ocupan terrenos llanos o levemente cóncavos, de muy escasa pendiente, que tienen una o más lentes de materiales pelíticos que dificultan la lixiviación del agua. El 85% de la superficie de humedales tiene una media de precipitaciones anuales superior a los 1.200 mm, con tendencia a la concentración estacional de las precipitaciones. Se pueden diferenciar **humedales de anegamiento** (en los que el agua que empapa el suelo proviene de lluvias locales) y **de inundación** (con uno o más períodos anuales de suelo cubierto por desbordes fluviales).

En Sudamérica se encuentran los humedales más grandes del mundo, y la mayor superficie en comparación con el área de tierra firme, de la biosfera (Neiff, *et al.* 1994). Por mencionar un ejemplo: el Pantanal de Mato Grosso (Brasil) ocupa 138.000 km² y, al igual que otros grandes humedales, articula paisajes de bosques húmedos, palmares, sabanas, pastizales, praderas, vegas de ciperáceas, enormes lagunas, ríos menores, tierras agrícolas y otros paisajes. Cada uno de estos "mosaicos" integra un sistema complejo de interacciones regionales y también un complejo de ecosistemas o **macrosistema** que tiene características propias, diferentes de los ecosistemas terrestres o los acuáticos que articula.

La presencia de una lámina temporal de agua divide al paisaje en una fase húmeda (potamofase) y una fase seca (limnofase) que determinan ajustes bióticos o adaptaciones a la secuencia de pulsos. Se caracterizan por su alta producción anual. Los bosques fluviales tienen valores de 24-36 tn/ha/año (Neiff y Reboratti, 1989), y producción de partes blandas (hojas,

⁵ El límite inferior del rango corresponde a los pastizales de clima semiárido y el rango superior a los pastizales fluviales de varzea (Neiff, 1990a).

flores, frutos) de 3-8 tn/ha/año (Neiff y Poi de Neiff, 1990). Las praderas acuáticas y palustres también tienen producción anual alta: la vegetación flotante llega a las 13 tn/ha/año, y las pasturas de las islas a 10-15 tn/ha/año (Neiff, 1990a).

Los grandes humedales de Sudamérica han sido aún poco alterados, pero están amenazados por diferentes procesos de deterioro (extensión de las fronteras agropecuarias, contaminación, regulación hídrica, etc.) ignorando la función de estos ecosistemas en el balance general del agua y como fuentes de agua limpia. Sudamérica es el continente que posee la mayor reserva de agua dulce superficial cuando se analiza el almacenaje de agua de las grandes cuencas fluviales con la de otros continentes (Neiff, en prensa).

Algunos aspectos de la productividad de los ecosistemas

El tema reviste interés desde diferentes ángulos, y no resulta fácil una síntesis en tan corto espacio. Algunos aspectos salientes se resumen seguidamente:

Ecosistema de Latinoamérica. Producción Neta

- 1- Más del 50% de la superficie tiene clima tropical o subtropical húmedo o sub-húmedo. Un 25% tiene climas áridos o semi-áridos.
- 2- Centroamérica tiene menores limitaciones edáficas que Sudamérica, donde un 20% de los suelos pueden sustentar producción anual menor de 400 g/peso seco/año.
- 3- La producción neta es alta en más del 50% de la superficie de Sudamérica, con valores próximos o superiores a 1.000 g/m²/año.
- 4- La producción primaria neta aérea de las forestas latifoliadas de clima tropical húmedo equivale al 40% del total que producen estos bosques en la biosfera (Gómez y Gallopín, 1996).
- 5- Las diferencias entre la producción de ecosistemas acuáticos, terrestres y wetlands de clima cálido, son menos marcadas que en ecosistemas de clima templado.
- 6- Tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos tropicales y subtropicales, la producción neta alta excede la tasa de descomposición de la materia orgánica (efecto "fumaza").
- 7- En climas cálidos de Latinoamérica, el agua es el principal factor que regula la sustentabilidad productiva.
- 8- La mayor parte de Sudamérica tiene problemas de agua, y se dan 3 situaciones: sobra,

falta, y la tercera combina las dos en forma de pulsos. A esto están ligados otros factores: fuego, sobrepastoreo, balance entre leñosas y herbáceas, etc.

- 9- La mayor productividad agrícola debe buscarse en los ecosistemas dominados actualmente por herbáceas y no en los bosques o en las selvas.
- 10- Es posible planificar la expansión de los ecosistemas forestales sobre las praderas naturales, mediante prácticas simples como manejo del agua.
- 11- En el largo plazo, de mantenerse los precios actuales de la madera, la actividad forestal corre peligro. Deberá revalorizarse el recurso forestal (rol en el balance de gases de la atmósfera; áreas de recreación; uso múltiple del bosque) y diversificar la actividad.
- 12- Los grandes humedales producen entre 10 y 20 tn/ha/año, pero además son reservorios de agua limpia; sistemas naturales de purificación y de degradación de contaminantes, y tienen un alto valor agregado a través del turismo.

Varios puntos del esquema precedente señalan la importancia de la disponibilidad de agua como regulador principal de la producción en los ecosistemas de Latinoamérica. Esta relación entre productividad y balance hídrico es lógica ya que entre un 70 y un 98% del cuerpo de las plantas está constituido por agua.

Se han intentado varios modelos a nivel continental para explicar zonas de diferente productividad (Fig. 4). Del libro de Lieth y Whittaker (1975), muchas conclusiones continúan aún vigentes, particularmente en la contribución realizada por Lieth sobre modelos de producción a escala continental (Lieth, 1975). En la figura 5 se presentan las curvas que relacionan productividad primaria neta con temperaturas y con lluvias. De estas ecuaciones surge que los valores más altos de productividad se concentran entre 20 y 30°C y con precipitaciones anuales de 1.000 a 2.500 mm anuales (sin estación seca).

Cuando se colocan estas conclusiones en coordenadas geográficas, se aprecia que la mayor parte de Latinoamérica tiene ecosistemas productivos a muy productivos, como se observa en la figura 4 (Gómez y Gallopín, 1995) y en las figuras 6 y 7 que reproduce un mapa realizado en computadoras por D. Martín y colaboradores (uno de los esquemas del conocido Modelo de Miami para los patrones de productividad del mundo).

Gómez y Gallopín (*op. cit.*) sobre la base de información proveniente para un número grande de ecosistemas, han formulado una ecuación que relaciona la productividad primaria neta y el rendimiento agrícola potencial con dos funciones de diferente ajuste (figura 8).

Para entender esta correlación es preciso conocer un número grande de funciones de transformación de los ecosistemas, lo cual permitirá llegar al grado de sensibilidad y a la sustentabilidad de distintas actividades agropecuarias.

Estado actual de los ecosistemas de Latinoamérica y perspectivas futuras

Existen muy variados criterios para valorar el grado de conservación y el impacto de las transformaciones en los ecosistemas. Las que ofrecen mayor utilidad son las que presentan la situación actual y generan tendencias futuras, aún cuando éstas sean especulaciones basadas en tendencias actuales y la presión antrópica no responda a fenómenos relativamente predecibles.

La deficiencia actual más notoria reside en que no existe información suficiente sobre la tasa de cambio natural de los diferentes paisajes, y muy poca información se dispone sobre la capacidad y velocidad de recuperación de los ecosistemas y poblaciones como consecuencia de los disturbios naturales. También hay poca información sobre la respuesta del ambiente a procesos de deterioro agudo o crónico de agresiones tales como: deforestación, uso abusivo del fuego; agricultura; contaminación; actividades extractivas, etc. En consecuencia, los modelos disponibles no han de tomarse dogmáticamente, sino como intentos de comprensión de la realidad, que han de ajustarse periódicamente.

Los mapas de escala continental: su utilidad y limitaciones

Estos mapas constituyen una expresión geográfica "instantánea" del área ocupada por los grandes hábitats y del estado de conservación y posibilidades de uso de los ecosistemas. Tienen la gran ventaja de su poder de síntesis para la priorización de acciones de manejo; y tienen su principal limitación en que son incapaces de informar sobre la capacidad de recuperación de los ecosistemas. Necesitan de caracterizaciones complementarias sobre la dinámica natural y capacidad de soporte de las actividades humanas. Existen varios mapas que representan la distribución de los ecosistemas a nivel

continental como ya se dijera. De la información -siempre parcial- que dispongo, el trabajo de Dinerstein *et al.* (1995) es uno de los mejores logrados en esta línea, por lo que decidí reproducir parte de sus mapas con algunos ajustes de edición (figuras 9,10,11,12,12a y 13).

Esta diferenciación fue complementada con el análisis del estado de conservación de los ecosistemas, para lo cual se establecieron en la citada obra dos categorías: la calificación de **el estado actual de conservación** y del **estado final de conservación** (Figs. 11 y 12a) (esto es: una previsión para los futuros 20 años). Como resultado de la previsión de conservación final, se indica que de las 178 ecorregiones (excluidos los manglares):

		31 ecorregiones con estado crítico de conservación;
51	“	en peligro;
55	“	como vulnerables;
27	“	relativamente estables;
8	“	relativamente intactas;
6	“	no fueron clasificadas.

Los mapas del estado de conservación final de los ecosistemas no se reproducen aquí, dado que no tienen diferencias significativas con los mapas de las figuras 11 y 12a.

Otra importante referencia sobre la relación entre ecosistemas prístinos y modificados se obtiene del trabajo de Winograd que hemos tomado para la elaboración de la tabla 2.

Tabla 2: Estimación del área para distintas zonas de vida de ecosistemas de Latinoamérica

(modificada de: Winograd, 1995)
Situación al año 1980. Valores en km².10³

<i>Zona de Vida</i>	<i>Natural</i>	<i>Agrícola</i>	<i>Ganadera</i>	<i>Alterada</i>	<i>Plantaciones</i>	<i>Urbanizada</i>	<i>Erial</i>	<i>Total</i>
Bosque húmedo tropical	5588	66.5	236	752.5	3	4	0	6650
Bosque húmedo tropical montano bajo	30	103	185	108	2.5	36	2.5	467
Bosque seco tropical	393	183	641	632	18	12	8	1887
Bosque muy seco y monte espinoso tropical	496	48	467	311	0	2	7	1331
Sabanas tropicales	423	32	485	125	0	1	0	1066
Páramo	8	3	12.5	18.5	0	1	0	43
Puna	165	20	410	234.5	0	4.5	5	839
Bosques húmedos tropicales y subtropicales montanos	127.5	75	288	282.5	3	5	3	784
Deltas y manglares	52	8	42	82	0	2	0	186
Desiertos y matorral desértico tropical y subtropical	354	79	392	146	0	26	165	1162
Bosques húmedos subtropicales	207	516	447	271	17	13	3	1474
Bosque seco subtropical	179	146	504	614	3.5	6.5	6	1459
Sabanas subtropical	11	226	620	160	3	16	2	1038
Estepa espinosa subtropical	5	23	33	34	0	4	4	103
Matorral desértico subtropical	26	9	340	369	0	1	5	750
Bosque húmedo templado	51	22	90	150	8	1	17	339
Estepa y matorral desértico	39	2	250	160	0	1	40	492
Sabanas templadas	132	0	34	56	0	0	15	237
Total	8286.5	1561.5	5476.5	4506	58	136	282.5	20307
Porcentaje	40.8	7.7	26.9	22.2	0.3	0.7	1.4	100

Ecossistema natural: superficie con vegetación primaria o difícilmente distinguible de la natural: bosques, formas arbustivas, sabanas, pastizales desiertos y semidesiertos.

Ecossistema agrícola: superficie sembrada y cosechada por año, cultivos permanentes, anuales y plantaciones no tradicionales (coca y marihuana).

Ecossistema ganadero: zona con pastizales naturales y/o inducidos con actividad ganadera.

Ecossistema alterado: zonas con vegetación secundaria, producto de actividad forestal y agrícola ganadera, vegetación y suelos alterados por ganadería, zonas de erosión moderada y leves.

Ecossistema plantaciones: zonas reforestadas ya sea para protección y/o plantaciones industriales o no industriales.

Ecossistema urbano: ciudades y núcleos menores.

Ecossistema erial: zonas con proceso de erosión y desertificación avanzados, con cambios irreversibles.

Respecto del **estado actual de conservación**, el texto de Dinerstein *et al.* (1995) reconoce 39 ecorregiones amenazadas. La mayor parte de las ecorregiones en estado crítico o en peligro corresponden a forestas húmedas de hoja ancha y a forestas secas latifoliadas. En especial los bosques latifoliados de clima cálido se encuentran en peligro ya que sólo un 3% de ellos se encuentra intacto o poco alterado. De las 191 ecorregiones discriminadas, 34 son de gran interés e importancia a nivel global de la biosfera.

Las prioridades de conservación en Latinoamérica según estos autores, basadas en la zonificación de hábitats, su estado de conservación y en su sensibilidad a los disturbios antrópicos se presentan en la figura 12.

Las valoraciones del estado de conservación de los ecosistemas, generalmente son presentadas como un remanente temporal de las superficies cubiertas por las áreas naturales a nivel continental. De tal manera, la reducción de las áreas que ocupan es expresada invariablemente como el resultado de la presión antrópica sobre los ecosistemas. Si bien puede ser verdad en términos generales, muchos ecosistemas registran variaciones naturales que los colocan en un nivel *aparente* próximo a la extinción, aunque luego se recuperan para alcanzar los niveles previos al disturbio.

Estas fluctuaciones naturales de onda larga han sido documentadas para los bosques fluviales (Neiff *et al.* 1985,1996) y para los ecosistemas de la Tundra que están fuertemente regulados por situaciones climáticas adversas durante tiempo prolongado. Los *niveles de irreversibilidad* de los ecosistemas son aquellas situaciones de stress prolongado que determinan la imposibilidad de retorno de la estructura y estabilidad luego de cesado el disturbio. Para los manglares del sur de Brasil Panitz y Porto Filho (1995) demostraron que la sustitución por ecosistemas palustres salobres, luego de la regulación hídrica, es inmediata; y que una vez ocupado el territorio por comunidades secundarias, el retorno del ecosistema de mangle es poco posible.

Los bosques subtropicales semidecíduos del Chaco han sido fuertemente explotados para la

obtención de tanino⁶ durante este siglo (Gligo y Morello, 1982), lo que ha producido una reducción considerable de los rodales maduros. Sin embargo, la alta capacidad de regeneración de esta especie ha permitido que no haya una reducción del área ocupada. Dado que los árboles de quebracho requieren 80 o más años para llegar a su madurez con troncos superiores a 80 cm de DAP, el deterioro se verifica por un truncamiento de la pirámide diamétrica en las clases superiores.

Al igual que el quebracho, los bosques nativos de "algarrobo" (*Prosopis* spp.) de la región Chaqueña, y los de "aliso de río" (*Tessaria integrifolia*) y de "sauce" (*Salix humboldtiana*) que crecen en los grandes ríos de Sudamérica, son fuertemente heliófilos, y de rápido crecimiento. Por este motivo están formados por poblaciones de una estrecha gama de tamaños diamétricos, muchos de cuyos individuos son coetáneos. De tal manera, la utilización de estos montes "a tala rasa"⁷ determina un rápido repoblamiento del sitio, con dominancia de la/s especie/s dominantes previo al disturbio. En el caso de los bosques de aliso de río, el turno de corte es de sólo 5-8 años, lo que los hace utilizables con ciertos recaudos ecológicos de manejo (Neiff y Reboratti, 1989; Neiff *et al.* 1985).

En el caso de los pastizales naturales de la Región Chaqueña, Morello (1984) ha demostrado que el ganado (especialmente vacas) cumple una importante función en la estabilidad de las praderas, dado que en Sudamérica son los grandes herbívoros nativos, muy escasos en estos pastizales. Leñosas, pasturas y ganado son estructuras bióticas de un delicado equilibrio entre ambos que ha sido analizado por Morello (*op.cit.*) y se esquematizan en la figura 14.

Otro fenómeno poco estudiado en Sudamérica es el *efecto de sustitución parcial* y sus consecuencias dentro de los ecosistemas. En muchos paisajes formados por mosaicos de ecosistemas (humedales, bosques, pastizales, pajonales) el reemplazo parcial del área ocupada por alguno de estos mosaicos puede tener efectos no necesariamente adversos. Por ejemplo, el macrosistema de Iberá (12.000 km²) tiene lomadas arenosas en su sector NW en los que sus

⁶ Tanino o extracto de quebracho (*Schinopsis balansae*) es utilizado aún para el curtido de cueros.

⁷ Corte de todos los árboles del rodal a menos de 50cm del suelo.

pastizales nativos han sido parcialmente reemplazados en parches por bosques implantados con impacto positivo para la fauna silvestre.

Menos aún se sabe acerca del *efecto de fragmentación* que produce el avance de las fronteras agropecuarias o las represas sobre la capacidad de recuperación de los ecosistemas, especialmente de la fauna silvestre. A pesar de ello, se conoce que los cambios en el área ocupada por un ecosistema como consecuencia de las actividades antrópicas tienen diferente gravedad en función del tamaño y distancia de las parcelas (o células) que integran el paisaje. Es decir, que la sensibilidad de muchos ecosistemas está relacionada también con la extensión que

ocupan y con el patrón de organización espacial del paisaje. En este sentido, la mayor información que se ha producido fue dedicada a la Amazonia y hoy conocemos la vulnerabilidad y baja capacidad de retorno de muchos tipos de forestas, que se comportan naturalmente como ecosistemas autoregulados.

Algunos problemas que comprometen la estabilidad de los ecosistemas en Latinoamérica son presentados en la tabla 3. Como se aprecia en este esquema, no existen alternativas viables para todos los problemas. Una vez más, la estabilidad de los ecosistemas depende de otros factores que el solo incremento de las poblaciones humanas.

Tabla 3

Problema	Alternativa	Inconveniente
Retracción de áreas naturales Extratativismo indiscriminado	Repoblamiento efectivo Determinación de cupos	Legislación y control ineficientes Falta de conocimiento de la tasa de renovación del stock
Sub-utilización de recurso	Aprovechamiento ecológico integral	Falta de conocimiento Falta de tecnologías apropiada Problemas de mercado
Bajo valor unitario de recurso	Incrementar valor agregado; incluir en el costo del producto el costo de recuperación de ecosistemas	Necesidad de nuevos mercados y de mejora tecnológica
Opciones limitadas	Diversificación productiva	Endeudamiento interno y externo previo - Mercados Minifundios - Latifundios
Estructura parcelaria inadecuada a la receptividad de ecosistemas Definición de jurisdicciones	No la hay a la vista Adecuar las regulaciones	Intereses de los Estados vs. el Estado Nacional
Falta de educación ambiental y general	Concientización-incentivos	Dependencia de otros factores (económicos, políticos, etc.)
Aumento del consumo energético per cápita	Humanizar la cultura consumista	Imposibilidad en el corto plazo
Deficiencias de planificación Agotamiento de los recursos energéticos	Planificación de largo plazo Disminuir el consumo Encontrar nueva tecnología	Reglas de juego políticas Dificultad en el corto plazo de cambiar el uso de combustibles fósiles

Perspectivas futuras

La biosfera toda está en una encrucijada en tanto se mantenga la situación actual: hombre/ecosistemas. La sustentabilidad de la biosfera es, obviamente limitada, dado que podrá soportar un número limitado de personas. En tanto, a la par que crece el número de personas crece también la demanda per cápita de energía y

materiales de la naturaleza, esta sustentabilidad tiene un lapso de tiempo aún menor.

Mucho se puede especular y varias simulaciones son posibles; pero sus resultados son siempre limitados porque el *metabolismo externo*⁸

⁸ El metabolismo externo es entendido aquí como la cantidad de energía y materiales per cápita que es utilizada en otras funciones de vida que no son las necesidades básicas de la supervivencia. El metabolismo basal de la sociedad es la cantidad de energía y materiales mínimos necesarios para la

resulta poco predecible ya que depende de múltiples factores tecnológicos socio-económicos y políticos. Si no baja el metabolismo externo de la sociedad; si no disminuye la entropía social⁹, cualquier medida “conservacionista puntual” que se adopte tendrá un bajo impacto.

En este contexto, Latinoamérica, y en especial Sudamérica, se encuentra aún en situación de privilegio debido al remanente de paisajes naturales con bajo nivel de impacto. Sin embargo, en tanto las pautas culturales no se modifiquen, y el ideal sea una sociedad fuertemente consumista, se ha de llegar a la misma situación de los países en los que este tipo de sistema ha determinado la destrucción de enormes superficies naturales. Hoy se pagan enormes costos para recuperar aquellos paisajes prístinos que fueron devastados por una incorrecta valoración costo/beneficio.

Burkart *et al.* (1995) han sugerido la utilización de tecnologías baratas, de fácil disponibilidad y suficientemente flexibles, como base para modificar la situación actual de los ecosistemas de México y Centroamérica y proporcionan alternativas para distintos ecosistemas de la región, lo cual es altamente deseable aunque es sólo parte de una alternativa de solución.

Conviene reiterar que la base de un cambio real está en un profundo cambio cultural de las sociedades. En este sentido, la educación (en su expresión más amplia) es una de las más poderosas herramientas disponibles. Pero ha de entenderse que, para que los productos educativos sean asimilados, deben existir alternativas de vida diferentes. Solamente en Sudamérica existen más de 100 millones de personas indigentes que sobreviven en condiciones de extrema pobreza y marginalidad. Las tendencias actuales indican que esta cifra será proporcionalmente mayor en los próximos años. Como ya se dijera, una sociedad que no tiene satisfechas las necesidades básicas, no está en condiciones de elegir opciones, ni de priorizar las funciones de la naturaleza en

supervivencia. Obviamente, se trata de convenciones operativas y la distinción entre ambos depende grandemente de la idiosincracia, cultura y otros factores.

⁹ Entropía es asimilada aquí a todo gasto innecesario de energía y materiales como pueden ser: la acción devastadora del ambiente durante las operaciones bélicas (y así mismo la carrera armamentista); el deterioro innecesario por la aplicación de tecnologías inapropiadas para el manejo del recurso; la baja tasa de reciclaje; la producción excesiva de residuos, entre otros.

términos de largo plazo (diversidad, banco genético, etc.).

Hoy la base energética de la civilización está preponderantemente basada en el uso de los combustibles fósiles, cuyo agotamiento es previsible. El petróleo y el gas alcanzan para un período menor que una centuria, y el carbón quizás para algo más de dos siglos. Estas previsiones indican que las tendencias actuales en el uso de los recursos naturales, especialmente las forestas, pueden tener futuros cambios poco favorables que merecen un mayor análisis.

De manera que el destino de los ecosistemas de la región depende no tanto de la capacidad de soporte que tengan para asegurar el crecimiento de la sociedad, sino de ajustes en el propio sistema social para modificar el estilo de vida y las relaciones entre las personas.

Bibliografía

- Alegretti, M.H., 1994. Políticas para el uso de recursos naturales renovables: la Región Amazónica y las actividades extractivas. *Compendio MAB (UNESCO)* 18: 14-34 p.
- Burkart, R.; B. Marchetti y J.H. Morello, 1995. Grandes Ecosistemas de México y Centroamérica. En: G. Gallopín (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fondo de Cultura Económica, México, Vol. 1: 21-100.
- Cabrera, A. L. y A. Willink, 1973. Biogeografía de América Latina. *OEA, Serie Biología, Monogr. 13*: 119 p.
- Dinerstein; E.; D.M. Olson; D.J. Graham; A.L. Webster; S.A. Primm; M.P. Bookbinder y G. Ledec, 1995. *Una Evaluación del Estado de Conservación de las Ecorregiones de América Latina y el Caribe*. Publ. Banco Mundial-Fondo Mundial para la Naturaleza. 135 p. y mapas. Washington D.C.
- Eiten, C., 1974. *An outline of the Vegetation of South América*.
- FAO, 1981. *Los Recursos Forestales de América Tropical*. Roma.
- Gallopín, G. (Compilador), 1995. El Futuro Ecológico de un Continente. Una visión prospectiva de la América Latina. *Fondo de Cultura Económica, Serie Lecturas: 79. México, Vol. 1 y 2*. ISBN 968-16-4547-2.
- Gligo, N. y J.H. Morello, 1982. Perspectivas de la expansión de la frontera agropecuaria en el espacio sudamericano. *Anais do Seminar*.

- Expansão da Fronteira e Meio Ambiente*, Brasil, Univ. De Brasília-CIFCA.
- Gómez, I.A. y G. Gallopín, 1995a. Oferta ecológica en la América Latina: Productividad y producción de los grandes ecosistemas terrestres. En: G.Gallopín (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fondo de Cultura Económica, Vol. 1: 445-496.
- Gómez, I.A. y G.Gallopín, 1995b. Potencial agrícola de la América Latina. En: Gallopín, G. (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fondo de Cultura Económica, Vol. 1: 497-547.
- Hueck, K. y P. Siebert, 1972. Vegetationskarte von Sudamerika. Band Iia; Gustav Fisher. Verlag, Alemania.
- Lieth, H., 1975. Modeling the Primary Productivity of the World. Pp. 237-263. In: Lieth, H. y R.H. Whittaker (eds.): *Primary Productivity of the Biosphere*. Ecological Studies 14, Springer-Verlag, New York.
- Lieth, H. y T.H. Whittaker (Eds), 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, N.Y., Ecological Studies 14, 339 p.
- Morello, J.H. y J. Adámoli, 1968. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambiente del Chaco Argentino. *INTA, Buenos Aires, Serie Fitogeografía*, 10: 125 p.
- Morello, J.H., 1984. *Perfil ecológico de Sudamérica*. Inst. Iberoamer. de Coop. Cient., Barcelona. Ediciones de Cultura Hispánica.
- Morello, J.H., 1995. Grandes Ecosistemas de Suramérica. En G. Gallopín (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fond. De Cult. Econ., México. Vol. 1: 21-100.
- Neiff, J.J. y H.J. Reboratti, 1989. Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II: análisis del crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 26(1-2): 39-43.
- Neiff, J.J. and A. Poi de Neiff, 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná river floodplain. *Hydrobiología*, 203(1-2): 45-52.
- Neiff, J.J.; H.J. Reboratti; M.C. Gorleri y M. Basualdo, 1985. Impacto de las crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. *Bol. Com. Especial Río Bermejo*, 4:13-30.
- Neiff, J.J. y H.J. Reboratti, 1989. Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II: análisis del crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 26(1-2): 39-43.
- Neiff, J.J., 1990a. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnologica Brasiliensia*, Vol. III, Tomo I: 77-113.
- Neiff, J.J., 1990b. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15(6): 424-441.
- Neiff, J.J., 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Actas XXVI SIL Congress*. (En prensa).
- Neiff, J.J.; M.H. Iriondo y R. Carignan, 1994. Large Tropical South American Wetlands: An Overview. *Proc. of the Internat. Workshop on the Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*: 156-165.
- Panitz, C.M.N. y E. Porto Filho, 1995. O manguezal do rio Caveiras, Biguaçu-SC, um estudo de caso. IV: principais tensores e capacidade de recuperação do ecossistema. Pág. 543-556. En: Esteves, F. De A. (Coordenador): *Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas brasileiros. Vol. 1*, Univ. Fed. de Río de Janeiro, Brasil.
- Schmieder, O., 1962. Die neue welt. I. Teil, Heilderberg. Citado por Morello (1995).
- UNESCO, 1981. Mapa de la vegetación de América del Sur. Investigaciones sobre los recursos naturales XVII, París-UNESCO.
- Winograd, M., 1995a. Comportamiento de los grandes ecosistemas Latinoamericanos. Ensayo de elaboración de modelos cualitativos. En: Gallopín G. (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fond. de Cult. Econ., México. Vol. 1: 291-406.
- Winograd, M., 1995b. Simulación del uso de tierras: escenarios predominante y sostenible. En: G. Gallopín (Comp.): *El Futuro Ecológico de un Continente*. Fond. de Cult. Econ., México. Vol. 2: 371-481.