



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Ecología y fisiología de *Chusquea ramosissima*, una especie de bambú monocárpico y los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área: **Ciencias Biológicas.**

Lía Fernanda Montti

Director de Tesis: Dr. Guillermo Hernán Goldstein.

Consejero de Estudios: Sara Maldonado.

Laboratorio de Ecología Funcional (LEF).

Buenos Aires, 2010.

Ecología y fisiología de *Chusquea ramosissima*, una especie de bambú monocárpico y los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo

JURADOS

Dra. Marta Collantes

Dra. Patricia Hoc

Dr. Fernando Zuloaga

Ecología y fisiología de *Chusquea ramosissima*, una especie de bambú monocárpico y los efectos de su floración sobre la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo

RESUMEN

Chusquea ramosissima es un bambú monocárpico muy abundante en el Bosque Atlántico semideciduo. Su presencia ocasiona cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema, al inhibir la regeneración de los árboles del dosel y disminuir la capacidad de cicatrización de los claros. La floración de los bambúes monocárpicos puede afectar la dinámica de los ecosistemas debido a su masiva mortalidad. A partir del año 2001 *C. ramosissima* comenzó a florecer y morir en diversas zonas de la provincia de Misiones (Argentina). El objetivo general de este estudio fue determinar las características ecofisiológicas de *C. ramosissima* asociadas a su gran capacidad de colonización y analizar si su floración y muerte constituye una oportunidad para la regeneración de las especies arbóreas. Para ello se realizaron estudios que incluyeron descripciones anatómicas y experimentos ecofisiológicos donde se realizaron comparaciones con otra especie de bambú congénico presente en el área de estudio (*Chusquea tenella*) y trabajo de campo en parcelas permanentes. *Chusquea ramosissima* presentó características anatómicas que complementan la fisiología de la especie y le otorgan ventajas a la hora de competir en ambientes dinámicos. La floración ocurrió de forma asincrónica lo cual permitió mantener cierta cobertura de bambú vivo en extensas áreas durante el período de estudio. Luego de este evento, y en las áreas donde el bambú floreció se produjo un aumento en la radiación solar, se establecieron nuevas plántulas de bambú, se incrementó la abundancia de otras especies del sotobosque y se favoreció el crecimiento de los renovales establecidos. Los cambios ocasionados por la muerte de *C. ramosissima*, no obstante, estuvieron restringidos a un período de pocos años luego de su muerte. En síntesis, la floración y muerte de *C. ramosissima* no sería un determinante por si solo de la regeneración de árboles del dosel en el Bosque Atlántico semideciduo de Argentina.

Palabras clave: bambú, *Chusquea*, dinámica de bosques, ecofisiología, floración sincrónica, plántulas, regeneración, semélpara.

Ecology and physiology of *Chusquea ramosissima*, a monocarpic bamboo species and ecosystem level effects of its infrequent flowering event in the semideciduous Atlantic Forest

ABSTRACT

Chusquea ramosissima is a monocarpic woody bamboo very abundant in the semideciduous Atlantic Forest, which colonizes gaps and open areas and affects the structure and function of this ecosystem by inhibiting the regeneration of canopy trees. The flowering of monocarpic bamboos can affect the dynamics of ecosystems due to gregarious mortality. During the year 2001 *C. ramosissima* started flowering in different areas of Misiones province. The general objective of this study was to determine the ecophysiological traits of *C. ramosissima* that confer to this species a high colonization capacity, and evaluate if the bamboo died-back promotes tree species regeneration. These studies included anatomical descriptions, ecophysiological experiments and comparative analysis of *C. ramosissima* and *C. tenella* and field work in permanent plots. *Chusquea ramosissima* presented anatomical features that complement the physiology of the species and give advantages when competing in dynamic environments. The flowering occurred asynchronously which allowed the persistence of live bamboo coverage over wide areas during the study period. Bamboo died-back resulted in higher levels of solar radiation in the forest understory, the emergence of new bamboo seedlings, increased abundance of other understory species, and higher growth of tree saplings. The changes brought about by the death of *C. ramosissima*, however, were limited to a period of a few years after the death of the bamboo. Flowering of *C. ramosissima*, followed by died-back, does not necessarily facilitate the recovery of the structure and function of the forest ecosystem.

Key words: bamboo, *Chusquea*, ecophysiology, forest dynamic, synchronous flowering, seedling, regeneration, semelparity.

Agradecimientos

En la cultura asiática el bambú simboliza la virtud, la fidelidad y la constancia. Gracias a su gran flexibilidad esta planta puede doblarse frente a las presiones pero luego se levanta y continúa su vida. Durante el desarrollo de esta tesis muchas personas, tan virtuosas y fieles como el bambú, me han ayudado a afrontar los diversos obstáculos con los que me he encontrado. Sin su colaboración obviamente no hubiese podido concretar este trabajo. Sea esta tesis una dedicación a todos ellos.

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, por alentarme siempre a alcanzar mis objetivos, aunque estos me alejasen del "nido", y por perdonar esas "ausencias físicas". A mis 4 abuelos (2 de los cuales extraño mucho) por estar siempre orgullosos de mis actos (incluso hasta del collar de fideos realizado en el jardín de infantes!). A ellos por ser la hoguera donde se temple el espíritu y a Agustín por ser el paciente compañero al que le toca moldear este espíritu cada día. Sin su compañía y su contagiosa pasión por la biología las cosas no hubiesen sido lo mismo.

Quiero agradecer a mi director Guillermo Goldstein por sus ganas interminables de hacer ciencia, por brindarme múltiples oportunidades académicas y por confiar en mí. Pero sobre todo por darme la oportunidad de incorporarme a su grupo de trabajo, donde no sólo aprendí sino que además encontré buenos amigos.

A la pionera Paula Campanello. Sin su inicial investigación sobre los efectos de las bambúseas en la selva misionera quizás esta tesis no sería una realidad. Pero sobre todo quiero agradecer su amistad y función como "co-directora" (ad honorem claro!), sin lugar a duda su participación fue fundamental. A Genoveva Gatti por la paciencia al ayudarme, guiarme y aconsejarme en mis primeros pasos por el monte y las "peligrosas" rutas misioneras. A Mariana Villagra y Diego Larraburu por haber hecho de los calurosos y duros días de muestreo una fiesta y por estar siempre dispuestos a contar hojitas de bambú!. Sin su colaboración aún estaría muestreando. A Sandra Bucci y Fabián Scholz por ser un ejemplo como profesionales (y personas) para la ciencia argentina. A Diego Quesada porque con tal de ayudar es capaz de dar un ojo. A Susana Bravo por su disposición a la hora de colaborar e intercambiar ideas.

Al CONICET, por creer en este proyecto y financiar mis estudios de postgrado, pero sobre todo por permitir que muchos investigadores tengan la oportunidad de residir en nuestro país. Por hacer de la investigación argentina una realidad.

A la National Science Foundation y Rufford Foundation porque al financiar el trabajo de campo hicieron posible esta investigación.

Un agradecimiento enorme a mi "madrina" en el mundo del bambú la Dra Ximena Londoño por su apoyo y su contagiosa fascinación por estas increíbles plantas.

A la Dra Dalva Graciano Riveiro por la increíble ayuda en las *pesquisas* anatómicas y su amistad.

A la Dra. Sonali Saha y la Dra. Lynn Clark por su apoyo constante y por responder siempre a mis innumerables preguntas.

A los evaluadores de este trabajo, por la paciencia al leer tantas hojas, por las críticas y los consejos que sin duda mejoraron la calidad de esta tesis.

Quiero destacar la participación de 6 amigos increíbles que fueron el sostén de esta tesis y me hicieron sentir que las cosas más difíciles son fáciles si hay un amigo al lado: A Andrea Izquierdo de quien he aprendido mucho y compartido los mejores y los peores momentos de nuestra estadía en Iguazú (no hay palabras para agradecerle). A Sergio Casertano (Petete) por ser un amigo incondicional y un maestro donde uno siempre puede evacuar sus dudas. A Diego Iñigo y Alejandra Álvarez por estar siempre y porque sin su amistad y generosidad no hubiese tenido un hogar y una familia para pasar mis largas estadías en Buenos Aires. A Bárbara Furmanski por ser una especie de superhéroe siempre a mano cuando se la necesita. A Fernanda Álvarez por ser una gran amiga siempre dispuesta a socorrerme en cada momento de mi vida.

A mis más sufridas y pacientes "víctimas de campo", quienes sin duda son los co-autores de esta tesis: Fernando Foletto y Fermino Silva.

A mi otras "víctimas" y amigos que estuvieron siempre dispuestos a darme una mano a la hora de ir al campo, pasar planillas o analizar datos: Mónica Camposano (a quien extraño), Juan Pablo Riedel, Carlos De Angelo, Yamil Di Blanco, Esteban Pizzio, Ricardo Melzew, Andrés Zurita, Alejandra Tauro, Fernanda Fabbio, Mariana Stamati, Liliana Ribero, Carlos Opitz, Aloisio Foletto, Lorena Pereyra, Florencia Peña (Gigie) y Mauricio Gonzáles.

A las biólogas Lorena Herrera, Soledad Fernández, Natalia Murillo y Romina Ituarte totalmente agradecida por su amistad y sus consejos profesionales especialmente en cuestiones estadísticas.

A la Administración de Parques Nacionales, en especial a la Delegación Técnica NEA y al cuerpo de guardaparques del Parque Nacional Iguazú por el apoyo recibí durante este trabajo y por el esfuerzo que hacen todos los días para conservar esa increíble porción de selva.

Al Centro de Investigaciones Ecológicas del Bosque Atlántico (CIES-APN), por su apoyo durante este trabajo. Especialmente quiero agradecer a Justo Herrera (gran conocedor de la diversidad de esa selva) por haberme ayudado a identificar muchas especies, a Karina Schiaffino, Olga Silvero, Fabián Gatti, Eugenia Peralta y Lorena Figueredo.

A Amy Austin, Osvaldo Sala, Victoria Marchesini, Lucia Vivanco y Juan Garibaldi por sus consejos, ayuda y participación durante los comienzos de esta tesis.

A Juan, Pelusa y Federico Paviolo (otra parte de mi familia) por brindarme lo mejor y estar siempre listos para cualquier emergencia.

A mi amiga Verónica Riedel, por cuidar todos los detalles de esta tesis.

A mis amigos del Centro de Geología de Costas y Cuaternario de la UNMdP, por enseñarme mis primeros pasos en la ciencia y por seguir ayudandome cada vez que lo necesito. En especial a la Dra Margarita Osterrieth, la Dra. Mariana Fernández Honaine, la Dra. Natalia Borrelli y la Lic. Verónica Bernava Laborde.

A mi grupo de amigos de Mar del Plata que a pesar de la distancia continuaron brindandome su cariño y ayuda en distintos momentos de este trabajo.

Es importante destacar que lo lindo de Misiones no son sólo la selva y las cataratas, sino también los hombres y las mujeres que la habitan. Quiero agradecer por eso a mis *Che ra´a* de las tierras rojas (a los que han pasado, los que han quedado y los que se han ido) por los buenos momentos compartidos, las ayudas y el apoyo de todos los días: Fernando Samudio, Silvina Alonso, Eduardo (Mosquito) Lestani, Claudia y Esteban Carabelli, Ben Hirsch, Iliara Agostini, Martín Morales, Celia Baldovino, Mario Di Bitetti, Norma Hilgerth, Maria Laura Silva, Amartia Saha, Lara Coleselli, Natalia Gómez de Olivera, Diego Varela, José Calo, Patricio Ramírez Llorenz, Silvia Holz, Andrés Johnson, Guillermo Placci, Oscar Lescano, Carolina Ferrari, Lucia Palacio, Laura Aréjola, Paula Cruz y el Tano Cerutti.

A la increíble Selva Misionera por estar aún ahí!!

A todos **¡MUCHAS GRACIAS!**

No sólo los árboles definen al bosque.

(R. Ek, 1997).

Contenido

Capítulo I Introducción General	18
I.1 Ecología, diversidad arbórea y dinámica de bosques Neotropicales.	18
I.2 Conocimiento actual sobre la dinámica de claros en bosques subtropicales	19
I.3 Manejo del Bosque Atlántico semideciduo de Argentina y su estado de conservación	20
I.4 Objetivo e hipótesis.....	24
I.5 Metodología general.....	25
I.6 Diseño de muestreo.	34
Capítulo II Características anatómicas de dos bambúes congénéricos del Bosque Atlántico semideciduo: <i>Chusquea ramosissima</i> y <i>Chusquea tenella</i>	37
II.1 Introducción.....	37
II.2 Materiales y Métodos	39
II.3 Resultados	40
II.4 Discusión	60
II.5 Conclusiones	63
Capítulo III Ecofisiología y determinantes de la longitud de vida foliar de dos bambúes leñosos congénéricos	65
III.1 Introducción.....	65
III.2 Materiales y Métodos	70
III.3 Resultados	79
III.4 Discusión	94
III.5 Conclusiones	101
Capítulo IV Patrón de floración y reclutamiento de plántulas de <i>Chusquea ramosissima</i>	103
IV.1 Introducción	103
IV.2 Materiales y Métodos.....	107
IV.3 Resultados.....	111
IV.4 Discusión.....	117
IV.5 Conclusiones.....	122
Capítulo V Condiciones microambientales y dinámica de nutrientes en el Bosque Atlántico semideciduo durante la floración y muerte del bambú leñoso <i>Chusquea ramosissima</i>	124
V.1 Introducción	124
V.2 Materiales y Métodos.....	128
V.3 Resultados.....	139
V.4 Discusión.....	152
V.5 Conclusiones.....	157
Capítulo VI Ausencia de regeneración árboles luego de la floración y muerte de <i>Chusquea ramosissima</i> en el Bosque Atlántico semideciduo	158
VI.1 Introducción	158

VI.2 Materiales y Métodos.....	161
VI.3 Resultados.....	167
VI.4 Discusión.....	178
VI.5 Conclusiones.....	182
Capítulo VII Conclusiones generales	183
Anexo.....	193
Bibliografía.....	206

LISTA DE FIGURAS

Figura I.1 Modelo que explica la abundancia de bambúes en el Bosque Atlántico semideciduo de Argentina.	23
Figura I.2 Área de distribución mundial de los bambúes.	26
Figura I.3 Morfología de una planta de bambú.	27
Figura I.4 Riqueza potencial de especies de bambúes leñosos	28
Figura I.5 Distribución original y actual del Bosque Atlántico.....	30
Figura I.6 Mapa de ubicación de ambos sitios de estudio dentro del PNI.....	36
Figura II.1 Lámina foliar de <i>C. ramosissima</i> en sección transversal.....	42
Figura II.2 Lámina foliar de <i>C. ramosissima</i> en sección paradérmica.....	46
Figura II.3 Vaina de <i>C. ramosissima</i> en sección transversal..	47
Figura II.4 Culmo de <i>C. ramosissima</i> en sección transversal.	49
Figura II.5 Raíz de <i>C. ramosissima</i> en sección transversal..	50
Figura II.6 Lámina foliar de <i>C. tenella</i> en sección transversal..	52
Figura II.7 Lámina foliar de <i>C. tenella</i> en sección paradérmica.....	55
Figura II.8 Vaina de <i>C. tenella</i> en sección transversal.....	56
Figura II.9 Culmo de <i>C. tenella</i> en sección transversal.....	58

Figura II.10 Raíz de <i>C. tenella</i> en sección transversal.....	59
Figura III.1 Ubicación y distribución de las parcelas experimentales en el área de Reserva del Parque Nacional Iguazú.	71
Figura III.2 Tasa de mortalidad foliar en función del tiempo de expansión de las hojas de <i>Chusquea ramosissima</i> y <i>C. tenella</i>	81
Figura III.3 Tasa de transporte de electrones (TTE) a lo largo del día medido <i>in situ</i> en las hojas de <i>Chusquea ramosissima</i> y <i>C. tenella</i>	84
Figura III.4 Recuperación del rendimiento cuántico máximo en función del tiempo.....	84
Figura III.5 Tasa de elongación por planta en función de la luz que recibieron durante el período de crecimineto de <i>C. ramosissima</i> y de <i>C. tenella</i>	88
Figura III.6 Relación entre la tasa de crecimiento relativo y la biomasa foliar de plantas de <i>C. ramosissima</i> y de <i>C. tenella</i>	88
Figura III.7 Asignación de recursos: distribución de la biomasa final en los distintos órganos...89	
Figura III.8 Conductancia estomática medida <i>in situ</i>	91
Figura III.9 Potencial hídrico foliar a la madrugada y mediodía92	
Figura IV.1 . Localización del área de estudio en la provincia de Misiones (Argentina).....	108
Figura IV.2 Registro histórico de floraciones de <i>C. ramosissima</i>	114
Figura IV.3 Densidad de plántulas de <i>Chusquea ramosissima</i>	115

Figura IV.4 Distribución de frecuencia de las plántulas de <i>C. ramosissima</i> en las distintas clases de tamaño.....	116
Figura V.1 Técnica de la bolsa enterrada.....	134
Figura V.2 Relación entre la proporción de la radiación total promedio.	140
Figura V.3 Proporción de la radiación total promedio durante distintas estaciones entre los años 2002 y 2004..	141
Figura V.4 Contenido gravimétrico de agua en suelo.....	142
Figura V.5 Potencial hídrico del suelo.....	142
Figura V.6 Variaciones diarias de temperatura del aire al nivel del suelo	144
Figura V.7 Temperaturas promedios a lo largo de un día.....	144
Figura V.8 Contenido de nitrato y amonio en suelo durante los distintos meses del año	146
Figura V.9 Concentraciones de N y P en hojas de diferentes especies vegetales.	149
Figura V.10 Porcentaje de materia orgánica remanente de los distintos tipos de broza a lo largo de un año.....	150
Figura V.11 Efecto de la floración sobre la constante de descomposición anual (k) y los valores promedio de los mismos para los distintos tipos de brozas.....	151
Figura VI.1 Diseño general de las parcelas permanentes	162
Figura VI.2 Porcentaje de contribución de especies del sotobosque no bambúseas.....	168

Figura VI.3 Porcentaje de contribución de los distintos grupos vegetales a la biomasa total de la vegetación.....	169
Figura VI.4 Frecuencia absoluta de renovales establecidos para algunas especies presentes en el área de estudio.	173
Figura VI.5 Densidad de renovales arbóreos (individuos/m ²).....	174
Figura VI.6 Porcentaje (%) de renovales de especies arbóreas dañados físicamente y muertos durante el período 2003-2005.	174
Figura VI.7 Incremento relativo (%) en altura y diámetro en renovales de especies arbóreas durante el primer y el segundo año de crecimiento.	175
Figura VI.8 Incremento relativo en la altura de especies no-tolerantes y tolerantes a la sombra durante el primer y el segundo año de crecimiento	176

LISTA DE TABLAS

Tabla III.1 Tiempo de vida medio de las hojas ($X_{50\%}$, días) de <i>Chusquea ramosissima</i> y <i>C. tenella</i>	81
Tabla III.2 Tasa de Crecimiento Relativo (TCR), Tasa Neta de Asimilación (TNA) Eficiencia en crecimiento en elongación de culmo (ELC), Tasa máxima de Transporte de Electrones (TTE máx) y Punto de saturación (P.Sat.) de <i>C. ramosissima</i> y <i>C. tenella</i>	83
Tabla III.3 Crecimiento total promedio luego de 2 años de <i>Chusquea ramosissima</i> y <i>C. tenella</i> creciendo en dos situaciones de luz.	87
Tabla III.4 Variables de arquitectura hidráulica.....	94
Tabla IV.1 Densidad total y porcentaje de culmos de <i>Chusquea ramosissima</i> florecidos y no florecidos en una parcela permanente de 1ha.....	113
Tabla V.1 Profundidad del horizonte orgánico, espesor de la broza vegetal de bambú, contenido de fósforo (P) en suelo, tasas anuales de nitrificación amonificación y mineralización neta.	147
Tabla V.2 Tiempo estimado (años) para la pérdida del 50% y 95% de la biomasa de los distintos tipos de material vegetal.....	151
Tabla VI.1 Valores del índice de Diversidad (índice de Shannon-Wiener).....	170
Tabla VI.2 Identificación taxonómica y abundancia de renovales de árboles establecidos.....	171
Tabla VI.3 Identificación taxonómica y abundancia de renovales <30 cm de alto	177
Tabla VI.4 Porcentaje de renovales <30cm de alto en los distintos grupos ecológicos.....	178

ESTRUCTURA GENERAL DE ESTA TESIS

El trabajo de esta tesis está dividido en cuatro grandes partes definidas por uno o más capítulos cada una (Figura 1). En la primera parte (Cap. I) se desarrolla la introducción general del caso de estudio, y se brinda un marco teórico general de la temática abordada. Mediante este capítulo se introduce al lector dentro del mundo de los bambúes, describiendo sus generalidades, características particulares y se destaca la importancia del bambú *Chusquea ramosissima* en el Bosque Atlántico semideciduo de Argentina. Finalmente se enuncian los objetivos, las hipótesis centrales y el diseño experimental general. En la segunda parte se describen las características anatómicas (Cap. II) y ecofisiológicas (Cap. III) y se define el tipo y patrón de reproducción sexual que posee la especie (Cap. IV). La información generada en estos tres capítulos permite entender las características que hacen de este bambú una especie dominante y ayudan a clarificar los procesos ecológicos y fisiológicos generales que facilitan su distribución a lo largo de un gradiente de recursos. En la tercera parte se detallan los cambios producidos en la dinámica del Bosque Atlántico semideciduo cuando la especie desaparece a causa de su muerte por floración, sus efectos sobre el microclima y el ciclaje de nutrientes (Cap. V) y los cambios en el crecimiento de renovales arbóreos y en la abundancia de otras especies del sotobosque (Cap. VI). Por último, todo el conocimiento generado se integra en una conclusión general que junto a la bibliografía disponible, permitirán comprender el rol de las bambúseas y su implicancia en la dinámica y funcionamiento del Bosque Atlántico semideciduo (Cap. VII).

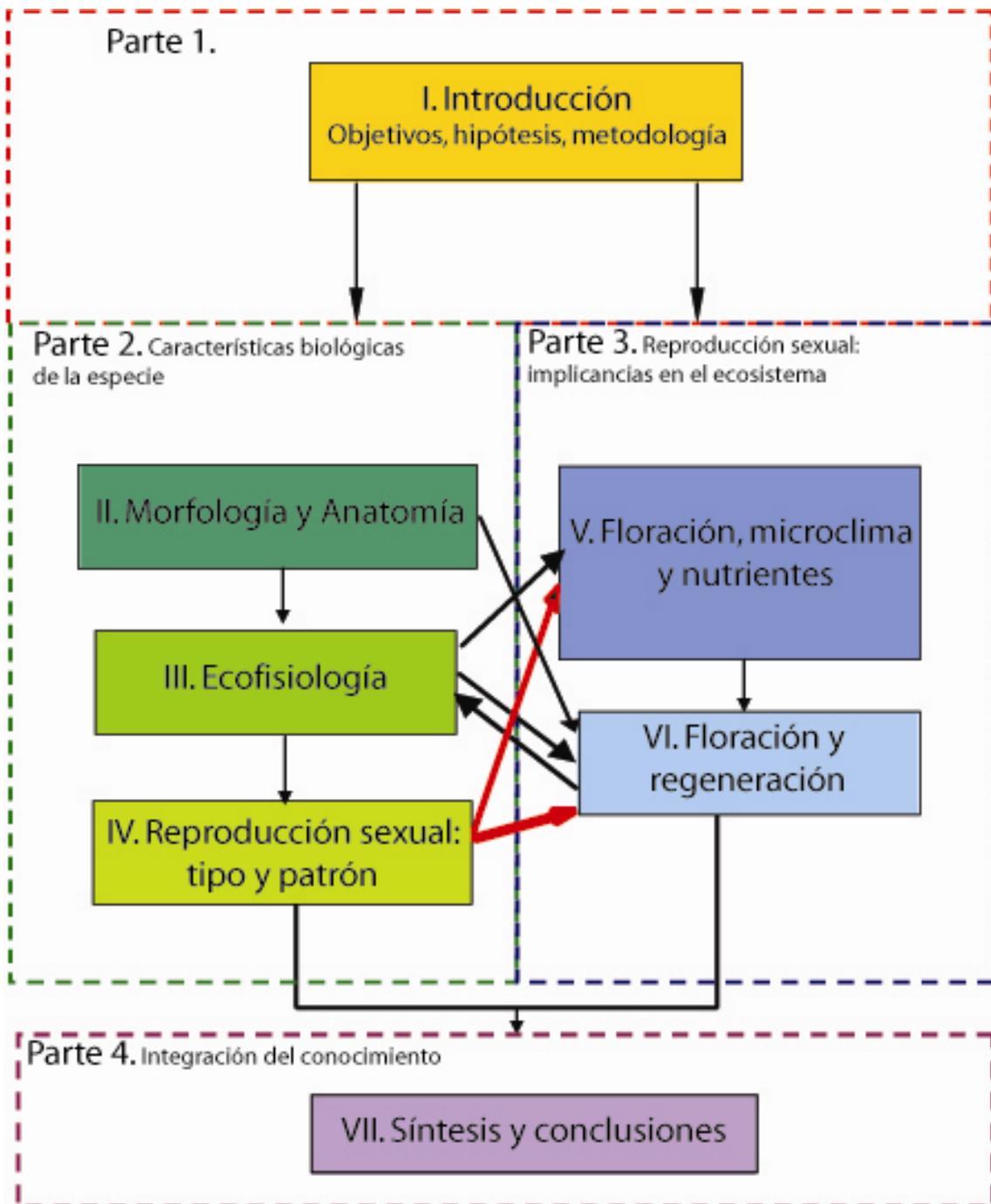


Figura 1. Diagrama de la estructura general de la tesis

Capítulo I Introducción General

I.1 Ecología, diversidad arbórea y dinámica de bosques Neotropicales.

Los bosques Neotropicales son los bosques tropicales más extensos del mundo. Se distribuyen desde el sur de México hasta el sur de Brasil y norte de Argentina. Se caracterizan por ser un sistema altamente dinámico sujeto a la influencia de un amplio espectro de procesos ambientales que varían a lo largo de un gradiente espacio-temporal (Scatena 2002; Asquith, 2002). La polinización, dispersión y germinación forman parte de la experiencia diaria al igual que la muerte y la caída de árboles. Los bosques son por lo tanto un mosaico de parches de diferentes edades y composición, producto de los disturbios ocurridos a distintos tiempos.

Un *disturbio* es un evento ocurrido en el tiempo y el espacio que modifica la disponibilidad de los recursos y algunas características del ambiente físico (White & Pickett, 1985). Entre los disturbios naturales más comunes que afectan a los bosques podemos citar la caída de árboles, terremotos, erupciones volcánicas, tornados, huracanes e incendios. Mientras que entre los de origen antropogénico podemos mencionar los cambios en el uso de la tierra y la tala selectiva. La magnitud y frecuencia de dichos disturbios son procesos que moldean el paisaje terrestre (Scatena, 1995) y juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies (Denslow, 1987; Lodge et al. 1994). En los bosques, el grado de disturbio incide en la diversidad y el patrón de regeneración de las diferentes especies de plantas, por lo cual no debe ser considerado como un simple punto de partida de un proceso de reconstrucción de la comunidad, sino como parte integral, de un proceso

dinámico que opera a largo plazo (Asquith, 2003). Los disturbios no sólo afectan la diversidad, crecimiento y germinación de especies arbóreas, sino que además tienen un rol fundamental en la diversidad y abundancia de otras formas de vida, tales como lianas, herbáceas, enredaderas, arbustos, epífitas y bambúes (Nelson, 1994; Schnitzer & Carson 2000; Campanello 2004).

En las últimas décadas, y en especial durante los últimos años, se han desarrollado estudios que permiten una mejor comprensión sobre las interacciones del bambú con la dinámica del bosque. Hoy se sabe que algunas especies de bambúes pueden constituir la vegetación dominante y jugar un papel biológico fundamental en el ecosistema donde habitan (Judziewicz et al., 1999). Estas funciones pueden ser por un lado benéficas (fijación de suelos, refugio de animales, fuente de alimento), pero por otro lado el crecimiento vegetativo exponencial y la gran producción de biomasa pueden afectar negativamente la regeneración de otras especies vegetales (Veblen et al., 1982; Nakashizuka, 1988; Taylor & Qin, 1993; Pearson et al., 1994; Gratzer et al., 1999; Narukawa & Yamamoto, 2002; Holz & Veblen, 2006; Rother, 2006; Campanello et al., 2007a), como así también la fisonomía y estructura del bosque, disminuyendo la densidad de árboles y la biomasa arbórea total (Oliveira, 2000). Incluso, se ha demostrado que podrían ocasionar una disminución de entre 30 y 50% del potencial de almacenamiento de carbono de los bosques (Silveira, 2001).

I.2 Conocimiento actual sobre la dinámica de claros en bosques subtropicales

Como se mencionó anteriormente, las bambúseas leñosas pueden ser, en los bosques, indicadoras de disturbio tanto natural como de carácter antrópico (Judziewicz et al., 1999; Campanello, 2004). A diferencia de los bosques tropicales, los bosques subtropicales presentan frecuentemente procesos de inhibición por especies nativas de

rápido crecimiento (pudiendo denominarse a estas especies nativas invasoras*) (Campanello et al., 2009). Dicho proceso es iniciado con la apertura del dosel (por mortalidad de árboles o por extracción forestal selectiva), ocasionando claros donde se incrementa la radiación solar incidente. Estas nuevas condiciones son adecuadas para el crecimiento y proliferación de especies nativas invasoras como lianas o bambúes (particularmente del género *Chusquea*), las cuales pueden ocupar rápidamente los claros abiertos en el bosque (Campanello, 2004). Estas especies producen cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema e inhiben la regeneración natural de árboles del dosel (Placci & Giorgis, 1993; Campanello, 2004; Placci & Di Bitteti, 2006; Campanello et al., 2009).

I.3 Manejo del Bosque Atlántico semideciduo de Argentina y su estado de conservación

Si bien el Bosque Atlántico semideciduo (BAs) presente en Argentina constituye uno de los fragmentos continuos de BA más grande, en algún momento todos los remanentes de bosque, incluso dentro de las áreas naturales protegidas, fueron sometidos a extracción selectiva de madera (Campanello et al., 2009). La tala selectiva es una de las formas de explotación maderera más importantes y difundidas en los bosques húmedos tropicales. La extracción selectiva convencional implica la tala de los árboles grandes de mayor valor comercial y una vez finalizadas las operaciones extractivas, el bosque es abandonado para su recuperación hasta una nueva explotación

* El término "invasor" es ambiguo, y se utiliza generalmente para referir la procedencia de una especie (e.g. nativa vs exótica), más que para denominar a un fenómeno ecológico (i.e., invasiones). Los procesos que convierten en invasoras a las especies incluyen establecimiento y dispersión local exitosa; seguido de un aumento en la abundancia de la especie e impactos negativos (Richardson et al.; 2000, Kolar & Lodge 2001). Estos procesos, son sin embargo independientes del origen de las especies (nativas o exóticas) (Thompson et al., 1995). En esta tesis se utilizó el término "invasor" para considerar los efectos de *C. ramosissima* a nivel ecológico.

(Campanello, 2004; Holz, 2007). Este tipo de disturbio puede alterar de forma significativa la dinámica de los procesos naturales, tales como la formación de claros, y aumentar varias veces su tamaño en relación a los claros producidos naturalmente. De esta manera se modifican de forma pronunciada las condiciones microclimáticas, al alterarse la cantidad de luz directa incidente, la demanda evaporativa, la temperatura, y el potencial hídrico del suelo (van Dam 2001; Campanello, 2004; Campanello et al. 2007a). Ante estos cambios, las especies de plantas van a responder dependiendo de sus características ecofisiológicas, y de su capacidad de aclimatación a dichos cambios (Campanello 2004; Bulfe, 2008). En Misiones (Argentina), particularmente la tala selectiva promueve la proliferación y el crecimiento de especies no arbóreas tales como bambúseas y lianas (Placci & Giorgis, 1993; Campanello et al., 2007a; Campanello et al., 2009). Estas especies aprovechan rápidamente el aumento en la disponibilidad de recursos, especialmente de los niveles de radiación solar, e inhiben la regeneración natural de árboles y el proceso normal de cicatrización de claros, afectando la estructura, diversidad y funcionamiento del bosque a largo plazo (Campanello et al., 2009). En el BAs, los bambúes leñosos del género *Chusquea* y *Merostachys* forman densas e impenetrables matas en claros y áreas abiertas (Tabarelli & Mantovani, 2000; Campanello et al., 2007a; Montti et al., 2010). A largo plazo, este fenómeno de degradación resulta en un bosque de baja complejidad estructural y funcional, que se caracteriza por presentar condiciones microclimáticas diferentes, baja cobertura, menor estratificación y menor diversidad arbórea.

Los resultados obtenidos por Tabarelli & Mantovani (1999; 2000) y Campanello (2004), sugieren que las bambúseas pueden desplazar a los árboles y arbustos afectando la densidad y riqueza local de especies vegetales, como así también, afectar de forma cuantitativa la llegada o dispersión de las semillas (Rother, 2006; Gallardo et al.,

2008). *Chusquea ramosissima* (Lidman), llamada comúnmente *takuarembó*, *tacuarembó* o *crisiúma* es un bambú monocárpico muy abundante en el BAs, donde crece formando grandes y densas "matas" (o stands) especialmente en sitios donde el dosel es abierto, ya que estas condiciones parecerían ser más adecuadas para su crecimiento y proliferación (Campanello, 2004). Esta especie de agresivo crecimiento produce cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema, inhibiendo la regeneración natural de árboles del dosel, disminuyendo la capacidad de cicatrización de los claros y reduciendo a largo plazo el valor forestal del bosque (Campanello et al., 2009). A pesar de ser una especie sumamente importante en la dinámica del bosque, poco se conoce sobre los efectos que podrían tener su floración y muerte, en particular sobre la dinámica de los sitios dominados por bambú. Incluso, hasta el momento no existen trabajos sobre la biología general de esta especie, conocimiento clave a la hora de comprender la dinámica de estos bosques e implementar prácticas de manejo y restauración factibles y exitosas.

En América los estudios que han documentado íntegramente los eventos de floración y muerte de bambúes y los cambios asociados al mismo son escasos (González et al., 2002; Holz & Veblen, 2006; Marchesini et al, en prensa), y en su mayoría fueron realizados en bosques templados. La infrecuente y diversa naturaleza de estos eventos y las múltiples y complejas interacciones con los procesos ecosistémicos hacen que la respuesta integrada del ecosistema a dichos eventos no sea adecuadamente conocida. La reciente floración y muerte de *C. ramosissima* ocurrida en la porción Argentina del BAs (provincia de Misiones) brindó una importante oportunidad para comenzar a investigar los efectos de este evento en la dinámica del BAs abordando el estudio desde la relación especie-ecosistema.

En el diagrama de la Figura I.1 se muestran los posibles mecanismos por los cuales un sitio de bosque puede ser colonizado por *C. ramosissima*, que una vez establecida inhibiría la regeneración natural de árboles y permanecería ocupando el sitio por largo tiempo, hasta que ocurra un posible evento de floración y muerte. Estos eventos podrían ser una oportunidad para la regeneración del bosque.

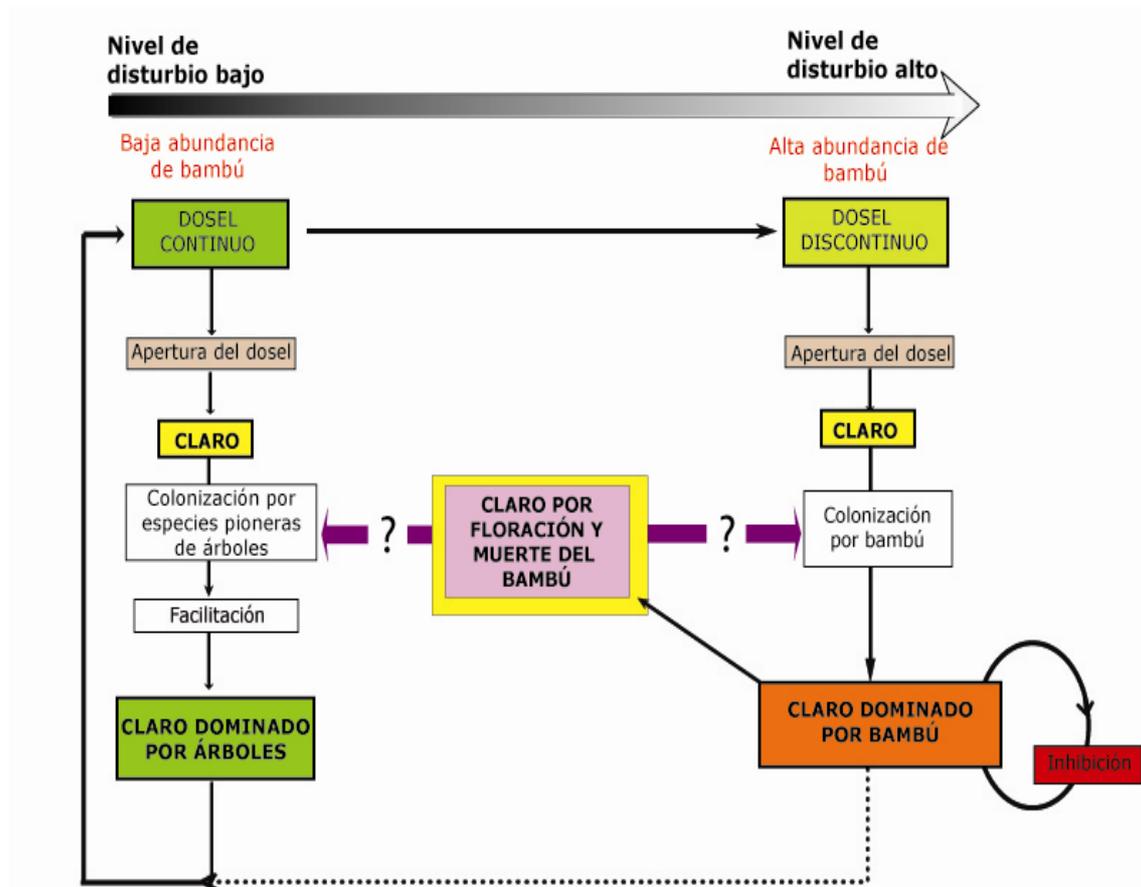


Figura I.1 Modelo que explica la abundancia de bambúes en el Bosque Atlántico semidecíduo de Argentina (modificado de Campanello et al., 2009). En bosques con disturbios naturales poco intensos (bajo), los claros son colonizados por especies de árboles pioneras y por especies tolerantes a la sombra que estaban presentes antes de la formación del claro y que se benefician por el aumento en la disponibilidad de recursos cuando este se forma. El rápido cierre parcial del dosel disminuye la probabilidad de expansión por el bambú quien requiere alta disponibilidad de luz. Los bosques con grado de disturbio alto (en general sometidos a extracción forestal) presentan claros de mayor tamaño. En estos bosques hay una mayor abundancia de bambúes que proliferan por el aumento en la disponibilidad de luz. Estas especies colonizan rápidamente los espacios que se generan lo cual lleva a una degradación sucesiva de los bosques explotados. Esta situación podría o no revertirse mediante un nuevo evento de floración.

I.4 Objetivo e hipótesis

Objetivo general

Determinar las características ecofisiológicas de *Chusquea ramosissima* que están asociadas a su gran capacidad de colonización en áreas disturbadas, y analizar si su floración y muerte constituye una oportunidad para la regeneración de las especies arbóreas del Bosque Atlántico semideciduo.

Objetivos particulares

- 1) Evaluar los caracteres morfológicos, anatómicos y fisiológicos de *C. ramosissima* y conocer la capacidad de la especie para modificar esas características en respuesta a diferentes condiciones de radiación solar con el fin de comprender de qué manera estas características se encuentran asociadas a la colonización exitosa de la especie.
- 2) Evaluar el impacto de la floración y muerte de *C. ramosissima* sobre la dinámica y funcionamiento del bosque (colonización, sucesión, reclutamiento, crecimiento, etc.) y sobre la disponibilidad de recursos (agua, luz, y nutrientes).

Hipótesis general

Dos hipótesis principales orientan este trabajo:

- 1) *Chusquea ramosissima* es una especie heliófita que presenta una gran habilidad para utilizar y optimizar el uso de los recursos limitantes y aclimatarse a diferentes condiciones ambientales gracias a la capacidad de ajuste de sus características fisiológicas y morfológicas; lo cual la convierte en una especie colonizadora muy exitosa en el bosque.

2) *Chusquea ramosissima* presenta un patrón de floración masivo y sincrónico, y debido a su abundancia en estos bosques su muerte modificará significativamente la disponibilidad de luz, la temperatura y humedad del suelo y otras características importantes de los ciclos biogeoquímicos. Esta ausencia y liberación de espacio generará condiciones adecuadas para la regeneración no sólo del bambú sino también de las especies arbóreas del Bosque Atlántico semideciduo.

I.5 Metodología general

Los bambúes: descripción del grupo

La definición de este grupo ha cambiado a lo largo del tiempo pero sobre todo en la última década gracias a la existencia de nueva información. Si bien la creencia popular considera a los bambúes como plantas asiáticas, son en realidad plantas comunes a todos los continentes (excepto Europa) (Figura I.2) y con una gran diversidad de formas y roles ecológicos y económicos (Judziedwicz et al., 1999). En términos generales, los bambúes, denominados también cañas o takuaras, pertenecen a la familia de las gramíneas (Poaceae: Bambusoideae). Específicamente en el norte de Argentina, Brasil y Paraguay se los denomina takuaras o tacuaras, término que deriva probablemente de la palabra guaraní "takua" que significa elemento punzante (Keller, 2003). De hecho, en las diversas comunidades aborígenes los antiguos nombres de los bambúes consisten en términos que muestran su aplicación práctica como elemento cortante (Keller, 2003).



Figura I.2 Área de distribución mundial de los bambúes. Modificado de Ohnrberger, 1999.

Los bambúes son plantas clonales que tienen una gran diversidad de hábitos de crecimiento (Judziedwicz et al., 1999). Se distinguen por poseer tallos subterráneos (rizomas) bien desarrollados por medio de los cuales se propagan, y tallos aéreos (culmos) con nudos sólidos y entrenudos generalmente huecos (Figura I.3). Presentan además dos tipos de hojas: las del culmo y las de las ramificaciones. Las primeras, si bien son homólogas a las hojas de las ramificaciones, tienen como función principal proteger a la yema de crecimiento, mientras que las hojas de las ramificaciones poseen una lámina bien desarrollada que permite la realización de la fotosíntesis mediante la vía de 3 carbonos (C_3) (Soderstrom & Ellis, 1987).

Estas y otras características anatómicas han permitido agrupar a los bambúes en la familia Poaceae. Sin embargo, los bambúes son más conocidos por el particular comportamiento reproductivo sexual de muchas de las especies, ya que presentan ciclos de vida largos que culminan con un único evento de reproducción sexual masivo y sincronizado (Gadgil & Prasad 1984; Judziedwicz et al., 1999). Estos eventos

reproductivos causan que todas las plantas de una población florezcan al mismo tiempo afectando grandes áreas.

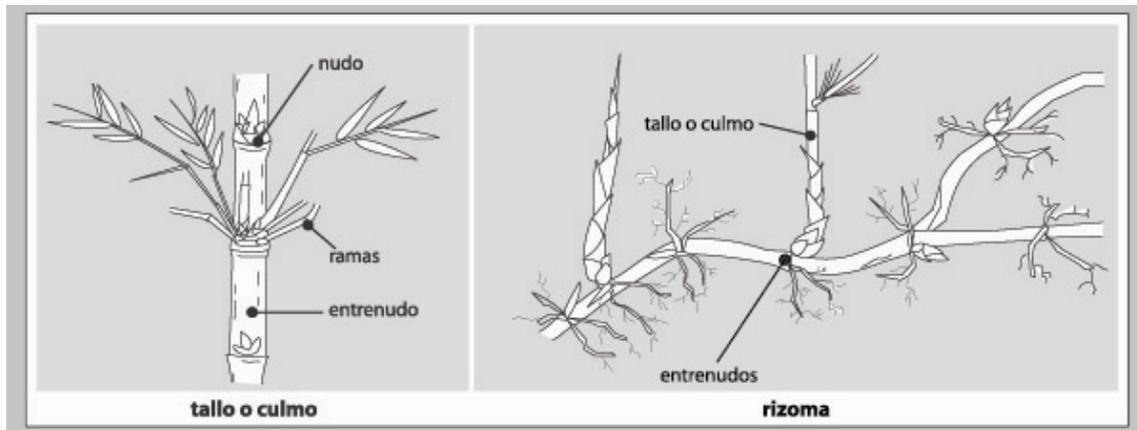


Figura I.3 Morfología de una planta de bambú. Modificado de Teresa Mejia-Saulés. Instituto de Ecología, AC México.

Se considera que este grupo de plantas tiene un único origen evolutivo (Judziewicz et al., 1999; Zhang & Clark, 2000) y que a diferencia del resto de las gramíneas evolucionaron o se adaptaron a vivir en los bosques donde lograron competir efectivamente por la luz con los árboles del dosel (Judziewicz et al., 1999). Según Clark, (1997) el ancestro común de los bambúes apareció ciertamente en las áreas bajas tropicales del hemisferio sur y luego se dispersaron hacia zonas de montañas. Actualmente se considera al Bosque Atlántico como una región de gran importancia para la diversidad de los bambúes leñosos en Sudamérica e incluso se cree que probablemente haya sido esta área el sitio de origen y evolución de los bambúes del Nuevo Mundo (Soderstrom & Calderón; 1974; Judziewicz et al., 1999).

Taxonómicamente se los agrupa dentro de la subfamilia Bambusoideae, que se divide en dos grupos más pequeños y bien definidos: los bambúes herbáceos (Tribu Olyreae) los cuales son de pequeño tamaño y con rizomas poco desarrollados, y los bambúes leñosos (Tribu Bambuseae). Estos últimos poseen rizomas y culmos fuertes y

lignificados que les permiten alcanzar grandes alturas. Hasta el momento, en el mundo se conocen aproximadamente 90 géneros y más de 1400 especies de bambúseas (Judziewicz et al., 1999; Brystiakoba et al., 2004) existiendo en América la mitad de esa diversidad (más de 45 géneros y 515 especies) (Figura I.4). En Argentina, hasta el momento se conocen 7 géneros y 23 especies nativas distribuidos desde las selvas subtropicales hasta los bosques templados del sur del país, incluyendo tanto a bambúes leñosos como herbáceos (Catálogo de plantas vasculares IB. Darwinion, 2009). En Misiones, hasta el momento se han identificado 7 especies de bambúes leñosos repartidos en los géneros *Guadua*, *Merostachys*, *Chusquea* y *Colantheia*, y numerosas especies de bambúes herbáceos (Catálogo de plantas vasculares IB. Darwinion, 2009; Montti, et al., 2010).

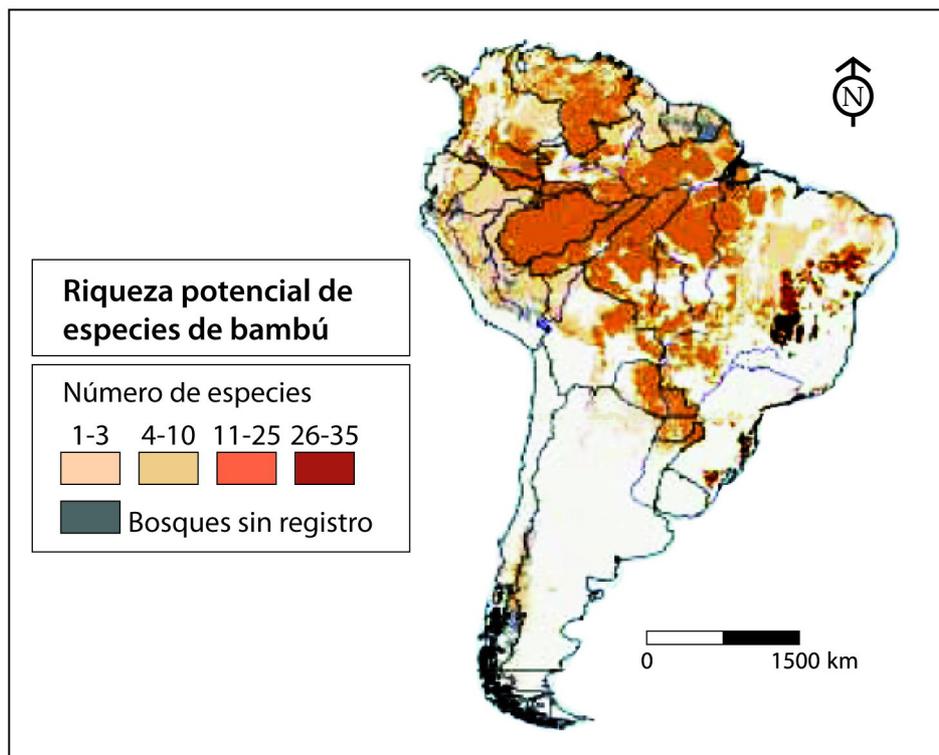


Figura I.4 Riqueza potencial de especies de bambúes leñosos, derivado de la combinación de mapas de distribución. Fuente: Bystriakova, N., Kapos, V. & Lysenko, I. 2004. Bamboo Biodiversity. UNEP-WCMC/INBAR. URL: <http://www.unep.org>.

Área de estudio

El bosque Atlántico: breve descripción ambiental y fitogeográfica.

El Bosque Atlántico (BA) presenta una extensión de 1,3 millones de km², que se distribuyen a lo largo de 3.300 km abarcando la costa Atlántica de Brasil, sudeste de Paraguay y noreste de Argentina (Galindo-Leal & Gusmao Camara, 2003) (Figura I.5). Luego de Amazonia, el BA es el área boscosa con mayor superficie de Sudamérica (Galindo-Leal & Gusmao Camara, 2003). Sin embargo, a diferencia de ésta, más del 93% de la cobertura original del BA ha sido destruida debido a la sobreexplotación maderera, la expansión de la agricultura y el desarrollo de ciudades y obras de infraestructura (Galindo-Leal & Gusmao Camara, 2003; Campanello et al., 2009) convirtiéndolo en uno de los ecosistemas tropicales más devastados (Galindo-Leal & Gusmao Camara, 2003).

Este bosque está relativamente aislado de otras masas boscosas de Sudamérica, lo cual sumado a sus particulares características ambientales favoreció la presencia de varias especies endémicas, que junto a otras miles de especies animales y vegetales representan más del 7% de las especies descritas para el planeta (Myers et al., 2000; Di Bitetti et al., 2003). El BA es altamente heterogéneo en cuanto a climas, tipos de suelo y geomorfología, debido a su gran extensión latitudinal (desde 6° hasta 32°S) y altitudinal (desde 0 m.s.n.m hasta 2.900 m.s.n.m), lo cual ocasiona un cambio en la composición florística desde la costa al interior y de norte a sur (Oliveira Filho & Fontes 2000). A partir de estas diferencias florísticas y ambientales, el BA se ha dividido en 2 grandes sub-unidades: El BA Lluvioso localizado a lo largo de la costa de Brasil y el BA semideciduo localizado hacia el interior del continente (Oliveira Filho & Fontes 2000).

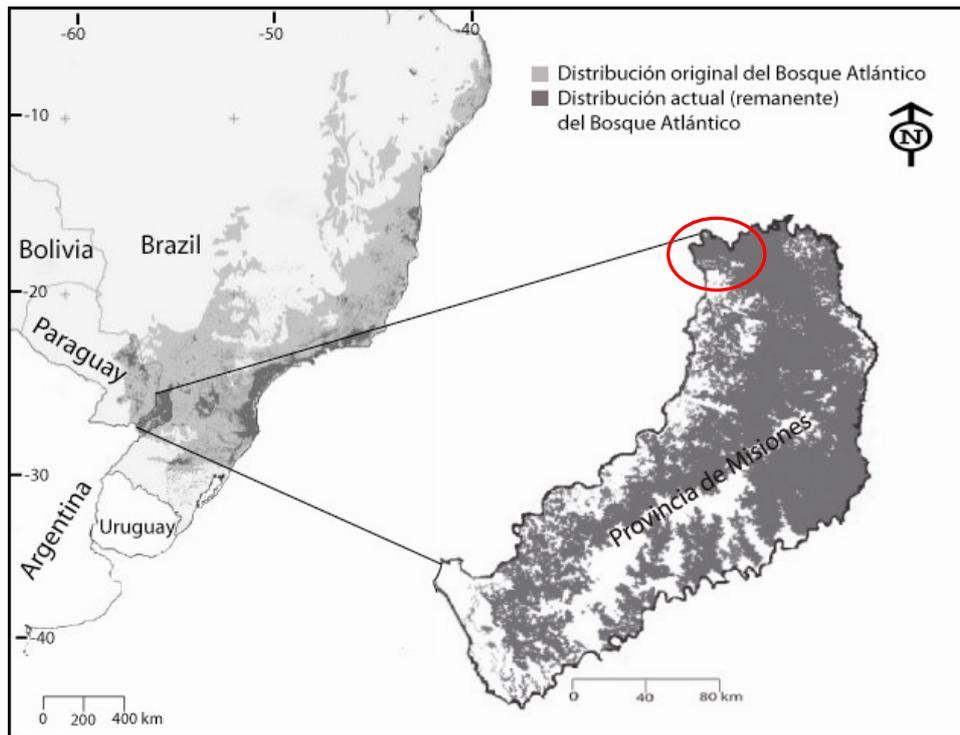


Figura I.5 Distribución original y actual del Bosque Atlántico (en gris claro se muestra la distribución original y en gris oscuro los remanentes actuales). La distribución del BA en Misiones es indicada en la derecha de la figura. El círculo rojo señala el área de estudio de esta tesis. Modificado de Campanello et al., 2009.

El Bosque Atlántico semideciduo: definición y caracterización.

Este tipo de bosque incluye la porción sur e interior del Bosque Atlántico (nordeste de Argentina, sudeste de Paraguay y sur de Brasil) y generalmente se lo incluye como parte de los extensos bosques Neotropicales clasificados por algunos autores como Bosques Tropicales Estacionales. Esta última clasificación tiene en cuenta los eventos pasados comunes, y considera a estos bosques como una nueva unidad fitogeográfica de Sudamérica (e.g. Prado & Gibas, 1993; Pennington et al., 2000). En Argentina esta formación boscosa es llamada comunmente Selva Misionera o Selva Paranaense (Cabrera & Willink, 1973); mientras que en Brasil se la denomina Mata Atlántica Interior (Galindo-Leal & Gusmao Camara, 2003). A fines de diseñar y desarrollar acciones de conservación WWF divide al Bosque Atlántico en un complejo de 15 ecorregiones diferentes, y clasifica a la región como la ecorregión del Bosque Atlántico

del Alto Paraná (Di Bitetti et al., 2003). Debido a que este bosque se caracteriza por tener una vegetación semidecidual y a que la estacionalidad está determinada por sus relativamente bajas temperaturas durante un corto invierno, y no por estacionalidad en la disponibilidad de agua, en esta tesis y con el fin de unificar terminologías llamaremos a esta formación boscosa Bosque Atlántico semidecidual (BAs).

El BAs originalmente ocupaba alrededor de 470.200 km² (Di Bitetti et al., 2003) y al igual que el resto del BA ha sufrido un drástico proceso de destrucción. La mayor parte de áreas de este bosque en Brasil y Paraguay fueron destruidas durante el siglo pasado y principios de este, mientras que en Argentina este proceso fue más leve presentando actualmente el 44% de su cobertura original (11.000 km²) en distinto estado de conservación (Holz & Placci, 2003; De Angelo, 2009) (Figura I.5). El clima de la zona se define como subtropical sin estación seca marcada, cálido, con una importante amplitud térmica y pluviométrica. Las precipitaciones promedio alcanzan los 2.000 mm anuales distribuidos a lo largo del año, considerándose al invierno como la estación menos lluviosa, aunque hacia las zonas de sierras y al norte de la provincia no existen diferencias importantes a lo largo del año. La temperatura media anual alcanza los 20° C, pero pueden registrarse heladas poco frecuentes durante el invierno (Ligier, 1999; Gatti et al., 2008). En los distintos ambientes, la temperatura varía tanto en forma temporal (noche-día, verano-invierno) como espacial, esto último dependiendo de diversos factores que operan a escalas muy diferentes como por ejemplo la altitud y la cobertura vegetal (Campanello, 2004; Gatti, 2005).

Topográficamente, el BAs se extiende desde pocos metros sobre el nivel del mar hasta los 800 m.s.n.m. (Oliveira-Filho & Fontes, 2000); existiendo áreas planas, mesetas de erosión hídrica y eólica y pendientes pronunciadas en los márgenes de los grandes ríos. Los suelos son rojos principalmente originados por la meteorización de las rocas

basálticas siendo por lo tanto ricos en arcillas caoliníticas e hidróxidos de hierro y aluminio. Poseen un pH ácido y son muy susceptibles a la erosión (Ligier, 1999).

La vegetación presenta una estructura característica de las selvas húmedas tropicales y subtropicales, cuenta con un abundante número de epífitas y lianas y varios estratos arbóreos diferenciados, con árboles que varían en altura entre los 20 y los 45 metros predominantemente perteneciente a la familia Lauraceae (*Ocotea* y *Nectandra*), Fabacea (*Lonchocarpus*, *Parapiptadenia*, *Peltophorum*, *Enterolobium*, *Machaerium*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrciaria*) y Meliaceae (*Cedrela*, *Cabralea*, *Trichilia*); un estrato de árboles menores y un denso y rico sotobosque de bambúes que pueden convertirse en especies dominantes luego de los disturbios (Campanello, 2004). Este bosque tiene una menor riqueza de especies vegetales y una mayor proporción de especies caducifolias que el BA Lluvioso (Oliveira Filho & Fontes, 2000). Entre 50 y 70 especies de árboles comparten la misma área pero ninguna de estas es dominante porque sus densidades relativas varían de acuerdo con pequeñas diferencias microclimáticas. Las especies más comunes incluyen el cedro misionero (*Cedrela fissilis*), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*), amba-í (*Cecropia pachystachya*), anchico (*Parapiptadenia rigida*), laurel negro (*Nectandra megapotámica*), laurel guaika (*Ocotea puberula*), lapacho amarillo (*Tabebuia pulcherrima*), lapacho negro (*Tabebuia heptaphyla*), Samohú o palo borracho (*Ceiba speciosa*), palmera pindó (*Syagrus romanzoffiana*), timbó (*Enterolobium contortiliquum*), cocú (*Allophylus edulis*), fumo bravo (*Solanum granuloso-leprosum*), azota caballo (*Luehea divarticata*) y 200 especies más que constituyen los diferentes estratos. Durante el invierno las bajas temperaturas ocasionan que algunas especies (entre 20 a 50% de los árboles del dosel e.g.: *P. rigida*, *C. fissilis*, *E. contortisiliquum*, y *C. trichotoma*) pierdan las hojas resultando en un incremento de la radiación solar en el sotobosque durante la época de escaso crecimiento.

Características del área de muestreo

Se trabajó mayormente en un área dentro del Parque Nacional Iguazú (PNI) y la Reserva Nacional Iguazú en la provincia de Misiones (25°31' - 25°43' S y 54°08' - 54°32' O). En conjunto el Parque y la Reserva Nacional Iguazú ocupan una superficie aproximada de 67.000 hectáreas y forman parte del bloque de selva continuo más grande del complejo del BAs. El área comprendida dentro del Parque Nacional fue sometida a explotación forestal legal hasta 1927 (Devoto y Rothkugel, 1936), pero las actividades habrían proseguido de manera ilegal hasta la creación del PNI en 1934 (S. Welchz comm. pers.). El área de Reserva permaneció además con presencia de chacras y algunas otras actividades humanas hasta cerca de la década del 80 (Placci & Giorgis, 1993). Actualmente el PNI presenta una cobertura vegetal en recuperación avanzada y con buen estado de conservación en comparación a otros bosques de la provincia de Misiones (Carpinetti, 2010; Srur et al., 2008).

Características ambientales

Como se mencionó anteriormente el PNI protege un bosque de gran complejidad estructural y con una alta variabilidad de ambientes en superficies relativamente pequeñas (Srur et al., 2008). Durante el desarrollo de esta tesis se trabajó principalmente en ambientes de selvas mixtas caracterizados por la presencia abundante de laurel (*Nectandra sp.*) y guatambú (*Balforoudendron riedelianum*). El dosel de esta zona es en general abierto (continuo en parches), mientras que el sotobosque presenta mayor disponibilidad lumínica y se encuentra cubierto especialmente por una densa cobertura de bambúes, acompañada en muchos casos por la presencia de piperáceas y tala (*Celtis iguanea*). Estas zonas, donde la estructura es más baja y abierta, son resultado del alto disturbio antrópico asociado con la extracción de especies de árboles de valor comercial y/o a disturbios naturales

(pendientes con suelos someros y pedregosos, caídas de árboles, etc.) (Srur et al., 2008). En las zonas donde el dosel es continuo el sotobosque es más húmedo y sombrío y se caracteriza por una mayor diversidad y riqueza de especies vegetales.

I.6 Diseño de muestreo.

A fin de cumplir con los objetivos y corroborar la hipótesis planteada se abordó el estudio de dos maneras diferentes: 1) Se evaluaron los caracteres morfológicos, anatómicos y fisiológicos que están asociados a la colonización exitosa de *C. ramosissima*. Estos estudios incluyeron experimentos de campo en situaciones semi-controladas donde se efectuó la manipulación de los niveles de radiación. 2) Se evaluó el patrón y tipo de floración de la especie y se realizó durante 3 años un monitoreo en el campo para evaluar efectos ecológicos del evento de floración en la regeneración arbórea y disponibilidad de recursos. Los diseños y metodologías generales se detallan a continuación:

1) Evaluación de los caracteres morfológicos, anatómicos y fisiológicos.

Estos estudios comenzaron durante el año 2005 y se midió el crecimiento y características relacionadas con la capacidad fotosintética, el uso del agua y la obtención de nutrientes de *C. ramosissima* bajo diferentes condiciones de disponibilidad de luz y se la comparó con otra especie congénérica (*C. tenella*) presente en el área de estudio. Para ello plántulas de *C. ramosissima* y *C. tenella* obtenidas en el campo, que crecieron en vivero bajo condiciones controladas de radiación solar y humedad durante un mes, fueron seleccionadas al azar para ser utilizadas en los experimentos de campo. Las mismas se sometieron a dos situaciones contrastantes de radiación solar (alta: >20% y baja <10%). Se utilizaron 40 parcelas de 15x15m, de las cuales 20 se ubicaron en claros naturales (alta radiación) y la mitad

restante en áreas con dosel arbóreo cerrado (baja radiación) (Figura I.6a). Los detalles se describen en el capítulo III.

2) *Evaluación del patrón y tipo de floración de la especie*

Los estudios sobre las consecuencias ecológicas de este evento reproductivo se realizaron en el área intangible del Parque Nacional Iguazú (PNI) (Figura I.6b). Dentro de esta área se seleccionaron sitios donde el bambú estaba florecido y muerto y sitios donde aún se encontraba vivo. Se seleccionaron al azar 20 sitios donde se instalaron 20 parcelas permanentes de 50 x 50 m en ambas situaciones: 10 parcelas donde el bambú (*C. ramosissima*) floreció y murió y otras 10 parcelas donde el bambú estaba vivo (parcelas control). Dentro de cada parcela se instalaron sub-parcelas para llevar a cabo los distintos estudios, los cuales se describen en detalle en los capítulos IV, V y VI. Los estudios relacionados a estos objetivos comenzaron en el año 2002 para poder obtener información suficiente que permita evaluar los efectos poblacionales y ecosistémicos de la floración en un tiempo considerable.

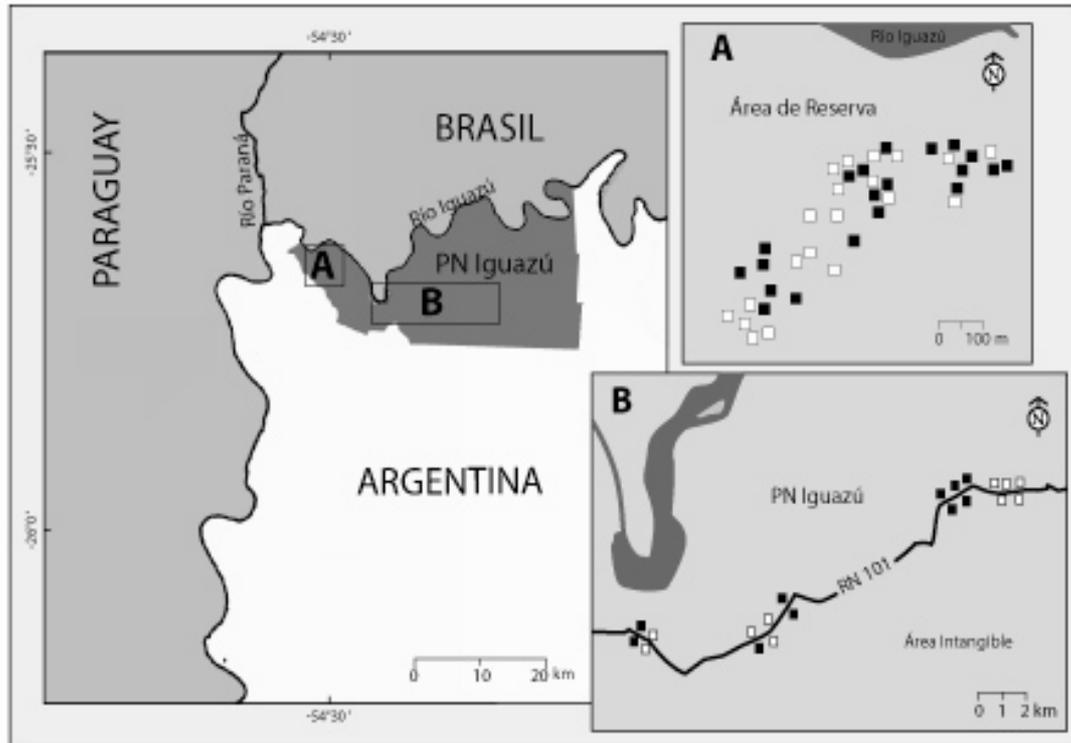


Figura I.6. Mapa de ubicación de ambos sitios de estudio dentro del Parque Nacional Iguazú. a) Distribución de las parcelas en el área de Reserva los cuadros blancos corresponden a parcelas con alta radiación (claros) y los negros a las parcelas de baja radiación solar (sotobosque). b) Distribución de las parcelas en el área Intangible. Los cuadrados blancos corresponden a parcelas florecidas y los negros a parcelas control.

Capítulo II Características anatómicas de dos bambúes congenéricos del Bosque Atlántico semidecidual: *Chusquea ramosissima* y *Chusquea tenella*

II.1 Introducción

A las subfamilias de las Poáceas se las distingue generalmente por los caracteres morfológicos asociados a la inflorescencia. Sin embargo, algunos miembros de estas subfamilias, como los bambúes, presentan en toda su vida un único evento de floración, el cual puede ocurrir luego de largos períodos de crecimiento vegetativo. En este tipo de casos, donde las floraciones son inusuales y la obtención del material vegetal es incompleto, los caracteres anatómicos junto a otros caracteres adicionales pueden ser muy útiles para clasificar taxonómicamente a los bambúes (Ellis, 1986; Londoño et al., 2003). Paradójicamente, los estudios sobre su anatomía y morfología no han sido tan ampliamente desarrollados como en otras subfamilias de las Poáceas (Ellis, 1986; Vieira et al., 2002).

Algunos autores (Grosser & Liese 1971, 1973; Calderón & Soderstrom, 1973; Soderstrom, Hilu, Campbell & Barkworth, 1987; Ellis, 1986; Liese 1998; Liese & Grosser, 2000; Vieira et al., 2002; Rúgolo & Rodríguez, 2002; Oliveira et al., 2008) realizaron la descripción morfológica y anatómica de algunas especies de bambúes. Sin embargo, varias especies, particularmente americanas, permanecen aún sin ser estudiadas.

Los bambúes se diferencian principalmente de las otras gramíneas por presentar una distintiva anatomía foliar, la cual en muchos casos puede usarse como diagnóstico (Soderstrom, et al., 1987, Londoño, 2003). En vista frontal la epidermis de las hojas presenta células silíceas verticalmente orientadas (Ellis, 1986; Soderstrom & Ellis, 1987; Londoño, 2003), y en vista transversal, un mesófilo no radiado donde se pueden observar fácilmente las células armadas y las células fusoides las cuales están íntimamente relacionadas con la actividad fotosintética (Soderstrom & Ellis, 1987; Judziewicz, et al., 1999, Londoño, 2002; 2003). Otros estudios (i.e.:Grosser & Liese, 1971; 1973; Liese, 1998; Soderstrom et al., 1987; Ding & Zhao 1994; Liese & Grosser, 2000), demostraron que la anatomía del culmo puede ser útil para delimitar tribus y subtribus de bambúes, e incluso permitiría identificar especies. Sin embargo, la información anatómica y biológica disponible, especialmente para los bambúes leñosos de América, es incompleta y estudios adicionales son aún necesarios.

En el Bosque Atlántico semideciduo, el género *Chusquea* se encuentra representado por dos especies ampliamente distribuidas: *C. ramosissima* Lindm. y *C. tenella* Nees. Estas especies son componentes importantes del sotobosque, particularmente en áreas abiertas o disturbadas, donde constituyen uno de los determinantes más importantes de la dinámica de estos bosques (Campanello et al., 2007). Ambas especies presentan una distribución geográfica similar (sudeste de Brasil, noreste de Argentina, este de Paraguay y norte de Uruguay), con la excepción de *C. tenella* en Paraguay y *C. ramosissima* en Uruguay (Judziewicz et al., 1999; L. Clark, com.pers.). Los usos dados por el hombre a ambas especies se encuentran restringidos a herramientas, artesanías y a veces empleadas en medicina o rituales mágicos por parte de los Mbya Guaraní. Algunos colonos suelen incluso usarlas como forraje alternativo del ganado en las zonas agrícolas.

Estudios anatómicos detallados de especies tan estrechamente relacionadas podrían ayudar a identificar especímenes cuando no están con flores. Asimismo, también podrían ayudar a comprender el significado adaptativo de algunos caracteres biológicos y ecofisiológicos del género *Chusquea* spp. Teniendo en cuenta los antecedentes mencionados, el **objetivo** de este capítulo fue describir los caracteres anatómicos de *Chusquea ramosissima* y compararlos con la única especie congénérica presente en el área de estudio, *C. tenella*.

II.2 Materiales y Métodos

Se colectaron 3 ejemplares completos de ambas especies en áreas boscosas cercanas al Parque Nacional Iguazú (Misiones, Argentina). Previo al análisis histológico, el material vegetal (hojas del follaje, vainas caulinares, culmos y raíces adventicias) fue fijado en etanol 70°GL (Jensen, 1962). Posteriormente se realizaron cortes transversales de los distintos órganos mediante la utilización de un micrótopo de mesa. Para la caracterización del culmo sólo se realizaron cortes de los entrenudos. Con el fin de facilitar los cortes de los órganos más duros (culmos y raíces), varias secciones de los mismos fueron sometidos a autoclave a 120°C por 4 h durante 3 días con glicerina comercial y agua destilada. Los órganos más blandos (hojas y vainas) en cambio fueron hervidos durante 1 minuto en glicerina–alcohol 1:1. Inmediatamente estos cortes fueron clarificados en una solución de hipoclorito de sodio (30%) + cloro activo al 2% durante 2 días. Posteriormente se lavaron con agua destilada y se tiñeron con Azul de Alcian + Safranina en relación 5:1 o 6:1. Luego de la coloración, los cortes fueron sometidos a una serie alcohólica creciente (Johansen, 1940) y finalmente montados en láminas de vidrio (portaobjetos) utilizando resina sintética (Paiva et al., en prensa).

Para complementar las observaciones anatómicas se realizaron análisis de la epidermis foliar en vista frontal. Para ello, pequeñas muestras rectangulares de hojas fueron disociadas con la solución de Franklin (Franklin, 1945). Las secciones de epidermis obtenidas por este método fueron lavadas con agua destilada y teñidas con azul de metileno (1%) y bórax (1%). Esta tintura facilitó la identificación de los depósitos de sílice. Las secciones se montaron en portaobjetos mediante la utilización de glicerina (50%) (Pulvis et al., 1964). La descripción histológica se realizó en base a lo establecido por Metcalfe (1960) y Ellis (1976; 1979), mediante un microscopio Olympus CX 31. Las secciones fueron fotografiadas con una cámara digital Olympus Camedia C7070 en el Instituto de Ciencias Biológicas, Dpto. de Botánica de la Universidad de Brasilia (UnB). Todos los análisis histológicos fueron realizados en el laboratorio de Anatomía Vegetal de dicha Universidad.

II.3 Resultados

Chusquea ramosissima

Características foliares en sección transversal

Las hojas presentaron formato linear con pequeñas ondulaciones en la cara adaxial y una nervadura principal (Figura II.1a). Las semiláminas fueron ligeramente asimétricas, y en consecuencia se observaron bordes redondeados y asimétricos (Figura II.1b, c); los cuales presentaron en los márgenes tejido esclerenquimático, fibras y parénquima fundamental asociado a los haces vasculares. El tejido esclerenquimático presentó mayor desarrollo en la cara abaxial y en los márgenes (Figura II.1d, e).

La nervadura principal (quilla) se diferenció de las demás nervaduras por poseer 2 haces vasculares de 1º orden. El tejido conductivo (xilema y floema) se observó rodeado por 2 delgadas vainas de tejido esclerenquimático, que se extendían

principalmente hacia la cara abaxial en forma arqueada. A ambos lados de la nervadura principal pudieron apreciarse fácilmente las células fusoides (Figura II.1d). A lo largo de toda la hoja se observaron haces vasculares de 1°, 2° y 3° orden (Figura II.1c, d, e). Los haces vasculares de 1° orden presentaron forma circular y buen desarrollo. Los de 2° orden fueron similares a los anteriores y se localizaron cercanos a la cara abaxial con disposición 5-7 y una distancia intervenal de más de 5 células. Ambos haces estuvieron rodeados por una vaina bicelular de pequeñas células parenquimáticas levemente lignificadas (Figura II.1e). Estas vainas a veces estuvieron interrumpidas por extensiones de esclerénquima hacia la cara abaxial. En los bordes de la lámina foliar se encontraron escasamente diferenciados los haces vasculares de 3° orden (Figura II.1c).

El mesófilo fue homogéneo y estuvo constituido por células armadas, células fusoides y varias hileras de células parenquimáticas ubicadas entre las células epidérmicas (Figura II.1f). Las células armadas presentaron distribución en dos hileras en la fase adaxial y una sola hilera en la cara abaxial. Estas células bien desarrolladas presentaron paredes delgadas e invaginadas hacia el interior, y dentro de ellas se observaron los cloroplastos. Las invaginaciones o lóbulos, dividen a la célula en compartimentos verticalmente orientados hacia ambos lados de la hoja pero siendo más notorios hacia el interior. Las células fusoides fueron fácilmente diferenciables por ser traslúcidas y aguzadas y se localizaron a ambos lados de los haces vasculares. Entre células adyacentes se encontraron 3 o más elementos de clorénquima (Figura II.1f).

La epidermis en la cara adaxial presentó una fina cutícula, células epidérmicas rectangulares de tamaño uniforme y paredes engrosadas en la cara periclinal superior (Figura II.1f). Las células buliformes fueron traslúcidas e infladas y formaron grupos de 3 o 4 elementos distribuidos en forma de abanico, constituyendo más del 50% del

mesófilo. Las células síliceas de forma rectangular se presentaron solitarias, frecuentemente cerca de las fibras que rodean a los haces vasculares. Los estomas de la cara adaxial no fueron muy abundantes, pero cuando estaban presentes se localizaban en el mismo plano que las células epidérmicas, presentando células subsidiarias de forma triangular con prolongaciones (papilas) que los recubren y cámaras subestomáticas bien desarrolladas.

La epidermis de la cara abaxial presentó características similares a la cara descrita anteriormente pero se diferenció por la ausencia de células buliformes y una alta densidad de estomas (Figura II.1f). Se observaron también largos y aciculados macrotricomas de base bulbosa, localizados de forma opuesta a los haces vasculares.

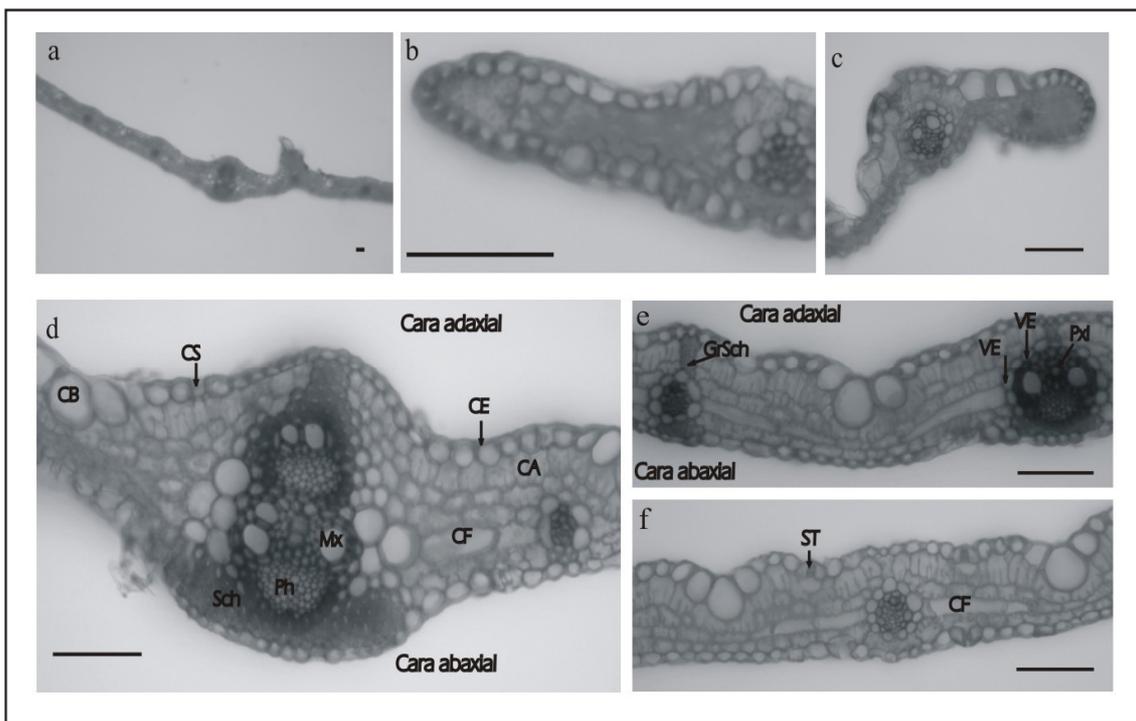


Figura II.1 Lámina foliar de *C. ramosissima* en sección transversal. a) Vista general 20X. b, c) Bordes de lámina foliar y fibras epidérmicas 40X. d) Haz central: haz vascular de 1º orden, (CB) cél. buliformes, (CS) cél. síliceas, (CA) cél. armadas, (CF) cél. fusoides, (Sch) esclerénquima, (Ph) floema, (MX) metaxilema. 40X. e) Esclerénquima discontinuo en posición sub-epidérmica y extensión (GrSch). Hazes vasculares rodeados por vaina interna y externa (VI, VE). 40X. f) Mesófilo homogéneo, cél. fusoides (CF) y estoma en cara adaxial (ST). 40X. Escala: barra = 1mm.

Características foliares en sección paradérmica (cara adaxial).

Las células largas intercostales fueron rectangulares y variaron en tamaño. Entre 1 o 3 células largas se observó un par de células cortas (Figura II.2a). Estas células, que forman un par conocido como células silica-suberosas de bordes crenados, también pudieron observarse entre los estomas. Ocasionalmente, se observaron de forma aislada y con un tamaño mayor que las células interestomáticas cortas (Figura II.2a). Las células bulbiformes de forma rectangular presentaron paredes sinuosas e irregulares, dispuestas en hileras de 3 células (Figura II.2a).

Los estomas se situaron a ambos lados de la zona costal constituyendo usualmente una o dos hileras. En una de las columnas de estomas se observaron células largas interestomáticas, mientras que la otra presentó 3 o más de estas células ocasionalmente separadas por un par de células silico-suberosas (Figura II.2a). Los estomas presentaron formato triangular con células subsidiarias anchas y notablemente angulares con el ápice orientado hacia el exterior. Al igual que otras especies de esta subtribu, *C. ramosissima* exhibió papilas refractivas en las células guardianas. Las espinas fueron unicelulares, fácilmente distinguibles con una base dilatada de tamaño medio y el extremo terminal en punta y más corto que la base. Generalmente se distribuyeron en la zona costal formando una fila simple, pudiendo también presentarse entre otras células en la zona intercostal (Figura II.2a).

Los microtricomas, también llamados micropelos o pelos cortos correspondieron al tipo panicoide, fueron bicelulares constituidos por una célula basal y una célula apical en forma de varilla. Debido a que estos elementos poseen paredes celulares finas y frágiles (especialmente la célula apical), en muchas ocasiones no pudieron observarse y fue difícil determinar su forma. Los macrotricomas o macro pelos, fueron irregulares,

largos con extremos sumamente aguzados y con paredes usualmente gruesas. Se localizaron en la zona costal, aparentemente sin célula especializada en la base.

En la zona costal se observaron dos tipos de células silíceas en posición horizontal, con forma de cruz y en forma de silla de montar (Figura II.2a). Estas últimas fueron de mayor tamaño y sus dimensiones verticales eran aproximadamente iguales a las células cortas o largas adyacentes. En los bordes de la zona intercostal y cercano a los estomas se localizaron células silíceas en posición vertical. Estos cuerpos fueron levemente rectangulares, a veces con bordes ligeramente crenados y con dimensiones verticales aproximadamente iguales o mayores a las células cortas o largas adyacentes (Figura II.2a). Las células suberosas se encontraron asociadas a estos cuerpos silíceos.

Características foliares en sección paradérmica (cara abaxial)

La zona costal de esta cara estuvo formada por 6 columnas de células epidérmicas rectangulares de paredes crenadas y dos hileras de células silíceas. Mientras que la zona intercostal la constituyeron 12 columnas de células largas con paredes fuertemente crenadas, células cortas, células silíceas, estomas, micro y macrotricomas y espinas (Figura II.2b).

Las células largas intercostales fueron rectangulares y de variados tamaños. Entre 1 o 2 de estas células se localizó un par de células cortas (Figura II.2b), las cuales se presentaban aisladas y ocasionalmente en la base de los microtricomas. No se presentaron en esta cara células buliformes. Los estomas fueron muy abundantes y estuvieron localizados a ambos lados de la zona costal, usualmente formando 3 columnas. Presentaron una sola célula interestomática entre estomas sucesivos, y fueron de forma triangular ya que las células subsidiarias eran anchas y angulares (Figura II.2b). Presentaron también papilas refractivas. Las espinas se distribuyeron en

la zona intercostal, con la base de tamaño estimado medio-largo y ápice de tamaño menor (Figura II.2b). Los micropelos, presentaron la célula distal más larga e inflada que la célula basal, con el extremo generalmente redondeado en forma de domo (Figura II.2b). Los macro-pelos fueron similares a los presentes en la cara adaxial.

En la zona costal se observaron 2 tipos de células silíceas en posición horizontal: en forma de cruz con bordes irregulares y en forma de halterios (bilobados). Estos últimos fueron elongados, presentando el eje mayor alineado paralelo al eje largo de la hoja (Figura II.2b). Hacia los bordes de la zona costal y cercano a los estomas, las células silíceas se localizaron en posición vertical y estuvieron asociados con las células cortas. Fueron de forma levemente rectangular con iguales dimensiones que las células cortas (Figura II.2b). Células suberosas estuvieron presentes en pares junto a los cuerpos silíceos

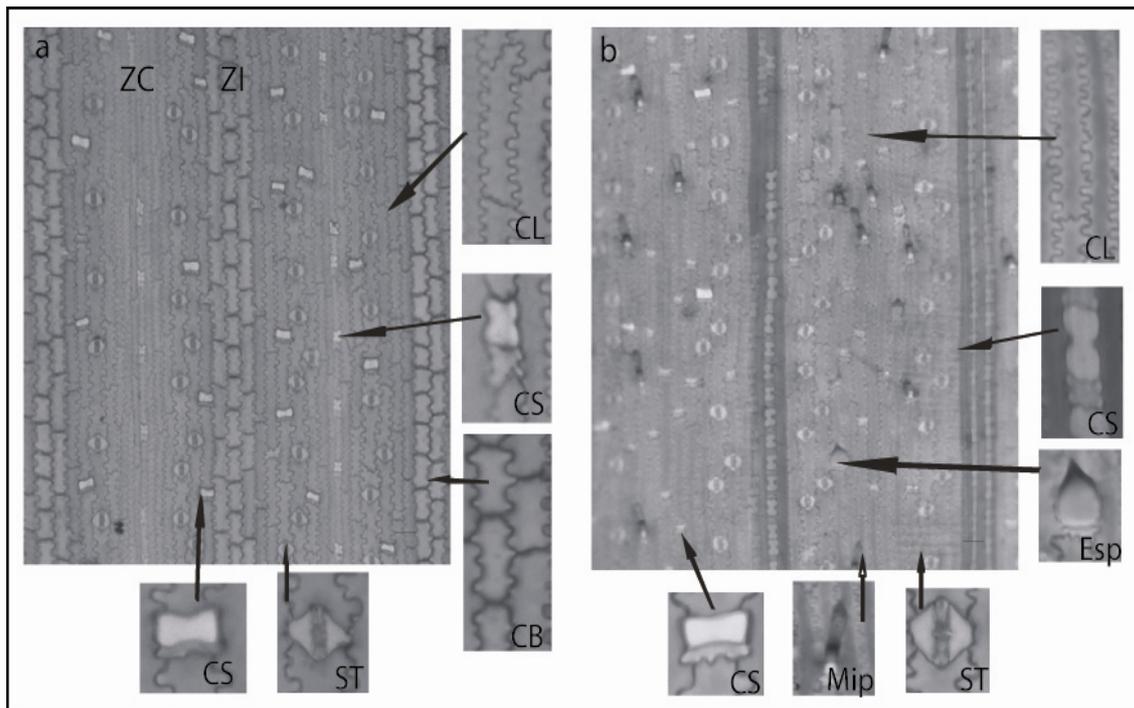


Figura II.2 Lámina foliar de *C. ramosissima* en sección paradérmica a) Vista general de la cara adaxial. b) Vista general de la cara abaxial. Zona costal (ZC), zona intercostal (ZI), células silíceas en posición vertical y horizontal (CS), estomas (ST), células largas de paredes sinuosas (CL), células buliformes (CB), micropelos (Mip) y espinas (Esp). 10X. Escala: barra= 1mm.

Características de la hoja de la vaina en sección transversal

En general la vaina presentó similitudes con la lámina foliar descrita anteriormente. Sin embargo, se diferenció de esta última por su forma involuta, por su mayor desarrollo en la zona central, con pequeñas ondulaciones en la cara abaxial, y por la ausencia de células buliformes (Figura II.3).

La epidermis se constituyó por células epidérmicas, células silíceas de forma rectangular, macrotricomas, microtricomas y espinas. En la cara interna, las células epidérmicas carecen de espacios intercelulares y forman una camada continua. Presentó algunos estomas pero en general fueron raros. El mesófilo fue homogéneo, constituido de células parenquimáticas isodiamétricas y sin espacios intercelulares. Las fibras se distribuyeron en forma discontinua y generalmente asociadas a los haces

vasculares o en posición subepidérmica en la región abaxial. En la región central se observaron 4-5 haces vasculares de 1° y 2° orden, de forma circular y estructuralmente similares a los presentes en la lamina foliar, pudiendo presentarse de forma intercalada, cercanos a la cara abaxial y rodeados por vainas de células sin prolongaciones hacia cualquiera de las caras (Figura II.3).

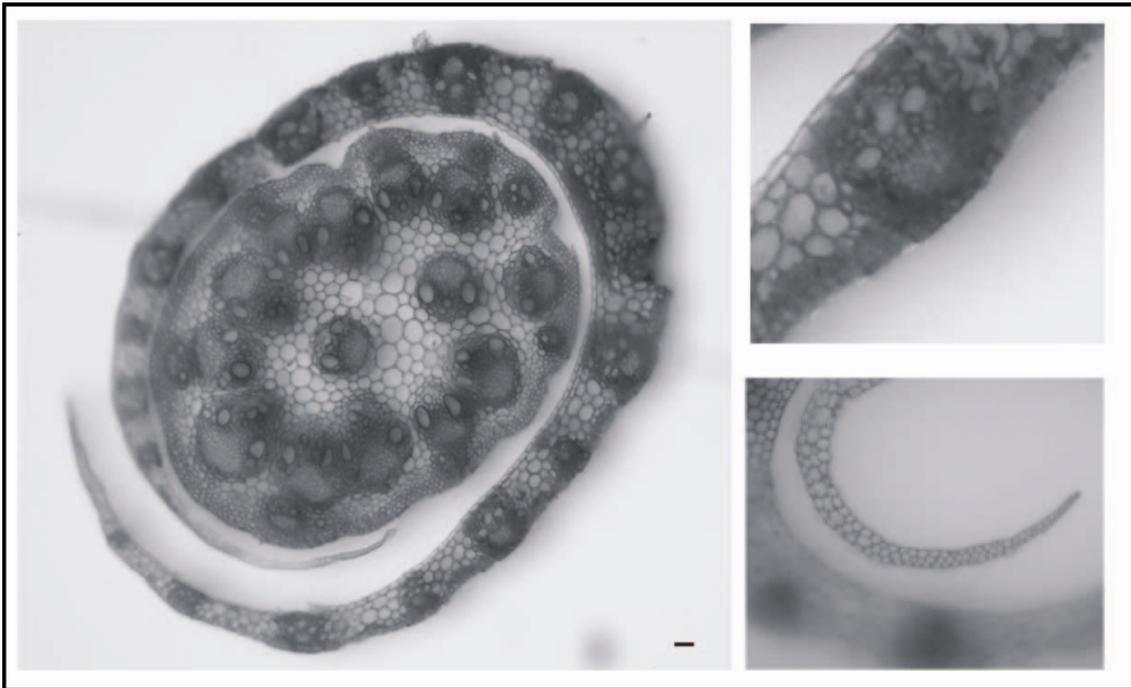


Figura II.3 Vaina de *C. ramosissima* en sección transversal. Vista general. Las imágenes de la derecha muestran en detalle la epidermis y sus células, el mesófilo con haces vasculares y los márgenes o bordes de la vaina. 10X. Escala: barra = 1mm.

Culmo

En vista transversal *C. ramosissima* presentó un culmo cilíndrico y macizo cubierto por una delgada cutícula. La epidermis estuvo constituida por células cuadradas de paredes lignificadas (especialmente la pared periclinal), células epidérmicas comunes, células silíceas, estomas, micropelos, macropelos y espinas. (Figura II.4a). El córtex estuvo constituido por una hilera de células subepidérmicas lignificadas (exodermis) y entre 3 a 4 hileras de células parenquimáticas y espacios intercelulares (Figura II.4a).

La distribución de los haces vasculares es coincidente a la de otras bambúseas. En general el tamaño de los mismos se incrementa desde la periferia hacia la parte interna del culmo, mientras que la densidad disminuye en la misma dirección a medida que aumentan las células parenquimáticas entre ellos (Figura II.4b). Al igual que en las otras especies de bambúes el culmo puede dividirse en 3 zonas. La primera llamada también región periférica, presenta numerosos y pequeños haces vasculares cilíndricos de 1° orden de tipo III (Grosser & Liese, 1971), rodeados de esclerénquima cortical; y distribuidos en tejido parenquimático (Figura II.4c). Es en esta zona donde el esclerénquima es más abundante en comparación a las otras tres. Los haces vasculares consisten en floema más o menos desarrollado, 2 vasos de metaxilema y en algunas ocasiones lagunas protoxilemáticas.

La segunda zona o de transición (Figura II.4d) posee haces vasculares de 1° orden de tipo IV (Grosser & Liese, 1971), rodeados escasamente por vainas de esclerénquima que se desarrollan sobre el metaxilema, protoxilema y floema. La tercera región o central (Figura II.4e) estuvo constituida por grandes células parenquimáticas con espacio intercelulares y haces vasculares de 1° orden de tipo de IV. El parénquima constituye el tejido de crecimiento y contribuye a la estabilidad y flexibilidad del culmo. En esta zona, los haces vasculares presentaron su mayor tamaño y maduración, y las fibras que los rodean estuvieron simétricamente localizadas y fueron de tamaño similar.

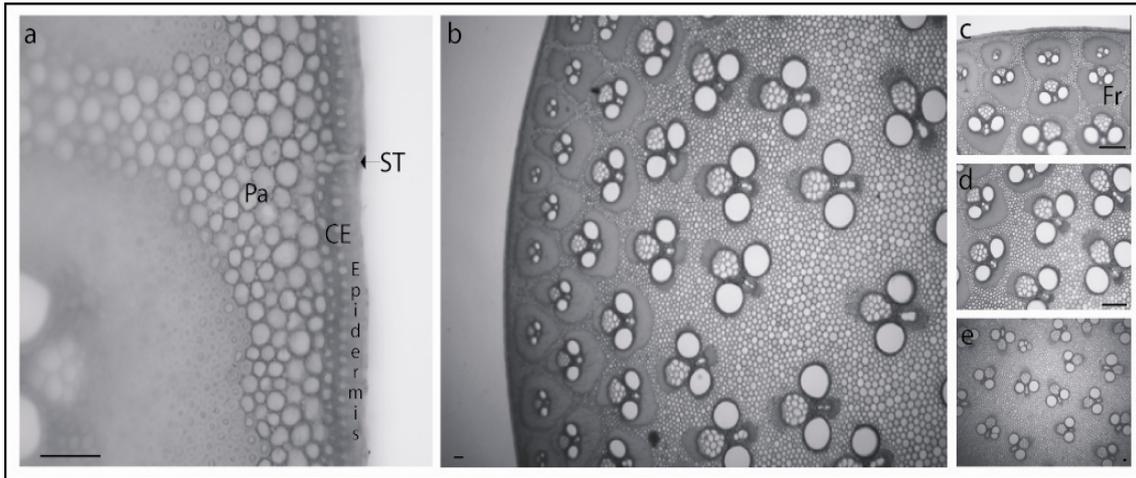


Figura II.4 Culmo de *C. ramosissima* en sección transversal. a) Epidermis constituida por células cuadradas de paredes lignificadas, células epidérmicas comunes (CE) y estoma (ST). Cortex constituido por células parenquimáticas de paredes delgadas. 40X. b) Vista general. 10X. c) Región periférica y haces vasculares rodeados de fibras (Fr). 40X. d) Región de transición y haces vasculares colaterales. 40X. e) Región central constituida por células parenquimáticas, espacios intercelulares y haces vasculares de 1º orden. 10X. Escala barra = 1mm.

Raíz

Presentó una raíz cilíndrica rodeada por una cutícula fina. La epidermis estuvo constituida por células epidérmicas comunes y largos pelos radiculares. (Figura II.5a). El córtex externo estuvo formado por la exodermis y una fila de células cuadradas (Figura II.5b) y 3 hileras de células parenquimáticas de paredes engrosadas asimétricamente y sin espacios intercelulares.

El córtex interno lo formaron 17 hileras de células parenquimáticas asimétricas y espacios intercelulares. La última hilera de células no presentó espacios intercelulares y tuvo las paredes periclinales muy engrosadas (Figura II.5c). Las células de la endodermis se dispusieron de forma apretadas entre ellas, sin espacios intercelulares y con las paredes internas engrosadas en forma de U. Por debajo de la epidermis, más de 5 hileras de células se constituyen en el periciclo (Figura II.5c). El mismo presentó más de 20 vasos metaxilemáticos de diferente tamaño, que se distribuyeron en 2

arcos. En la zona más interna de la raíz se observó una médula homogénea constituida por células parenquimáticas de paredes finas y separadas por pequeños espacios intercelulares (Figura II.5a).

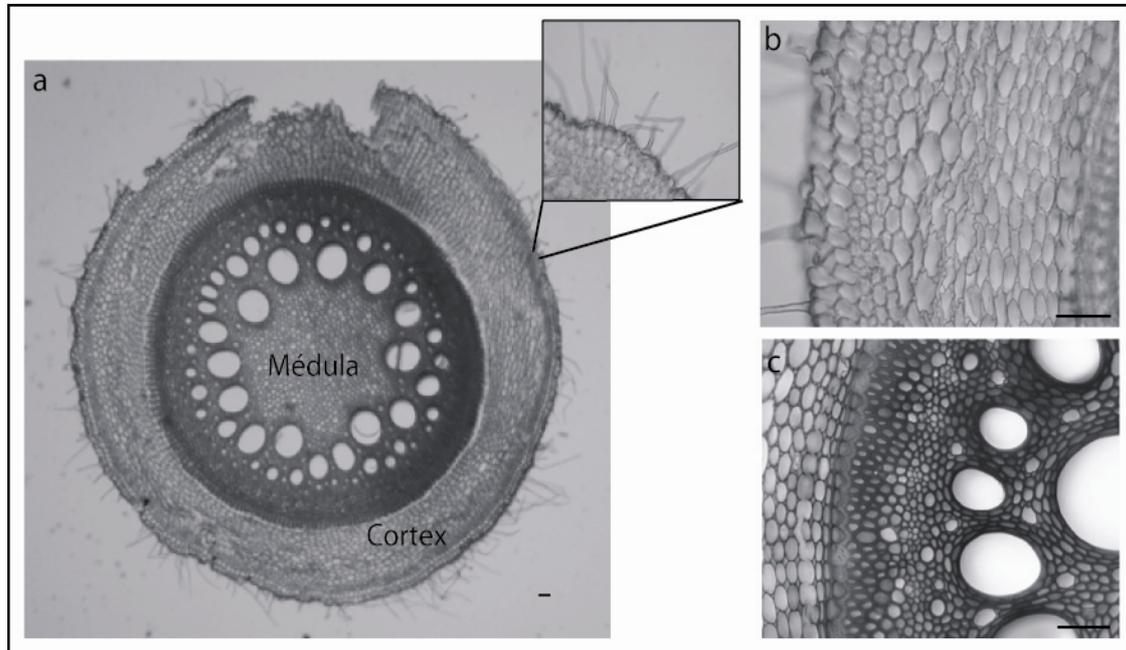


Figura II.5 Raíz de *C. ramosissima* en sección transversal. a) Vista general: metaxilema distribuido en 2 arcos, observándose claramente la médula, el córtex y los pelos radiculares. 4X. b) Exodermis compuesta por células epidérmicas y pelos radiculares. Hipodermis formada por una fila de células cuadradas. 40X. c) Córtex interno: la última fila de células sin espacios intercelulares y las paredes periclinales engrosadas. 40X. Escala: barra = 1mm.

Chusquea tenella

Características foliares en sección transversal

Las hojas presentaron forma lineal con pequeñas ondulaciones en la cara adaxial (Figura II.6a). Los extremos fueron asimétricos: uno redondeado y el otro acicular (Figura II.6b, c). Ambos presentaron tejido esclerenquimático, fibras y células silíceas en diferente proporción, y tricomas terminales en la zona más externa.

La nervadura principal (quilla) se diferenci6 notablemente de las dem6s nervaduras y estuvo constituida por 2 haces vasculares de 1° orden. Hacia la cara adaxial se observ6 una gu6a de fibras esclerenquim6ticas que acompa±an al haz vascular central, pero hacia la cara abaxial la gu6a fue m6s ancha y arqueada (Figura II.6d). No se observaron c6lulas fusoides.

Las hojas presentaron haces vasculares de 1° y 2° orden bien desarrollados de forma circular (Figura II.6e). Dichos haces se localizaron cercanos a la cara abaxial en disposici6n 5-9 y con distancia intervenal de m6s de 5 c6lulas armadas. Los haces vasculares de 1° orden estuvieron rodeados por 2 vainas completas de c6lulas y no presentaron prolongaciones. La vaina externa estuvo constituida por grandes c6lulas parenquim6ticas; mientras que la vaina interna por peque±as c6lulas de paredes engrosadas pudiendo a veces ser interrumpida generalmente cerca del xilema (Figura II.6e). Las vainas que rodean los haces vasculares de 2° orden fueron similares a las anteriormente descritas, pero con c6lulas m6s peque±as y menos lignificadas que se prolongan hacia la cara adaxial. El tejido esclerenquim6tico fue discontinuo y se localiz6 en general asociado a los haces vasculares y a los bordes de la hoja.

El mes6filo fue homog6neo, sin espacios de aire asociados. Se constituy6 por peque±as c6lulas parenquim6ticas, c6lulas armadas y c6lulas fusoides (Figura II.6a). Las c6lulas armadas se dispusieron en 2 capas en la cara adaxial y en 1 capa hacia la cara abaxial. Las c6lulas fusoides son transl6cidas, finas y aguzadas, se localizaron a ambos lados de los haces vasculares. Entre c6lulas adyacentes se encontraron m6s de 1 o 2 c6lulas clorenquim6ticas.

La epidermis (fase adaxial) present6 una fina cut6cula, constituida por c6lulas rectangulares comunes m6s o menos uniformes, c6lulas bul6formes, c6lulas sil6ceas,

macropelos, micropelos, estomas, espinas y papilas (Figura II.6a). Las células buliformes se presentaron sólo en la cara adaxial, fueron translúcidas, bien desarrolladas (ocuparon más del 50 % del mesófilo) y de diferentes tamaños. Se agruparon de a 3 en la zona central y de a 6 hacia los bordes de la hoja. Las células silíceas fueron en mayoría rectangulares y se distribuyeron cerca de los haces vasculares. Sobre esta cara los estomas fueron escasos, pero cuando se presentaron se localizaron sobre el mismo plano que las células epidérmicas. Tuvieron forma triangular y cámaras subestomáticas bien desarrolladas (Figura II.6a).

En fase abaxial la epidermis presentó características similares, pero no existen las células buliformes y los estomas fueron mucho más numerosos (Figura II.6f). Se observaron además, largos y aciculados macrotricomas de base bulbosa localizados comúnmente de forma opuesta a los haces vasculares.

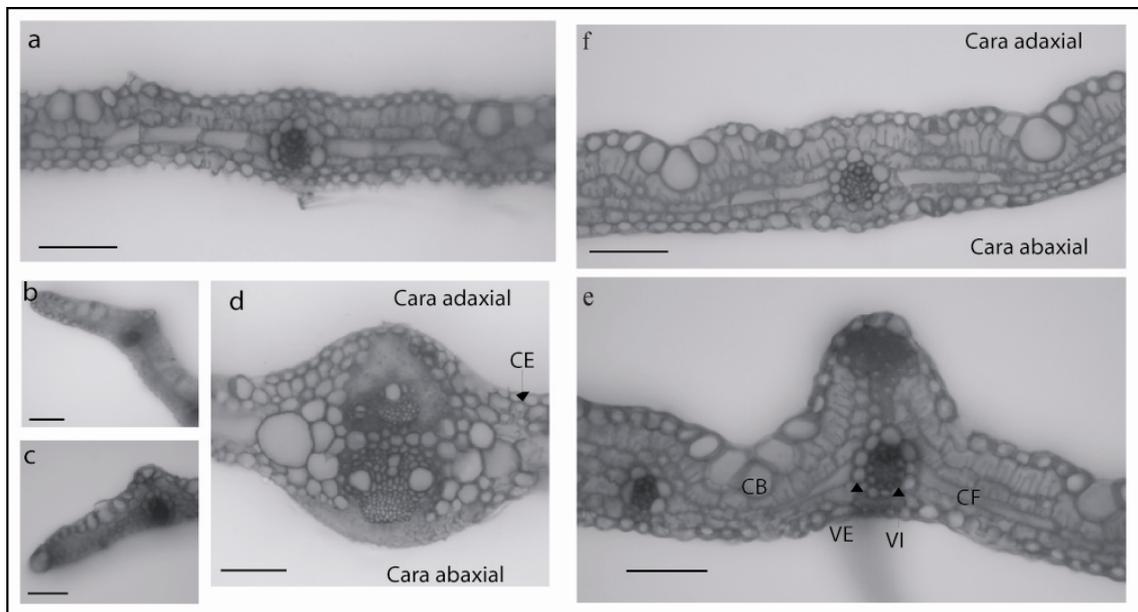


Figura II.6 Lámina foliar de *C. tenella* en sección transversal. a) Vista general. 40X. b, c) Márgenes foliares. 40X. d) Quilla con 2 haces vasculares de 1º orden, extensiones de tejido esclerenquimático abundante hacia la cara abaxial, (Ph) floema, (MX) metaxilema y células epidérmicas (CE). 40X. e) Haces vasculares rodeados por 2 vainas una interna y otra externa (VI y VE), células fusoides (CF) y células buliformes (CB). 40X. f) Vista general de estomas, células fusoides y células buliformes. 40X. Escala: barra = 1mm.

Características foliares en sección paradérmica (cara adaxial)

La zona costal (Figura II.7a) estuvo constituida por 7 filas de células epidérmicas rectangulares de paredes sinuosas y por 2 filas de células silíceas. Mientras que la zona intercostal (Figura II.7a) se constituyó de 17 filas de células largas con paredes fuertemente onduladas en forma de U, células cortas, células silíceas, 3 o 4 filas de células buliformes, escasos estomas, macro y microtricomas. Entre 2 o 3 células largas sucesivas se observó un par de células cortas y células silíceas. Los estomas cuando estuvieron presentes se localizaron a ambos lados de la zona costal en una sola fila. Presentaron 3 o más células interestomáticas largas y algunos pares de células silíceas y células cortas (Figura II.7a). Fueron de forma triangular, con células subsidiarias anchas y notablemente angulares con el ápice orientado hacia el exterior. Ambas zonas exhibieron innumerables papilas circulares. Estas protuberancias de las paredes externas de las células estuvieron presentes en todas las células largas y cortas. Las células que las presentaron tuvieron más de una papila circular de pequeño diámetro, dispuestas en línea horizontal. Las papilas localizadas en las células buliformes también fueron circulares, pero de mayor tamaño, menos abundantes y en algunos casos dispuestas irregularmente (Figura II.7a).

Los ganchos estuvieron presentes pero no fueron abundantes. En vista lateral, la barba (o ápice) estuvo más desarrollada que la base, con un tamaño estimado medio. Se observaron espinas en la zona costal pero fueron escasas en la zona intercostal, con tamaño medio de la base y el ápice más corto en comparación a la base. Los microtricomas fueron raros y se observaron sólo en la zona intercostal. Los macrotricomas también fueron escasos, debido a su textura blanda y flexible, algunos fueron dañados durante los preparados. Las células silíceas no fueron muy abundantes, pero se observaron en posición horizontal y con forma bilobada o halterio

(Figura II.7a). Las células síliceas intercostales se localizaron en posición vertical y estuvieron asociadas a las células cortas. Presentaron forma levemente rectangular o de silla de montar y con dimensiones verticales aproximadamente iguales o mayores que las células adyacentes cortas o largas (Figura II.7a). No se observaron células suberosas.

Características foliares en sección paradérmica (cara abaxial)

La zona costal de esta cara estuvo constituida por 7 filas de células rectangulares de paredes onduladas y dos filas de células síliceas. La zona intercostal en cambio, estuvo constituida por 17 a 19 filas de células largas de paredes fuertemente onduladas, células cortas, células síliceas, estomas, macro y microtricomas (Figura II.7b). Se observó la presencia de papilas pero fueron menos abundantes que en la cara adaxial. Las células buliformes nos estuvieron presentes en esta fase.

Los estomas (Figura II.7b) se localizaron a ambos lados de la zona costal y estuvieron usualmente distribuidos en 3 filas. Fueron triangulares y presentaron células subsidiarias anchas y notablemente angulares con el ápice orientado hacia el exterior. Se observaron más de 1 célula interestomática entre estomas sucesivos. Los ganchos fueron comunes en la zona costal y ocasionales en la intercostal. En vista lateral el ápice estuvo más desarrollado que la base, la cual presentó un tamaño medio. Las espinas fueron comunes en la zona costal donde se dispusieron en 1 hilera pero raras en la zona intercostal. El tamaño de la base fue medio y el ápice más corto en comparación a la misma (Figura II.7b). Los microtricomas estuvieron formados por 2 células del mismo tamaño y con el extremo del ápice redondeado. Contrario a éstos, los macrotricomas fueron unicelulares, finos y flexibles. Muy comunes en la zona intercostal pero poco frecuentes en la costal (Figura II.7c). Las células síliceas de la

zona costal fueron escasas con forma bilobada o halterios (Figura II.7c). Las de la zona intercostal, en cambio, tuvieron forma rectangular o de silla de montar y se localizaron en posición vertical donde se asociaron con las células cortas (Figura II.7b). Se observaron células suberosas próximas a las células silíceas.

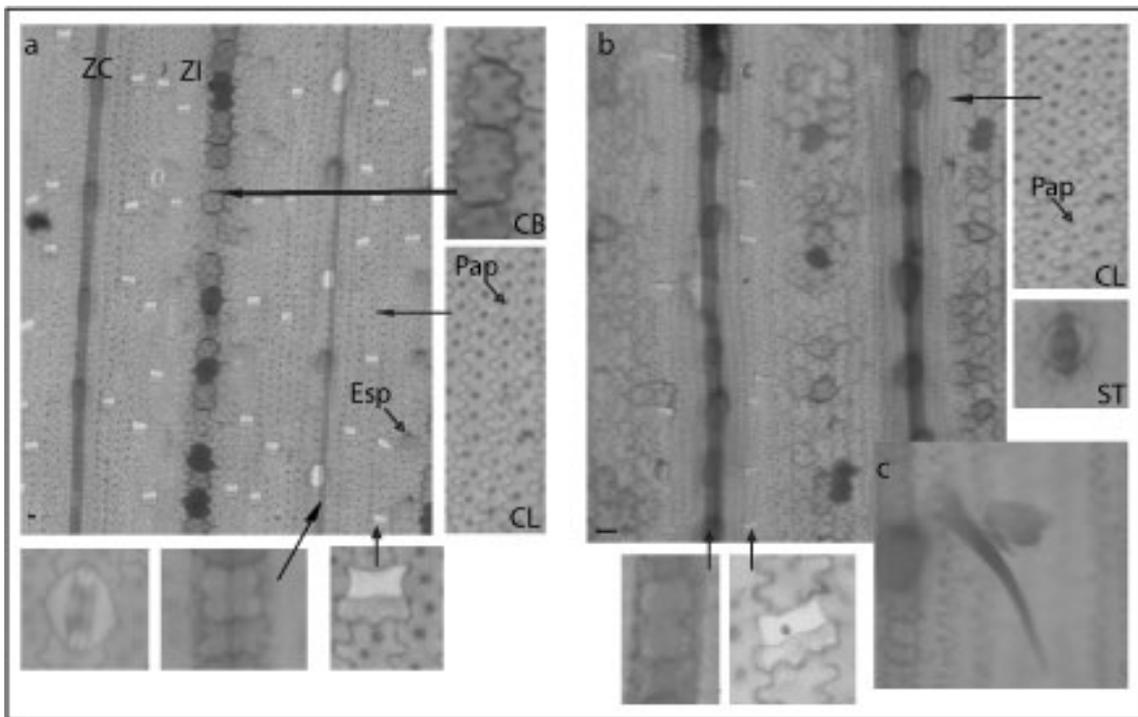


Figura II.7 Lámina foliar de *C. tenella* en sección paradérmica. a) Vista general de la cara adaxial. 10X. b) Vista general de la cara abaxial 10X. c) Detalle de un macro-pelo unicelular. 40X. Zona costal (ZC), zona intercostal (ZI), estomas (ST), células buliformes (CB), células largas de paredes sinuosas (CL), células silíceas en posición vertical y horizontal (CS), papilas (Pap, puntos oscuros sobre las CL), y espinas (Esp). En detalle se observan estomas, dos tipos de células silíceas, células largas y cortas y papilas. 40X. Escala barra = 1mm.

Características de la hoja de la vaina en sección transversal

La hoja de la vaina presentó forma involuta, más desarrollada en la región central, y con pequeñas ondulaciones en la cara abaxial (Figura II.8a). La cutícula fue delgada y la epidermis estuvo constituida por células epidérmicas comunes de paredes lignificadas, papilas, micro y macrotricomas, células silíceas y espinas en la cara abaxial (Figura II.8b). En la cara interna (adaxial) las células epidérmicas no presentaron

espacios intercelulares y constituyeron una capa continua. Esta cara presentó estomas pero fueron escasos (Figura II.8b). El mesófilo fue homogéneo, con parénquima isodiamétrico y sin espacios intercelulares. La cara abaxial exhibió una capa continua de fibras, mientras que en la cara adaxial se observó una hilera de fibras subepidérmicas discontinua. En la región central se observaron haces vasculares de 1° orden con forma circular y estructuralmente similares a los presentes en la lámina foliar. En el resto de la vaina se localizaron haces de 1° y 2° orden cerca de la cara abaxial, y rodeados de 2 vainas incompletas de células. Estas vainas no mostraron prolongaciones hacia la cara abaxial o adaxial y se distribuyeron a una distancia intervenal de más de 5 células (Figura II.8a, b).

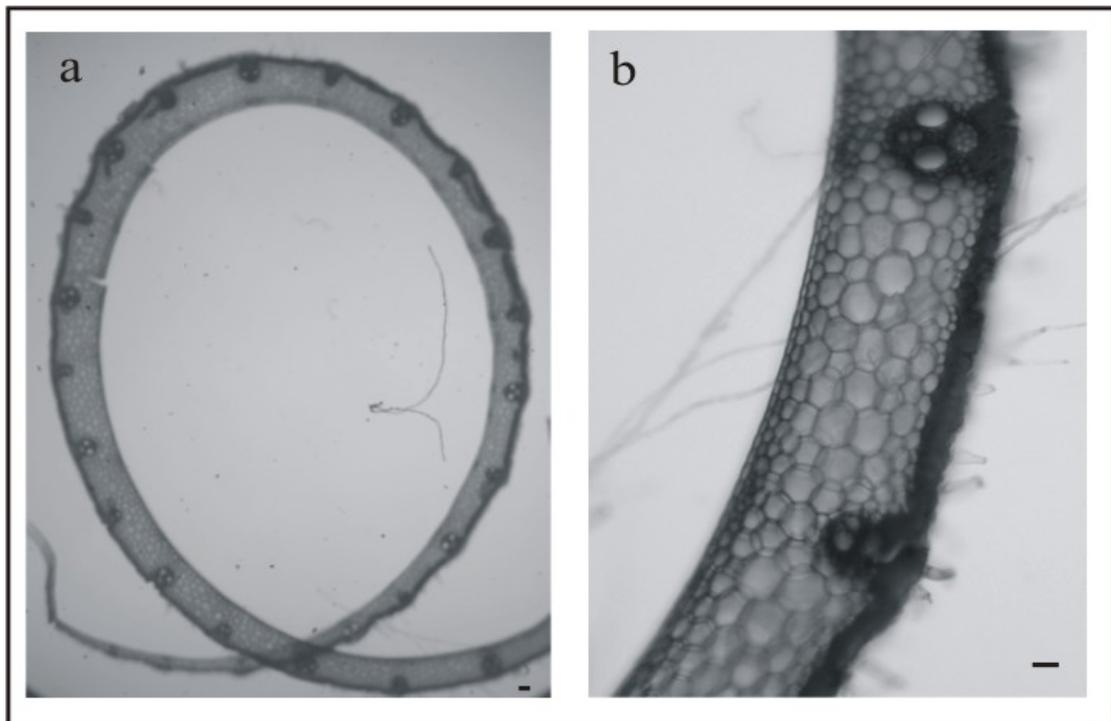


Figura II.8 Vaina de *C. tenella* en sección transversal. a) Vista general 4X. b) Detalle de la vaina donde se observa cutícula, fibras y haces vasculares rodeados por dos vainas de células. 10X. Escala: barra = 1mm.

Culmo

A diferencia de la mayoría de los bambúes del género *Chusquea*, el culmo de *C. tenella* fue semi-macizo (Figura II.9a). Presentó una cutícula gruesa y una epidermis constituida por células epidérmicas comunes, células silíceas, estomas y espinas (Figura II.9b). El córtex estuvo constituido por 1 o 2 capas de células subepidérmicas lignificadas que constituyen la exodermis, y 1 capa de células parenquimáticas de paredes finas que constituyen la vaina amielífera (Figura II.9a). Los haces vasculares colaterales de la región periférica fueron cilíndricos y de 1º orden, embebidos en esclerenquima cortical e insertos en el tejido parenquimático (Figura II.9a, b). El tejido esclerenquimático fue más abundante en esta zona, pero menor que el observado en *C. ramosissima*. El tejido vascular presentó un floema más o menos desarrollado, 2 vasos de metaxilema a ambos lados del protoxilema y, en algunos casos, lagunas protoxilemáticas. La región de transición (Figura II.9a) también presentó haces vasculares de 1º orden y tipo IV (Grosser & Liese, 1971) pero de mayor tamaño y rodeados por fibras más desarrolladas cerca del metaxilema.

La región central (Figura II.9a, c) estuvo constituida principalmente por una médula hueca y algunas células parenquimáticas grandes con pequeños espacios intercelulares. Los haces vasculares presentaron pocas fibras y en la mayoría de los casos estuvieron rodeados por células parenquimáticas. El floema estuvo bien definido y las lagunas protoxilemáticas bien desarrolladas.

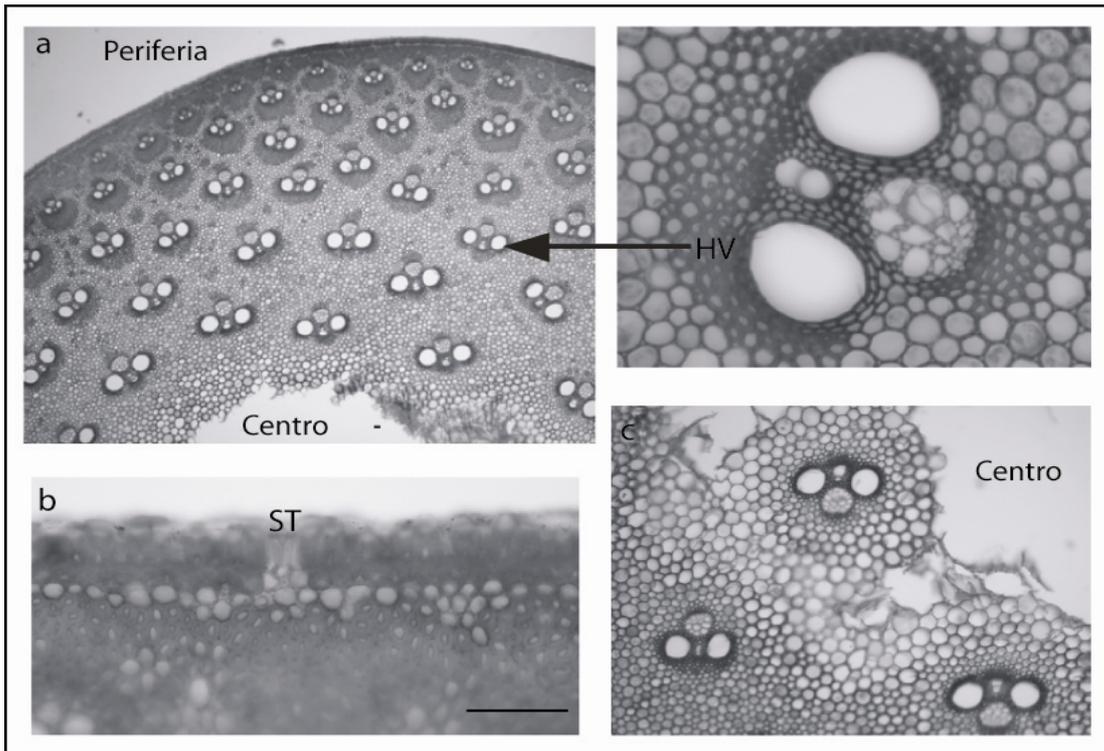


Figura II.9 Culmo de *C. tenella* en sección transversal. a) Vista general de la región periférica, de transición y central, y de la distribución de los haces vasculares, fibras (f) y parénquima. 4X. En detalle se observan los haces vasculares (HV). b) Córtez con estomas (ST) y la vaina amilífera. 40X. c) Región central y haces vasculares. 10X. Escala: barra = 1mm.

Raíz

Presentó forma cilíndrica, una cutícula muy fina y epidermis compuesta por células comunes y pelos radiculares en la región nodal (Figura II.10a). El córtex externo se constituyó por 1 fila de células cuadradas y 3 filas de células parenquimáticas de paredes asimétricamente engrosadas y sin espacios intercelulares. Mientras que el córtex externo estuvo compuesto de 11 filas de células parenquimáticas asimétricas con espacios intercelulares y cavidades aeríferas. La última fila de células, con sus paredes periclinales engrosadas, no presentó espacios intercelulares (Figura II.10b).

Las células de la endodermis estuvieron densamente empaquetadas y no presentaron espacios intercelulares. Las paredes internas de estas células mostraron un engrosamiento en forma de U mucho más notorio que el observado en *C. ramosissima*. El periciclo estuvo representado por 3 o 5 capas de células. Dentro del mismo existieron más de 15 vasos de metaxilema, distribuidos en un arco y rodeados por tejido parenquimático. Entre los arcos de metaxilema se observaron células del floema. La médula presentó células parenquimáticas de paredes finas y pequeños espacios intercelulares (Figura II.10a).

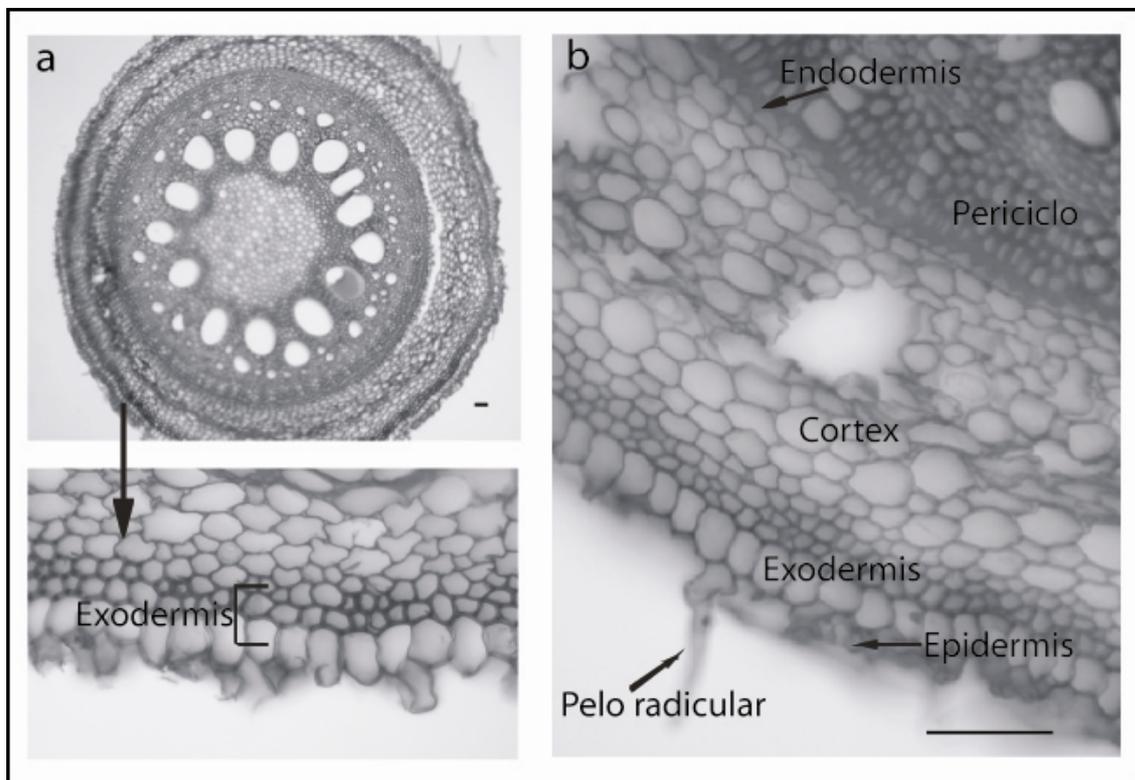


Figura II.10 Raíz de *C. tenella* en sección transversal. a) Vista general: metaxilema distribuido en dos arcos. 10X. b) Epidermis constituida por células epidérmicas comunes, pelos radiculares largos e hipodermis. Córtex interno con la última fila de células sin espacios intercelulares y las paredes periclinales engrosadas. Paredes internas de la endodermis engrosadas en forma de U. 40X. Escala: barra = 1mm.

II.4 Discusión

Al igual que otros miembros de la subfamilia Bambusoideae, las especies estudiadas presentaron caracteres comunes entre sí. Como por ejemplo: células fusoides, células armadas, haces vasculares rodeados por dos vainas, células largas de paredes sinuosas y abundante acumulación de sílice (especialmente en el tejido epidérmico de las hojas donde constituyen los llamados cuerpos silíceos o células silíceas). Sin embargo, ambas especies poseen caracteres anatómicos que permiten diferenciarlas entre sí y de otras especies de bambúes; las cuales pueden ser utilizadas para su identificación taxonómica (para más detalles y síntesis ver Anexo 2.1).

En las hojas de las poáceas es común la presencia de células silíceas de tamaño y dimensiones variables; pero en los bambúes es típico encontrarlas verticalmente orientadas y en muchas ocasiones esta característica ha sido utilizada como diagnóstico (Ellis, 1987; Clark & Londoño, 1991; Soderstrom & Ellis, 1999). No obstante, en algunas especies de *Chusquea*, estas células se disponen horizontalmente (Soderstrom & Ellis 1999; Judziewicz et al., 1999). En las especies consideradas en este estudio las células silíceas se presentaron en posición vertical en la zona intercostal, y horizontal en la zona costal de las láminas foliares. Siendo similar la morfología de éstas, entre especies. Tanto la posición como la forma de las células silíceas podría ser consideradas una característica importante del género *Chusquea*. Hasta el momento se desconoce la función fisiológica exacta. Algunos autores (Campos & Labouriau, 1969; McNaughton & Tarvants, 1983; Hopkins, 1995) argumentan que la sílice disminuye el ataque de hongos e insectos y juega un importante papel en el balance hídrico, el control térmico y la reflexión de la radiación.

Para las hojas de los bambúes Calderón & Soderstrom (1973), Soderstrom & Ellis (1988), identificaron tres tipos de apéndices epidérmicos: los micropelos, las espinas y

las papilas. *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* presentaron micropelos bicelulares de paredes finas y con extremos generalmente caducos. Las espinas fueron unicelulares y de base dilatada con extremos aguzados, fácilmente identificables en la zona costal. La presencia de papilas parecería ser un carácter exclusivo de ciertas tribus de las Bambusoideae (Calderón & Soderstrom, 1973; Soderstrom & Ellis, 1988; Judziewicz et al., 1999; Rúgolo et al., 2002) que puede ser utilizado como información taxonómica a nivel de especies, géneros y subtribus (Clark, 1986; Soderstrom & Ellis, 1999). Por ejemplo, los miembros de la subtribu Guaduinae presentan una combinación distintiva de papilas asociadas a los estomas en la cara abaxial, mientras que en la adaxial las células subsidiarias carecen de papilas (Judziewicz et al., 1999). Otro ejemplo se da en la subtribu Chusqueinae, la cual carece aparentemente de papilas refractivas, pero pueden presentar papilas en las células subsidiarias, lo cual no ha sido observado en ningún otro bambú americano (Judziewicz et al., 1999). Ambas especies presentaron papilas refractivas asociadas con las células subsidiarias, pero sólo *C. tenella* presentó numerosas papilas en las células epidérmicas; una característica absolutamente única de *C. tenella*.

Los bambúes se diferencian de otras gramíneas porque presentan en las hojas un tejido vascular bien desarrollado y fácilmente distinguido (Brandis, 1999; Calderon & Soderstrom, 1973; Soderstrom & Ellis, 1999; Judziewicz et al., 1999). En las especies estudiadas el tejido vascular fue conspicuo, con uno o dos haces vasculares rodeados por vainas de tejido esclerenquimático. Sin embargo, ambas especies se diferenciaron en la anatomía vascular de la hoja. *Chusquea tenella* presentó haces vasculares de 1° y 2° orden con protofloema bien definido y metaxilema pobremente desarrollado. *Chusquea ramosissima*, en cambio, presentó haces vasculares de 3° orden localizados preferentemente en los márgenes de las hojas.

Los estomas son un carácter tan importante en los estudios taxonómicos como en su relevancia ecológica. La abundancia y distribución de los mismos se encuentra fuertemente influenciada por las condiciones ecológicas del sitio donde la especie se desarrolla (Ellis, 1979). La mayoría de los bambúes, a excepción de la subtribu Guaduinæ presenta un gran número de estomas a ambos lados de las hojas, existiendo la mayor concentración usualmente en la cara abaxial (Renvoize, 1985; Judziewicz et al., 1999). Esta distribución podría conferir a los bambúes ciertas ventajas adaptativas para su supervivencia bajo el denso dosel de los bosques (Renvoize, 1985). Las hojas de *C. ramosissima* y *C. tenella* fueron amfimórficas; sin embargo la mayor concentración de estomas se localizó en la cara abaxial y estuvieron distribuidos en hileras longitudinales.

Los bambúes carecen de cambium vascular, y por esta razón sólo presentan crecimiento primario; siendo el meristema, intercalado entre el tejido maduro en la base de los nudos, el responsable del elongamiento de la planta. El culmo de los bambúes está en general constituido por células parenquimáticas, esclerénquima y tejido vascular. El tejido vascular de ambas especies de *Chusquea*, al igual que en la mayoría de las bambúseas, consiste en vasos xilemáticos de varios tamaños, dos vasos grandes de metaxilema, uno o dos elementos de protoxilema y floema (tubos cribosos y células acompañantes), rodeados por fibras de esclerénquima. En este estudio no se compararon diferentes nudos de un mismo culmo, pero se sabe que los haces vasculares difieren considerablemente en su tamaño y localización de acuerdo a su posición a lo largo del culmo (Liese, 1980). En las especies estudiadas, en un punto determinado el tamaño de los haces vasculares se incrementa desde la periferia hacia la parte interna del culmo distribuidos en forma irregular. De acuerdo a la clasificación propuesta por Liese & Grosser (2000) según la forma de los haces vasculares, *C. ramosissima* y *C. tenella* poseen haces de tipo II, IV y subtipo IVa. La diferencia entre

estas especies radicó en que el culmo de *C. ramosissima* fue cilíndrico y macizo, mientras que *C. tenella* posee un culmo semi-macizo, menos rígido y con menos abundancia de esclerénquima en la región periférica.

Los estudios anatómicos correspondientes a las raíces del bambú son escasos (Raechal & Curtis, 1990). Sin embargo, la anatomía de este órgano puede ser de gran utilidad a la hora de diferenciar géneros (Makino & Shibata, 1901; Raechal & Curtis, 1990). En este estudio se observó que algunos caracteres de la raíz pueden ayudar a distinguir a *C. ramosissima* de *C. tenella*. En particular la raíz de *C. tenella* presentó aerénquima, pelos cortos y largos, y pocos vasos metaxilemáticos en comparación a *C. ramosissima*. Dichos vasos en *C. tenella* estuvieron organizados a lo largo de un arco simple, mientras que en otras especies estos se disponen conformando dos arcos. En esta especie el floema es menos abundante y estuvo constituido por células de pequeño tamaño.

II.5 Conclusiones

El estudio histológico de los distintos órganos de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* permitió identificar algunas características anatómicas que pueden ser utilizadas para su determinación, así como también a incrementar el conocimiento sobre la anatomía de las bambúseas en general. Al igual que otros miembros de las Bambusoideae, ambas especies de *Chusquea* presentaron células fusoides conspicuas, células armadas, haces vasculares rodeados por dos vainas, células largas de paredes sinuosas y abundante acumulación de sílice especialmente en el tejido xilemático. Ambas especies compartieron la forma y posición de las células silíceas en la epidermis foliar y los tipos de apéndices epidérmicos (micropelos bicelulares, espinas unicelulares y papilas refractivas en las células subsidiarias), hojas amfiestomáticas (con alta

densidad de estomas en la cara abaxial) y haces vasculares del culmo de tipo II, IV y subtipo IVa.

Chusquea tenella se distingue de la mayoría de las especies del género porque su culmo es semi-macizo, y los vasos metaxilemáticos de las raíces se encontraron distribuidos formando un solo arco. Caracteres anatómicos adicionales útiles para la identificación son además: los haces vasculares de 1º, 2º y 3º orden en *C. ramosissima* y un periciclo constituido por más de 5 filas de células. En *C. tenella*, la presencia de abundantes papilas epidérmicas, haces vasculares de las hojas de 1º y 2º orden; raíz con aerénquima, periciclo formado por 3 a 5 filas de células y menor densidad de metaxilema son características que pueden ayudar a distinguirla de *C. ramosissima*.

Este estudio permitió observar que en ambas especies, al igual que en muchas otras bambúseas, existen importantes características anatómicas que aparentemente constituyen adaptaciones a las diferentes condiciones ambientales. Ejemplo de ello son las hojas amfiestomáticas, las células traslúcidas delgadas (que incrementan la penetración de la luz en el mesófilo) y el tejido esclerenquimático que provee un buen soporte para crecer y trepar en busca de mejores condiciones lumínicas en el bosque. Este trabajo constituye el primer aporte en cuanto a la descripción anatómica completa de los bambúes más abundantes del género *Chusquea* presentes en la región del Bosque Atlántico semideciduo.

Capítulo III Ecofisiología y determinantes de la longitud de vida foliar de dos bambúes leñosos congenéricos

III.1 Introducción

El tiempo de vida de las hojas (o longitud de vida foliar) es una importante característica de vida de las plantas en estrecha relación con el crecimiento, la condición de luz bajo la cual crecen, la disponibilidad de nutrientes y/o la herbivoría, entre otros factores (Chapin, 1980; Reich, 1987; Reich et al., 1992). De esta forma, especies de rápido crecimiento tendrían un longitud de vida foliar corta asociada con altas tasas de fotosíntesis y respiración por unidad de masa (Reich et al., 1992; 1997; Atkin et al., 1996). La importancia de la longevidad foliar y su relación con otras características de la hoja han sido muy estudiadas (Reich et. al., 1992; 1997; Ackerly & Reich, 1999; Villar & Merino, 2001). La mayoría de los modelos que explican la longitud de vida de las hojas en la planta tienen en cuenta la capacidad de fijar carbono y los costos de construcción de las mismas, así como también el área foliar específica (AFE). Kikuzawa (1991; 1995) consideró en sus modelos que la longitud de vida foliar debería incrementarse con el aumento en los costos de construcción de la hoja pero debería disminuir con el aumento en la tasa de fotosíntesis. Estos modelos predicen que el suministro de recursos asignados a las hojas se debe mantener en la medida que los costos de construcción marginales se mantengan constantes. Este enfoque, sin embargo, no tiene en cuenta costos relacionados con la construcción de otras partes de la planta (como tallos o raíces), los cuales no participan activamente en la asimilación de carbono (Ackley, 1999). En un estudio más reciente, Givnish (2002) argumenta que sólo al considerar la planta en su totalidad, y no sólo los procesos que

ocurren a nivel de hoja, puede lograrse una predicción acertada sobre la longitud de vida foliar.

La disponibilidad de luz es uno de los mayores determinantes en la economía de carbono de las plantas y por lo tanto juega un papel fundamental en la longitud de vida de las hojas (Williams et al., 1989; Reich et al., 1992). En forma consistente con los supuestos de los modelos mencionados, se espera que las hojas de sombra permanezcan en la planta por más tiempo que las hojas expuestas a la luz, debido a que la tasa de fotosíntesis real es mucho menor que en hojas expuestas a niveles altos de radiación (Cordell et al., 2001; Reich, et al., 1997; Campanello, 2004). En los bosques tropicales, la luz es uno de los factores ambientales limitantes para el crecimiento, supervivencia y reproducción de las plantas (Denslow & Hartshorn, 1994; Chazdon et al., 1996; Fetcher et al., 1994), y es también uno de los recursos más dinámicos en el espacio y en el tiempo. Por ejemplo, los niveles de radiación en los claros son mucho más altos que los percibidos en el sotobosque, y a su vez la cantidad de radiación que llega al sotobosque disminuye al atravesar el dosel tanto en la cantidad como en la calidad de las longitudes de onda (Clark et al., 1995; Chazdon et al., 1996).

Ante un aumento en los niveles de radiación, es común observar cambios a nivel estructural y fisiológico de las hojas, como por ejemplo: mayores tasas de fotosíntesis, disminución del área foliar específica, o disminución de la longitud de vida foliar (Agata et al., 1985; Chadzon, 1988; Lei & Koike, 1998; Vallarades & Pearcy, 2002; Campanello, 2004; Gatti, 2005). Sin embargo, la capacidad de una planta para responder a esos cambios de radiación tiene también importantes consecuencias en su morfología, crecimiento y supervivencia (Campanello, 2004; Gatti, 2005). Por lo tanto, cuando se pretende evaluar el crecimiento de una planta y su habilidad competitiva

bajo ciertas condiciones, no basta con describir las características de sus hojas. También es necesario conocer los cambios que ocurren a nivel de toda la planta y los patrones de asignación de biomasa, ya que la aclimatación de las plantas a diferentes niveles de radiación, involucra también costos energéticos de órganos no fotosintéticos (Givnish, 1988; Brouat & McKey, 2001; Gatti, 2005).

En el sotobosque de los bosques templados y tropicales del mundo existen extensas comunidades monodominantes de bambúes (Judziewicz et al., 1999). Estas plantas se caracterizan por presentar adaptaciones a un amplio rango de condiciones ambientales. En particular, muchas especies tienen la capacidad de ocupar áreas disturbadas de forma natural o antrópica (Widmer, 1997; Judziewicz et al., 1999; Gagnon et al., 2007; Campanello et al., 2009), donde gracias a su rápido crecimiento clonal y a sus largos ciclos de vida pueden monopolizar dichas áreas y persistir por largo tiempo (Nelson, 1994; Keeley & Bond, 1999). Algunos autores (Lei & Koike, 1998; Li et al., 2000; Kumar et al., 2002; Saitoh et al., 2002) adjudican este éxito a la gran plasticidad y aclimatación de los bambúes a diferentes condiciones lumínicas y a la integración fisiológica de los ramets (culmos derivados por mutiplicación vegetativa de un mismo genet*).

Además de la luz, el agua puede ser un recurso limitante en el Bosque Atlántico semideciduo (BAs) de Misiones. Aunque la distribución de las lluvias es relativamente homogénea en el año, hay períodos cortos sin lluvias que pueden ocasionar déficits hídricos, particularmente en los horizontes superficiales del suelo que es donde los bambúes tienen la mayoría de su sistema radical. Potenciales hídricos de hasta -2 MPa han sido registrados en estos bosques (Campanello et al., 2009). Pocos estudios han explorado las relaciones hídricas de los bambúes; entre los cuales podemos citar a

* Genet: individuo homogéneo genéticamente.

Cochard et al. (1994), Saha et al. (2009) y Ely (2009). El potencial hídrico foliar depende no sólo de la disponibilidad del agua en el suelo, sino también de la eficiencia de transporte del agua desde el suelo hasta las hojas, así como de los reservorios internos que tengan las plantas. El análisis de las vías de circulación y del transporte de agua a lo largo del continuo suelo-planta-atmósfera brinda información valiosa sobre la arquitectura hidráulica de las plantas. Cuanto más eficiente es el transporte de agua, mejor es el suministro de agua a las hojas, manteniendo potenciales hídricos adecuados para el funcionamiento del sistema fotosintético, la fijación de carbono atmosférico y el crecimiento sostenido durante el año (Goldstein et al., 2002).

Las dos especies de bambúes analizadas en este capítulo son componentes muy abundantes del BAs. Si bien son especies nativas, ejercen profundos efectos en el ambiente donde habitan debido a su capacidad de colonizar rápidamente grandes extensiones de terreno y afectar el crecimiento de otras especies (Campanello et al., 2007a). A pesar de su importancia ecológica, poco se conoce sobre la ecofisiología de estos bambúes tropicales y al igual que a nivel mundial sorprende que los estudios integrales sobre fisiología de este grupo sean tan escasos.

Este capítulo, por lo tanto, tiene como **objetivo general** analizar algunos determinantes de la longitud de vida foliar e identificar las características ecofisiológicas que explican el éxito de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella*. Ambas especies crecen exitosamente en los sitios abiertos y son similares en su forma de crecimiento, pero presentan diferencias a nivel del tamaño de las hojas y en la anatomía del culmo. *Chusquea ramosissima* posee hojas más pequeñas y culmo macizo y *C. tenella* hojas más grandes y culmo semi-macizo (ver capítulo II). A tal efecto se realizó un experimento de campo en el cual se trabajó con dos niveles de

radiación (alta:>20% y baja:<10%) y se plantearon los siguientes **objetivos particulares:**

1) Conocer la capacidad de *C. ramosissima* y *C. tenella* para modificar sus características morfológicas y fisiológicas en respuesta a diferentes condiciones de radiación solar.

2) Caracterizar la longitud de vida foliar de ambas especies y estudiar su relación con el crecimiento y la capacidad fotosintética bajo diferentes condiciones de radiación.

3) Analizar el patrón de crecimiento de ambas especies de bambúes en las mismas condiciones ambientales en el campo.

4) Determinar si las especies modifican algunos aspectos de su arquitectura hidráulica y relaciones hídricas cuando crecen bajo diferentes condiciones de radiación.

Hipótesis general: las plantas que crecen con mayor disponibilidad de radiación tendrán menor longitud de vida media de las hojas y área foliar específica, pero mayor tasa de fotosíntesis, mayor asignación de biomasa a las hojas y mayor eficiencia en el transporte de agua. Se espera que los cambios en estas características afecten la tasa de crecimiento, y que ésta sea mayor en plantas que se desarrollaron a niveles altos de radiación. Se espera además que *C. ramosissima* al presentar culmos macizos y largos (a veces de más de 30 m) y un hábito trepador tenga una mayor eficiencia en el transporte de agua, lo cual se reflejará en potenciales foliares menos negativos y mayor capacidad fotosintética que *C. tenella*.

III.2 Materiales y Métodos

Área de estudio

Los estudios correspondientes a este capítulo se realizaron dentro del área de Reserva del Parque Nacional Iguazú (PNI) (25°31' - 25°43' S y 54°08' - 54°32' O), en una zona de 20 has constituida por un parche de bosque homogéneo y representativo del BAs. Este bosque presenta una estructura típica de las selvas húmedas subtropicales, cuenta con un abundante número de epífitas, lianas y varios estratos arbóreos diferenciados, con árboles que varían en altura entre los 20 y los 45 metros. Al igual que en el resto del PNI prevalecen géneros arbóreos de la familia Lauraceae (*Ocotea* y *Nectandra*), Fabaceae (*Lonchocarpus*, *Parapiptadenia*, *Peltophorum*, *Enterolobium*, *Machaerium*), Meliaceae (*Cedrela*, *Cabralea*, *Trichilia*) y especialmente del género Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrciaria*).

Diseño experimental

El diseño experimental consistió en 2 tratamientos de condición de radiación (alta >20% y baja <10%). Para ello se instalaron 40 parcelas de las cuales 20 se ubicaron en claros naturales (alta radiación) y la mitad restante en áreas con dosel arbóreo cerrado (baja radiación) (ver detalle de condiciones microclimáticas en Anexo 3.1). Cada parcela tuvo una superficie de 15x15m con un área periférica de amortiguamiento de 10m (Figura III.1). Todas las parcelas presentaron características similares entre sí en cuanto a pendiente, elevación y composición florística del bosque. Previo a la plantación e inicio de toma de datos, en las parcelas de claros, se eliminaron herbáceas, leñosas y bambúes grandes con el fin de crear condiciones homogéneas de alta radiación solar, la cual se mantuvo mientras duró el experimento.

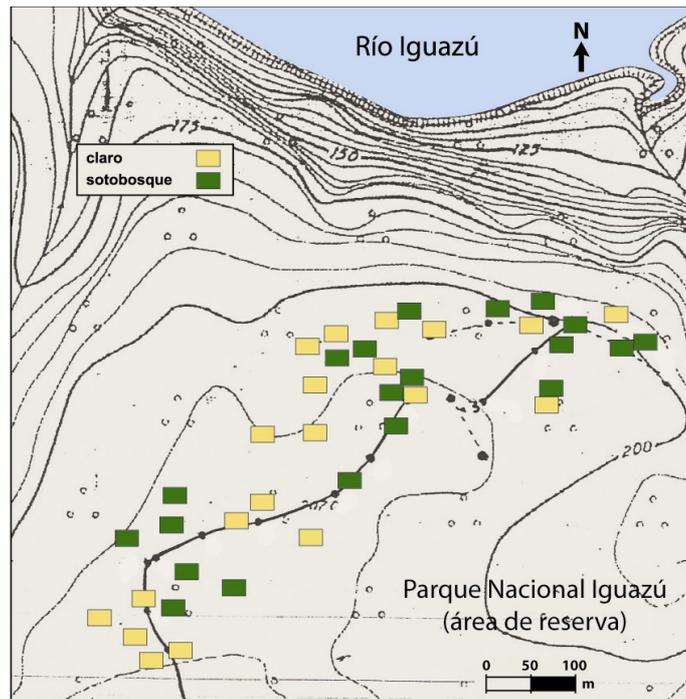


Figura III.1 Ubicación y distribución de las parcelas experimentales en el área de Reserva del Parque Nacional Iguazú.

En mayo del año 2005 se realizó la plantación de 160 plántulas de *C. ramosissima* y 160 de *C. tenella* (4 plántulas de cada especie por parcela) obtenidas en el campo. Dichas plántulas habían crecido en vivero bajo condiciones controladas de radiación solar y humedad durante un mes (Foto 3.1 a, b, c, d, e, f). Al comienzo del experimento (antes de la plantación) se seleccionaron 6 individuos por especie ($n=6$) para determinar la biomasa inicial de las hojas, culmos y rizomas mediante la determinación del peso seco, y se contó el número y la longitud de los culmos, y el área foliar total.

Cada una de las plantas (de ambas especies) localizadas en el campo fue identificada con un rótulo metálico numerado, con el fin de seguir su desarrollo en el tiempo. A lo largo del estudio se evaluaron las características ambientales de cada parcela, para ello se tomaron muestras de suelo con el fin de determinar el contenido de nutrientes, nitrógeno y fósforo (N y P) y el contenido de humedad, las cuales fueron analizadas en

el laboratorio de suelos de INTA Castelar. La radiación solar y la temperatura promedio de cada situación se evaluó mediante el uso de fotos hemisféricas y la utilización de sensores de temperatura (HOBO Type T, Onset Corporation, MA, USA) (ver valores en Anexo 3.1). Una vez transcurridos 2 años, tiempo adecuado para que los renovales se aclimaten y desarrollen bajo las condiciones de tratamiento impuestas, se realizaron los estudios que se describen a continuación:

Longitud de vida foliar y características foliares

Para describir el patrón de mortalidad de las hojas, se graficó la mortalidad acumulada en función del tiempo desde la expansión de las mismas (Cordell et al., 2001) agrupando las hojas en cada tratamiento, independientemente de los individuos a los cuales pertenecían. A las mortalidades acumuladas en cada tratamiento se les ajustó una función sigmoidea:

$$\% \text{ Mortalidad acumulada} = 100 / (1 + \exp(a(X - X_{50\%})))$$

Donde, $X_{50\%}$ representa el día en el cual las plantas perdieron el 50% de las hojas a partir del momento de su expansión (longitud de vida media de las hojas); y a caracteriza la forma de la curva indicando la velocidad con que fenecen las hojas.

En julio de 2007 se tomaron muestras de hojas para obtener el área foliar específica (AFE). Para ello se midió el área foliar fresca y luego se las secó a 60°C hasta obtener peso constante. El área foliar se calculó luego de escanear las hojas mediante la utilización del programa *Leaf Area Measurement* (V.1.3. Copywrite 2003, Sheffield University; www.shef.ac.uk). El AFE se calculó posteriormente como el cociente entre área foliar (cm²) y el peso seco de las hojas (g). En la misma fecha se contó el número total de hojas en cada una de las plántulas de ambas especies. Cuando el tamaño de

las hojas fue similar en toda la planta, se colectó un mínimo de tres hojas para estimar el área foliar (AF) que luego fue multiplicado por el número total de hojas por planta para obtener el área foliar total (AFT) de cada especie creciendo en los distintos tratamientos de luz. Si el tamaño de hojas en la planta era heterogéneo, las hojas se clasificaron en tres categorías de tamaño: grandes, medianas y chicas, y se colectaron tres hojas de cada categoría para obtener una estimación promedio del área foliar por tamaño de hoja. Posteriormente se colectaron al azar más de 2 gramos de hojas verdes expandidas y expuestas al sol por cada tratamiento y especie para determinar el contenido de N y P. Se enviaron las muestras para su determinación al laboratorio de suelos del INTA Castelar.

Tasa de transporte de electrones (TTE) y fotoinhibición

Para medir la actividad fotosintética de las hojas de ambas especies de bambúes se utilizó la fluorescencia de la clorofila (Brodribb & Feild, 2000; Brodribb et al., 2002). Estos estudios permiten evaluar la actividad del fotosistema II y determinar la vulnerabilidad a la fotoinhibición causada por condiciones de estrés. Para ello se construyeron curvas de rendimiento cuántico efectivo (o parámetro de Genty, DF/F_m) y tasa de transporte electrones (TTE) en respuesta a la variación de densidad de flujo fotónico fotosintético. Dichas curvas se realizaron para hojas jóvenes y totalmente expandidas de 4 individuos por especie creciendo en los distintos tratamientos de luz. Para lo cual se utilizó un equipo de cinética de fluorescencia modulada, MiniPam (Walz, Effeltrich, Germany) (Foto 3.2). Se calculó el rendimiento cuántico como el cociente entre la fluorescencia máxima variable ($\Delta F = F_m - F_0$) y la fluorescencia máxima total (F_m). Este cociente medido luego de 10 minutos de aclimatación a la oscuridad sirve como una medida de la eficiencia potencial del fotosistema II (PSII) (Barth et al.,

2001). La TTE se calculó a partir del valor medido para el rendimiento cuántico, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$TTE = DFFF * RC * 0,84 * 0,5$$

Donde, 0,84 es un factor que corresponde a la fracción de luz incidente absorbida por la hoja; y 0,5 es un factor de corrección ya que el rendimiento cuántico estimado por el MiniPam corresponde sólo al fotosistema II (Walz, 1999). Los valores iniciales de las curvas se midieron en oscuridad antes del amanecer. Para estimar el rendimiento cuántico y la tasa de transporte de electrones a las distintas radiaciones aplicadas, se utilizó la metodología descrita en Gatti (2005). La capacidad fotosintética expresada como la tasa máxima de transporte de electrones (TTE_{máx}) se calculó a partir de las curvas de luz de acuerdo a Rascher et al. (2000) utilizando la ecuación exponencial:

$$Y = a (1 - e^{-bx})$$

Donde, a es el parámetro que representa dicha tasa. Esta tasa se calculó para cada individuo y se obtuvo el promedio por tratamiento.

Entre el 7 y 10 de noviembre de 2006 se realizaron curvas diarias de TTE de 4 individuos en ambas especies de *Chusquea* creciendo bajo las dos situaciones contrastantes de luz (claro y sotobosque). Para ello también se utilizó el equipo de cinética de fluorescencia detallado anteriormente. Las mediciones se realizaron en hojas jóvenes y sanas expandidas, respetando la orientación en la cual se encontraban de manera de estimar la tasa de fotosíntesis real que ocurría en cada tratamiento. Los cursos se realizaron en 4 días completamente despejados con un promedio de temperatura cercano a los 20°C. El punto de saturación de luz se estimó como el nivel

de radiación en el cual las plantas alcanzaron el 90% de su TTE_{máx} (Franco & Lüttge, 2002). Se determinó además, el rendimiento cuántico en todos los casos.

Se realizó un experimento para conocer la susceptibilidad a la fotoinhibición y la velocidad de recuperación de la capacidad fotosintética de ambas especies desarrolladas bajo los dos niveles de radiación (alta y baja). Para esto se seleccionó al azar, una parcela de cada tratamiento de radiación debido a la imposibilidad de trabajar de forma controlada con el resto de las variables si se utilizaban todas las parcelas. Cada parcela contenía 4 individuos de cada especie, los cuales fueron sometidos a intensidad de luz sub-saturante durante 20 minutos y luego en oscuridad durante 10 minutos. Con el equipo de cinética de fluorescencia se midió el rendimiento cuántico máximo (DF/Fm). El $\Delta F/Fm$ se estimó 3 veces en cada hoja, esperando 5 minutos entre cada estimación. Posteriormente los individuos fueron sometidos a una radiación directa de $2.000\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante 20 minutos, mediante la utilización de una lámpara alógena. Luego, se colocaron nuevamente a una intensidad de luz sub-saturante (aprox. $20\text{-}50\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y se volvió a medir el rendimiento cuántico a los minutos 1, 2, 4, 5; y luego cada 5 minutos hasta alcanzar 40 minutos totales de manera de observar la recuperación a través del tiempo para los individuos aclimatados a distintas intensidades de luz. La disminución en $\Delta F/Fm$ es un indicador del grado de inactivación del PSII (Barth et al., 2001).

Crecimiento

Luego de un período de dos años de iniciado el experimento se midió la supervivencia de ambas especies por tratamiento, y el crecimiento aéreo final de plantas crecidas bajo los distintos tratamientos de luz, mediante la evaluación y conteo de las siguientes variables: Área Foliar Total (descrita anteriormente), Longitud Total de los Culmos

(LC=suma de la longitud de todos los culmos presentes en un individuo) y el Número de Culmos Enraizados (NCE) por individuo. Mediante la cosecha de 1 individuo por parcela por especie se determinó la biomasa final aérea y subterránea de los individuos que crecieron en las distintas situaciones.

Con los valores de biomasa se determinó la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR: $g \cdot semana^{-1}$)

$$TCR = (P_{fp} - P_{ip}) / \text{tiempo del tratamiento.}$$

Donde P_{fp} es peso final de plántula y P_{ip} es el peso inicial. Posteriormente se determinó la Tasa Neta de Asimilación de hojas (TNA: $g \cdot m^2 \cdot semana^{-1}$):

$$TNA = ((P_{fp} - P_{ip}) / \text{tiempo}) / AF = TCR / AF$$

Donde P_{fp} es peso final de plántula, P_{ip} es el peso inicial, AF es el área fotosintética. Se calculó también la Eficiencia de crecimiento en elongación total de Culmo por planta (ELC: $m^3 \cdot g^{-1}$):

$$ELC = (\Delta l * AFT / \Delta M)$$

Donde, Δl (m) es el largo total de culmo por planta durante el tiempo de estudio menos el largo inicial; AFT (m^2) es el área foliar total por planta; y ΔM es la diferencia entre la biomasa de culmos final e inicial (g) (modificado de King, 1994; Gratani et al., 2008).

Finalmente se evaluó la distribución de la biomasa final en los distintos órganos (asignación de recursos) y la relación entre el incremento en la radiación solar y la

ELC. Se analizó la relación entre el biomasa foliar y la TCR de cada especie creciendo bajo las distintas condiciones de luz.

Conductancia estomática y potencial hídrico foliar

En simultáneo al curso diario de TTE se realizó un curso de conductancia estomática mediante el uso de un porómetro de estado estacionario (LiCorLI-1600, Lincoln NE, USA) (Foto 3.2 b). Las hojas de ambas especies son amfiestomáticas (ver capítulo II), por lo tanto los valores representan la suma de las mediciones de ambas caras. Las mediciones se realizaron luego de que la hoja permaneciera cerca de 30 segundos en la cubeta, mientras se mantuvo dentro de la bomba del porómetro una humedad constante cercana a la humedad ambiental.

Se estimó el potencial hídrico foliar (Ψ) de la mañana y del mediodía en hojas de ambas especies que crecieron en las dos condiciones de radiación. Se considera que el potencial hídrico de hojas cubiertas es un buen estimador del potencial hídrico del tallo de la planta y de la porción del suelo de donde las raíces están extrayendo agua (Bucci et al., 2005). Por la mañana temprano se cubrieron algunas hojas y sus respectivas ramas (7 individuos por especie y tratamiento, y 3 hojas por individuo) con una bolsa plástica hermética y con papel aluminio por afuera, para evitar el aumento de la temperatura en la hoja por la radiación. Cabe destacar que los bambúes presentan hojas pseudopetioladas, motivo por el cual se trabajó con ramas y hojas. La utilización de la hoja sola no fue posible debido a que estas especies poseen hojas muy delgadas, las cuales no hubieran resistido las presiones a las que debían ser sometidas. Por la mañana se cortaron hojas (+ ramas) sin cubrir, y al mediodía se cortaron las hojas cubiertas y hojas descubiertas próximas a las mismas. Inmediatamente luego de cortar las hojas se colocaron en bolsas plásticas para evitar la deshidratación y se llevaron al

laboratorio donde se midió el potencial hídrico con la cámara de presión de Scholander, PMS (Corvallis, Oregón, EEUU). El procedimiento para medir el Ψ foliar consistió en introducir las hojas en una cámara hermética donde se le aplicó presión positiva con un gas inerte (aire comprimido) hasta vencer la tensión a la cual está sometido el xilema de la hoja y lograr así que la columna de agua alcance la superficie cortada de la rama.

Arquitectura hidráulica

Durante el 14 y 15 de diciembre de 2007 se realizaron mediciones de conductividad hidráulica en culmos de ambas especies. Para tal fin se cortaron 5 culmos por especie por tratamiento ($n=5$). Previo a estos cortes se midió el largo de vasos promedio de las plántulas de bambú mediante el método de inyección de aire (Zimmerman & Jeje, 1981). Los culmos se cortaron bajo agua antes del amanecer y al mediodía, y en ambos momentos se transfirieron inmediatamente al laboratorio donde se recortaron nuevamente bajo agua. La temperatura del laboratorio se ajustó para realizar las mediciones a una temperatura de aproximadamente 25°C. Las mediciones se hicieron en segmentos de tallos de entre 70 y 80cm de longitud. Se utilizó agua desgasificada y filtrada bajo presión hidrostática, y se midió el volumen de agua liberado a través de los culmos por unidad de tiempo utilizando pipetas graduadas cada 0,1ml (K_H ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$). Previamente se había registrado la altura de la cabeza hidráulica y el largo exacto del segmento de culmo para calcular la conductividad hidráulica (K_H). Las hojas situadas a lo largo de los segmentos de los culmos medidos se escanearon para medir su superficie foliar, lo cual permitió estimar la conductividad hidráulica foliar específica (K_L ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$). Se estimó además la conductividad hidráulica específica del culmo (K_S , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) y el área de sección transversal se obtuvo midiendo el diámetro del culmo. Los haces vasculares están distribuidos homogéneamente dentro

del parénquima por lo que las estimaciones de conductividad hidráulica específica estuvieron subestimadas. En el caso de *C. tenella*, en donde el culmo es semi-macizo, los valores de K_s fueron aún más subestimados. Se calculó que el área medular vacía de esta especie es aproximadamente un 20% de la sección transversal del culmo. Se evaluó la conductividad hidráulica (K_H y K_L) por la mañana y el mediodía para determinar la variación diaria y para comprobar si ambas especies disminuían su capacidad de conductividad a lo largo del día. Los segmentos de culmos se conservaron posteriormente en alcohol 70% para realizar estudios anatómicos en trabajos futuros.

Análisis de datos

Para determinar la existencia de diferencias estadísticas entre las variables medidas se realizaron ANOVA de dos vías y comparaciones a posteriori mediante el test de Tukey. Se transformaron los datos cuando fue necesario excepto en el caso de Ψ foliar para el cual se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis.

III.3 Resultados

Longitud de vida foliar y características foliares

El patrón general de la tasa de mortalidad acumulada de hojas de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* fue similar en ambas especies (Figura III.2), comenzando a aumentar exponencialmente al principio para luego alcanzar un máximo cercano al 100% de mortalidad durante el período estudiado. La mortalidad acumulada fue distinta para ambas especies; *Chusquea ramosissima* perdió el 100% de las hojas marcadas en el período estudiado, mientras *C. tenella* tendió a conservar las hojas por más tiempo y la mortalidad nunca llegó al 100% durante el mismo período de estudio.

El tiempo de vida medio fue diferente entre las dos especies. *Chusquea tenella* presentó una mayor longitud de vida media de las hojas en comparación a *C. ramosissima* (F: 38,34, $p < 0,0001$) ya que en esta última especie el tiempo de vida medio varió entre 168 y 170 días, y en *C. tenella* varió entre 239 y 233 días (Tabla III.1). La longitud de vida media en ambas especies no presentó diferencias estadísticas significativas según la condición de radiación solar que recibieron (baja o alta).

El AFE fue mayor cuando las plantas crecieron con poca disponibilidad de luz tanto para *C. ramosissima* (F: 8,0, $p < 0,05$) como para *C. tenella* (F: 14,7, $p < 0,001$). No se observaron diferencias significativas entre especies bajo una misma condición de luz. En la razón del área foliar (RAF: AFT/Biomasa total) no se observaron diferencias entre especies y condición de luz (Tabla III.1). La concentración de nitrógeno (N) presente en hojas de ambas especies (Tabla III.1) varió dependiendo del tratamiento de radiación. En ambas especies las hojas de sombra presentaron mayores concentraciones de N que las hojas de sol (F: 31,74, $p < 0,001$). Entre especies existieron diferencias significativas en plantas que crecieron con baja radiación (F: 4,65, $p < 0,05$), presentando *C. tenella* porcentajes más altos en contenido de N foliar (Tabla III.1). Sin embargo, cuando las plantas crecieron al sol no existieron diferencias entre especies.

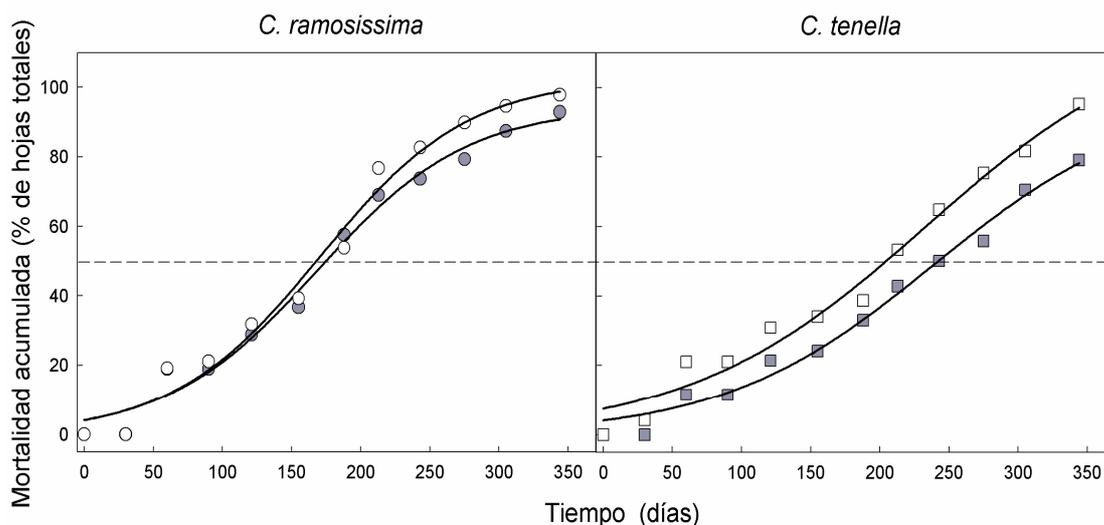


Figura III.2 Tasa de mortalidad foliar en función del tiempo de expansión de las hojas de *Chusquea ramosissima* (círculos) y *C. tenella* (cuadrados), en dos situaciones de luz: baja en sotobosque (símbolos grises) y alta en claros (símbolos blancos). Los datos utilizados para el ajuste de la función corresponden a los porcentajes de mortalidad censados en las hojas de cada especie por tratamiento. Se ajustó una curva sigmoidea de % mortalidad acumulada: $100/1 + \exp(a(X - X_{50\%}))$, donde $X_{50\%}$ representa el día en el cual las plantas perdieron el 50% de las hojas marcadas (línea punteada). En todos los casos el $R^2 > 0,90$ y $p < 0,0001$. Número total de hojas marcadas por tratamiento $n > 100$.

Tabla III.1 Tiempo de vida medio de las hojas ($X_{50\%}$, días) de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella*, estimado a partir de la mortalidad acumulada de hojas marcadas en el momento de su expansión. Datos estimados a partir de los resultados de la Figura III.2 y las características foliares de ambas especies creciendo en dos situaciones de radiación: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C). RAF: razón del área foliar, AFE: área foliar específica y N: % nitrógeno.

Especie	Tratamiento	$X_{50\%}$ (días)	RAF ($m^2 \cdot kg^{-1}$)	AFE ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	N (%)
<i>C. ramosissima</i>	S	168 ± 10^a	$7,95 \pm 0,8$	448 ± 11^a	$2,66 \pm 0,05^a$
	C	170 ± 9^a	$6,73 \pm 0,6$	390 ± 18^b	$2,32 \pm 0,06^b$
<i>C. tenella</i>	S	$239 \pm 9^{b*}$	$8,77 \pm 0,7$	$419 \pm 8,9^c$	$2,78 \pm 0,04^{c*}$
	C	$233 \pm 9^{b*}$	$7,49 \pm 0,7$	337 ± 14^d	$2,49 \pm 0,07^d$

Medias \pm ES. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de luz. (*) Indica diferencias significativas entre especies para un mismo tratamiento de luz. $p < 0,05$.

Tasa de transporte de electrones (TTE) y fotoinhibición

La TTE máxima fue aproximadamente 30% mayor en plantas de sol que en plantas de sombra para ambas especies (F: 73,5, $p < 0,001$) (Tabla III.2). Cuando crecieron con alta disponibilidad de radiación (C) *C. tenella* presentó mayor TTE que *C. ramosissima* (F: 5,84, $p < 0,05$). Cuando la TTE se expresó por unidad de masa foliar (g), si bien se mantuvieron las mismas tendencias y existieron diferencias entre los tratamientos de luz para una misma especie (F: 11,6, $p < 0,01$), las diferencias entre las especies bajo una misma condición de luz no fueron significativas (Tabla III.2). El punto de saturación de luz (niveles de DFFF a los cuales se alcanza el 90% de la TTE_{máx}) fue diferente entre los distintos tratamientos de luz (Tabla III.2). En ambas especies las hojas de sol se saturaron a valores más altos de radiación que las hojas de sombra (aproximadamente a 200 y 400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para sombra y sol respectivamente) (F: 84,31, $p < 0,001$).

La tasa de transporte de electrones medida in situ a lo largo del día (Figura III.3) fue diferente entre los distintos tratamientos de radiación siendo significativamente menor en el tratamiento de baja radiación (F: 32,44, $p < 0,001$). No existieron diferencias importantes entre el patrón de ambas especies. Como era de esperar, la gran diferencia en los niveles de radiación lumínica entre parcelas con alta disponibilidad de luz respecto a las parcelas de baja radiación (sotobosque) ocasionó una marcada diferencia en la TTE_{máx}. esperada (detallado anteriormente) en respuesta a la radiación.

Se observó que los niveles de radiación a los cuales se desarrollaron las plantas tuvieron efecto en la velocidad de recuperación del rendimiento cuántico después de la exposición de las hojas a niveles de luz saturantes muy altos sólo en el caso de *C.*

tenella (Figura III.4). La recuperación del rendimiento cuántico (Fv/Fm) luego de la exposición a luz saturante fue significativamente más baja en las plantas de *C. tenella* creciendo a la sombra, respecto a las plantas de la misma especie creciendo al sol y a plantas de *C. ramosissima* creciendo en ambas condiciones de luz (F: 13,26, gl: 1, p<0,05). Las plantas de *C. ramosissima* que crecieron en ambas condiciones de luz y las plantas de *C. tenella* que crecieron en los claros recuperaron aproximadamente el 80% del valor inicial de Fv/Fm a los 30 minutos. En cambio, las plantas de *C. tenella* que crecieron en el sotobosque recuperaron en el mismo período de tiempo sólo el 67% del valor inicial de Fv/Fm (Figura III.4).

Tabla III.2 Tasa de Crecimiento Relativo (TCR), Tasa Neta de Asimilación (TNA) Eficiencia en crecimiento en elongación de culmo (ELC), la Tasa máxima de Transporte de Electrones (TTE máx) expresado por unidad de superficie foliar y por unidad de peso foliar y el Punto de saturación (P.Sat.) de *C. ramosissima* y *C. tenella* creciendo en dos situaciones de luz: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C).

Variables	<i>C. ramosissima</i>		<i>C. tenella</i>	
	S	C	S	C
TCR g*sem ⁻¹	0,046±0,01 ^a	1,16±0,18 ^b	0,052±0,01 ^c	1,42±0,31 ^d
TNA g*m ² *sem ⁻¹	0,66 ±0,08 ^a	0,79±0,07 ^a	0,25 ±0,03 ^{b*}	0,39 ±0,03 ^{c*}
ELC m ³ *g ⁻¹	0,03±0,005 ^a	0,18±0,025 ^b	0,07±0,015 ^{c*}	0,30±0,045 ^{d*}
TTE máx. mmol*m ⁻² *s ⁻¹	36,2 ±2,3 ^a	53,3±3,1 ^b	34,4±2,50 ^c	63,4±2,90 ^{d*}
TTE máx mmol*g ⁻¹ *s ⁻¹	1,59±0,12 ^a	1,81±0,10 ^b	1,44±0,10 ^c	1,99±0,13 ^d
P. Sat.	243±14,2 ^a	392±20 ^b	247±15,80 ^c	463±25,70 ^d

Medias ± ES. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de luz. (*) Indica diferencias significativas entre especies para un mismo tratamiento de luz. p<0,05.

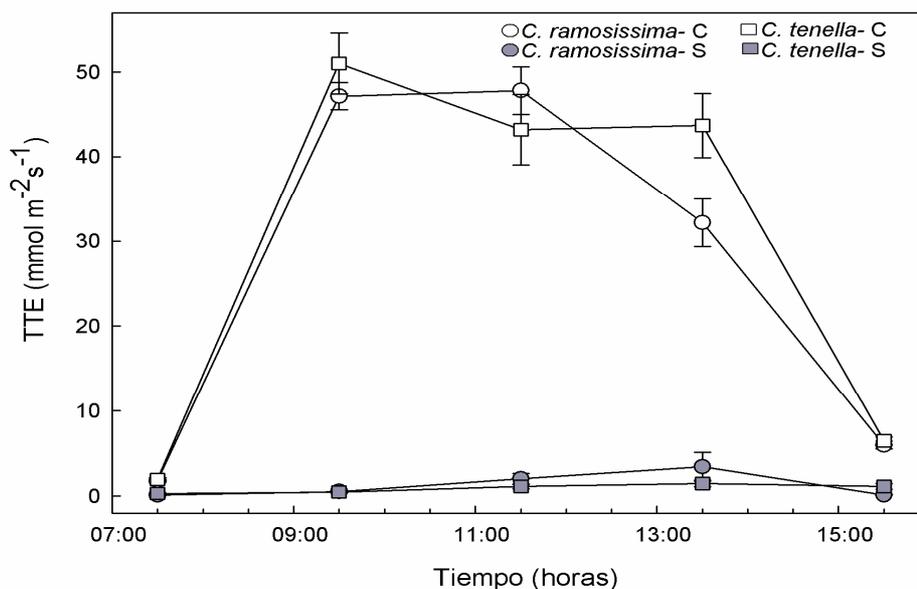


Figura III.3 Tasa de transporte de electrones (TTE) a lo largo del día medido *in situ* en las hojas de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella*, creciendo bajo distintas condiciones de luz: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C). Medias \pm error estándar, n=4.

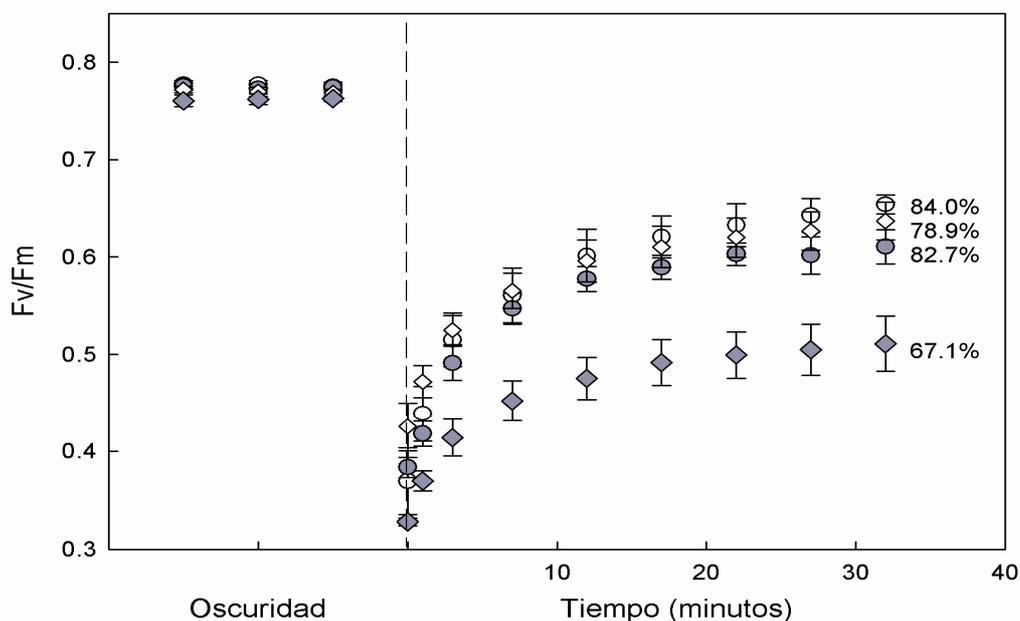


Figura III.4 Recuperación del rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm) en función del tiempo para *Chusquea ramosissima* (círculos) y *C. tenella* (rombos) creciendo bajo distintas condiciones de luz: baja radiación en sotobosque (símbolos grises) y alta radiación en claros (símbolos blancos), luego de haber sido expuestas a altas radiaciones ($> 2000 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{seg}^{-1}$) durante 20 minutos (línea vertical punteada). Media \pm error estándar, n=4. "Oscuridad": rendimiento cuántico en oscuridad antes de la exposición a alta radiación. La recuperación del Fv/Fm fue medida a DFFF de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{seg}^{-1}$ durante 30 min. Los números indican el porcentaje de recuperación a los 30 minutos.

Crecimiento

No existieron evidencias que demuestren que el porcentaje de supervivencia fuese diferente entre especies y tratamientos ($p > 0,05$). Con lo cual la disponibilidad de luz no afectaría la mortalidad de ambas especies (datos no mostrados). La tasa de crecimiento relativo (TCR) en biomasa tampoco fue diferente entre especies y presentó el mismo patrón: TCR más bajas a la sombra que al sol (F: 47,72, $p < 0,0001$) (Tabla III.2). Si bien, cuando las especies crecieron con alta disponibilidad de luz en los claros no se observaron diferencias significativas, *C. tenella* presentó una media mayor en la TCR al sol que *C. ramosissima* (Tabla III.2).

La tasa neta de asimilación (TNA) es una medida de la eficiencia de los órganos asimilatorios en la producción de nuevo crecimiento y refleja tanto la disponibilidad de recursos limitantes (especialmente la luz), como la organización espacial de las hojas (Chiariello et al., 1989). Los valores finales de esta variable (Tabla III.2) fueron diferentes entre especies (F: 67,49, $p < 0,001$). *Chusquea ramosissima* tuvo valores mayores de asimilación neta tanto en el dosel (F: 34,7, $p < 0,001$) como en claros respecto a *C. tenella* (F: 34,26, $p < 0,001$) (Tabla III.2). *Chusquea ramosissima* no presentó diferencias entre la TNA de plantas de sol y sombra. Sin embargo, *C. tenella* presentó valores más altos en la TNA cuando se desarrolló al sol (F: 10,09, $p < 0,05$).

La eficiencia de crecimiento en elongación total de culmo por planta (ELC) fue diferente entre los tratamientos de luz (F: 86,66, $p < 0,001$) y entre especies (F: 15,16, $p < 0,001$) (Tabla III.2). La ELC es una medida del crecimiento de los culmos en función del área foliar total de la planta (ver sección de Materiales y Métodos). Para una misma especie los mayores valores de ELC se observaron en plantas que crecieron al sol (F: 52,5, $p < 0,001$ y F: 37,39, $p < 0,001$, respectivamente para *C. ramosissima* y *C. tenella*).

Entre especies la ELC fue mayor en *C. tenella* que en *C. ramosissima* (F: 12,39, $p < 0,001$ y F: 5,74, $p < 0,05$, respectivamente para plantas de sombra y sol) (Tabla III.2).

La tasa de elongación de culmos por planta estuvo en ambas especies relacionada positivamente con la disponibilidad creciente de radiación solar (Figura III.5). Por cada aumento de 0,1 en la fracción de radiación solar incidente, la tasa de elongación de culmos aumentó $5 \text{ m} \cdot \text{año}^{-1}$. Se observó en ambas especies que a mayor biomasa foliar existe una mayor TCR. La TCR presentó también una relación lineal positiva con la biomasa asignada a hojas (Figura III.6) cuando ambas variables se expresan en escalas logarítmicas. Sin embargo, fue diferente entre las especies. Para una TCR determinada, *C. ramosissima* asignó menos biomasa foliar que *C. tenella* (se muestran los intervalos de confianza del 95%).

El crecimiento final acumulado después de 2 años de estudio (AFT, LTC y NCE y BF) (Tabla III.3) de ambas especies fue diferente según la cantidad de radiación solar en la cual crecieron las plantas. Cuando la luz no fue un recurso limitante como en los claros (C), las plantas de ambas especies incrementaron aproximadamente cuatro veces los valores del área foliar total promedio (AFT) por planta, la longitud total promedio por planta (LTC), el número total promedio por planta de culmos enraizados (NCE) y la biomasa total final (BF) (F: 492,81, $p < 0,0001$; F: 239,23, $p < 0,0001$; F: 130,21, $p < 0,0001$ y F: 382,39, $p < 0,0001$, respectivamente para AFT, LTC, NCE y BF), comparado con las plantas que crecieron en el sotobosque (S). Para ambos tratamientos de radiación, y en todas las variables medidas, se observaron diferencias significativas entre especies. *Chusquea tenella* presentó mayores valores que *C. ramosissima*, tanto a la sombra como al sol (F: 42,77, $p < 0,001$; F: 8,44, $p < 0,01$; F:

10,52, $p < 0,01$; F: 22,85, $p < 0,0001$ respectivamente para AFT, LTC, NCE y BF) (Tabla III.3).

La distribución del porcentaje de asignación de biomasa a hojas, culmos y rizomas fue similar en ambas especies, siendo el culmo quien representó el mayor aporte de biomasa, seguido por las hojas y por los rizomas (Figura III.7). En *C. ramosissima* no existieron diferencias en el porcentaje de asignación de recursos entre plantas de sol y sombra para hojas y culmo, pero la asignación al rizoma fue diferente dependiendo de la condición de luz, observándose en las plantas de sol un menor porcentaje en comparación con las plantas de sombra (Z: 2,11, $p < 0,05$) (Figura III.7a). En cambio las plantas de *C. tenella* que crecieron a la sombra mostraron una mayor asignación de recursos a las hojas que las plantas de sol (Z: 3,11, $p < 0,01$). El patrón contrario se observó para el culmo: las plantas de sol asignaron un % mayor de la biomasa que las plantas de sombra (Z: -2,05, $p < 0,05$) (Figura III.7b). No se observaron diferencias en el % de asignación de recursos a los rizomas

Tabla III.3 Crecimiento total promedio luego de 2 años de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* creciendo en dos situaciones de radiación solar: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C). Se utilizaron como medidas de crecimiento: el área foliar total promedio (AFT) por planta, la longitud total promedio por planta (LTC), el número total promedio por planta de culmos enraizados (NCE) y la biomasa total final (BF).

Espece	Trat.	AFT (m ²)	LTC (cm)	N ^o CE	BF (g)
<i>C. ramosissima</i>	S	0,07±0,01 ^a	227 ±31,49 ^a	3,0 ±0,3 ^a	10,42±1,8 ^a
	C	1,50±0,18 ^b	1589± 200 ^b	10 ± 1,3 ^b	250,1±39 ^b
<i>C. tenella</i>	S	0,18±0,02 ^{c*}	299±35,45 ^{c*}	4,0±0,4 ^{c*}	24,46±4,1 ^{c*}
	C	3,50±0,53 ^{d*}	2278±247 ^{d*}	13±1,07 ^{d*}	570,1±123 ^{d*}

Medias ±ES. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos de luz. (*) Indica diferencias significativas entre especies para un mismo tratamiento de luz. $p < 0,001$.

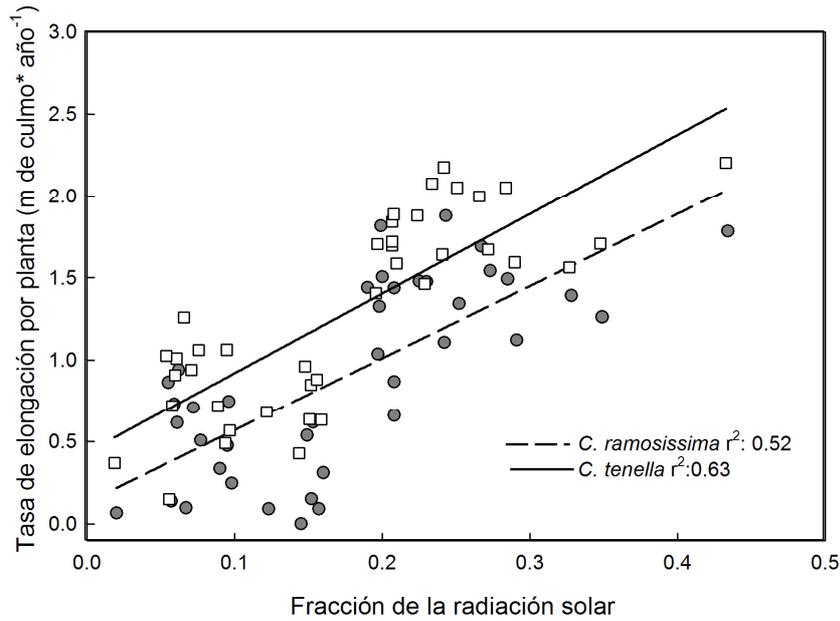


Figura III.5 Tasa de elongación por planta ($m \cdot \text{año}^{-1}$) en función de la luz que recibieron (estimada mediante el uso de fotografías hemisféricas, se expresa la fracción de radiación en el lugar donde se tomó la fotografía en relación a la radiación por encima del dosel). Círculos grises corresponden a *Chusquea ramosissima* y cuadrados blancos a *C. tenella*.

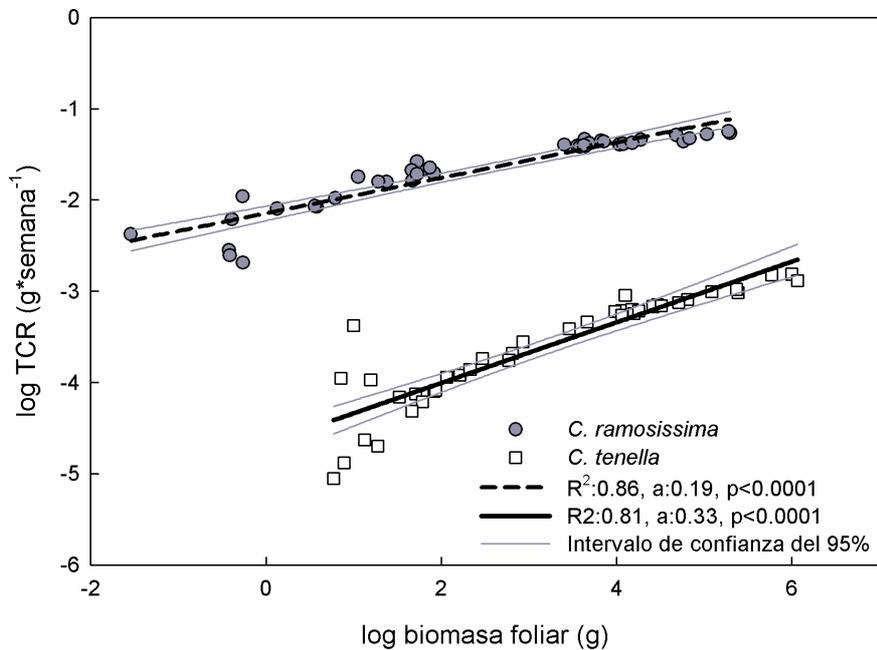


Figura III.6 Relación entre la tasa de crecimiento relativo (TCR) y la biomasa foliar de plantas de *Chusquea ramosissima* (círculos grises) y de *C. tenella* (cuadrados blancos).

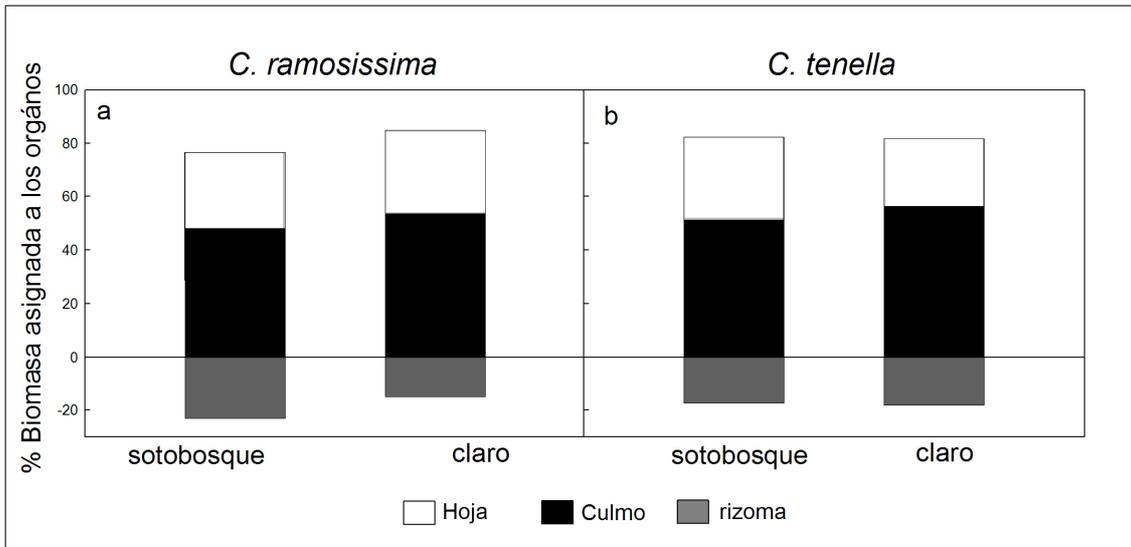


Figura III.7 Asignación de recursos: distribución de la biomasa final en los distintos órganos de *Chusquea ramosissima* (a) y *C. tenella* (b) creciendo en dos situaciones de luz: baja en sotobosque y alta en claros. Se indican los porcentajes promedios.

Conductancia estomática y potencial hídrico foliar

No se observó una variación de la conductancia estomática (g_s) durante las primeras horas del día y sólo al mediodía hubo diferencias entre hojas de sol y de sombra en una misma especie. Recién a partir del mediodía se observaron valores más bajos de g_s , respecto a los valores de la madrugada. Tampoco se observaron diferencias entre las especies (Figura III.8).

El nivel de radiación solar directa que recibieron los individuos durante el transcurso de la mañana tuvo un efecto significativo en el potencial hídrico de las hojas al mediodía (Figura III.9): el potencial hídrico foliar para ambas especies fue menos negativo durante la mañana (entre -0,45 y -1MPa) que durante el mediodía ($>-1,5$ MPa) (Prueba no paramétrica Kruskal Wallis, H: 20,28, $p < 0,001$ para *C. ramosissima* y H: 16,5, $p < 0,001$ para *C. tenella*). En *C. ramosissima* los potenciales más negativos durante la mañana se observaron en individuos que crecieron en el sotobosque (H: 9,02, $p < 0,001$) (Figura III.9a), patrón que no se observó en *C. tenella* (Figura III.9b). Al

mediodía en cambio, no existieron diferencias en plantas de sol y sombra en ambas especies. A esta hora del día las plantas de ambas especies y en ambas condiciones de luz alcanzaron potenciales hídricos cercanos o por debajo del punto de pérdida de turgor calculado a partir de las curvas de presión-volumen (el valor promedio registrado fue de -1,52 y -1,70 MPa para *C. ramosissima* y *C. tenella* respectivamente).

Los potenciales hídricos de las hojas cubiertas en *C. ramosissima* fueron similares a los valores registrados por la madrugada en plantas de sotobosque (Figura III.9a). Tanto para hojas de sol como de sotobosque las hojas cubiertas presentaron valores menos negativos que las hojas descubiertas. En *C. tenella* los valores de hojas cubiertas fueron similares entre hojas de sol y sombra y a su vez más negativos que los valores de potencial registrados a la madrugada (Figura III.9 b). Comparada con *C. ramosissima* también fueron más negativos (H: 5,24, $p < 0,05$) (Figura III.9).

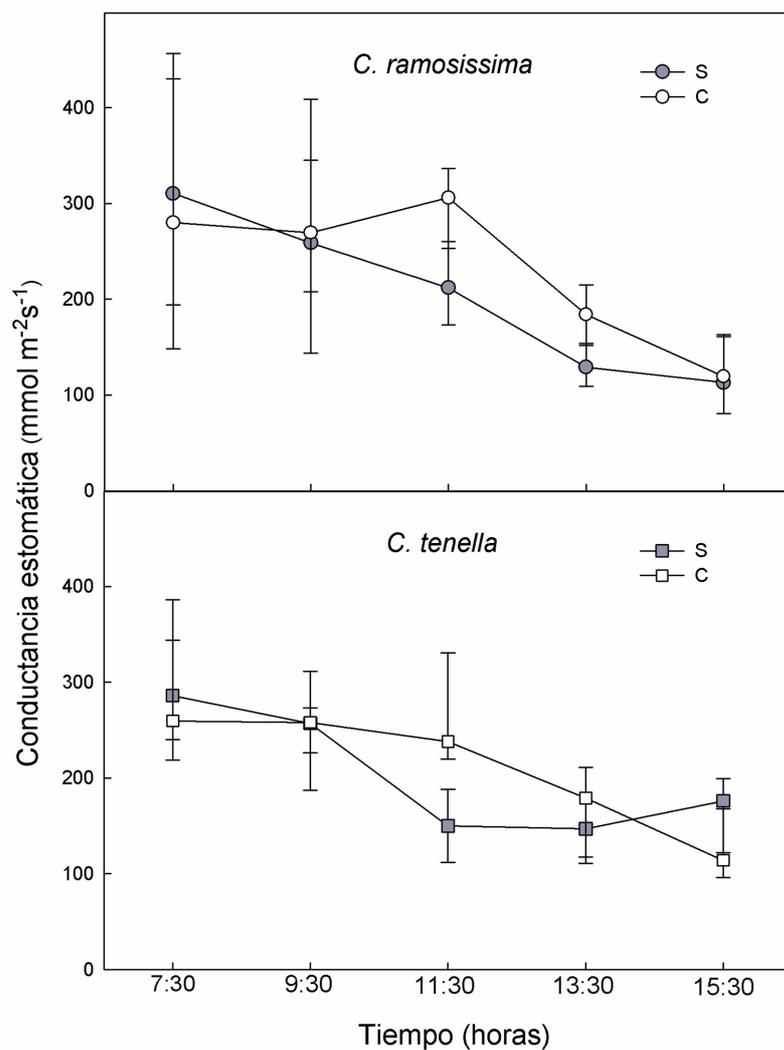


Figura III.8 Conductancia estomática medida *in situ* en las hojas sin alterar su orientación a lo largo del día en individuos de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* creciendo en dos situaciones de luz: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C). Medias \pm error estándar, n=4.

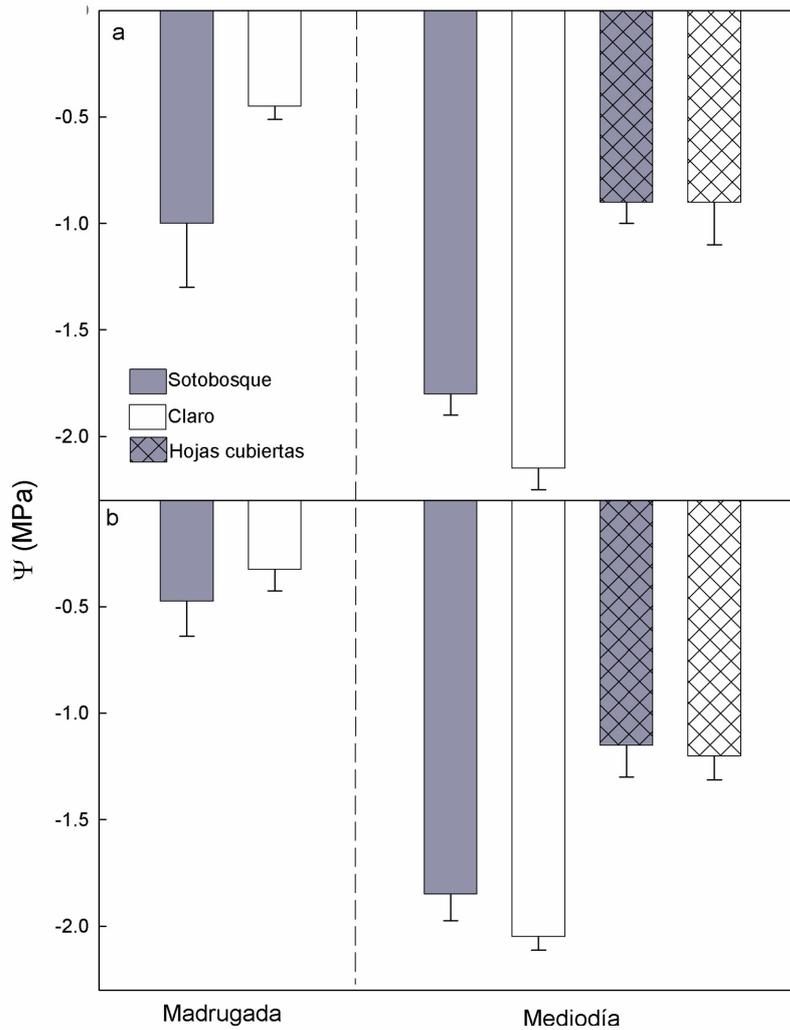


Figura III.9 Potencial hídrico foliar a la madrugada y mediodía en hojas cubiertas y descubiertas de *Chusquea ramosissima* (a) y *C. tenella* (b) bajo dos niveles de radiación. Ψ , mediana + percentil 75%, n=7.

Arquitectura hidráulica

En la Tabla III.4 se muestran los resultados de K_S , K_L , K_H y % de cavitación para las dos especies en dos tratamientos de luz. Ambas especies presentaron una gran variabilidad en las características medidas y diferencias en sus conductividades hidráulicas para los diferentes niveles de radiación. Por la mañana no hubo diferencia entre K_H real y K_H máximo en ambos tratamientos (datos no mostrados) pero si al

mediodía, observándose además cambios entre las plantas de sol y sombra en el K_H máx. No existieron evidencias para afirmar qué cambios en la disponibilidad de radiación afectaron la conductividad hidráulica específica (K_S) (F: 0,59, $p > 0,05$). En condiciones de alta radiación *C. ramosissima* en comparación a *C. tenella* presentó valores más altos de K_S (F: 87,66, $p < 0,05$). Los valores de conductividad foliar (K_L) tampoco estuvieron afectados por la disponibilidad lumínica pero sí fueron diferentes entre especies, presentando *C. ramosissima* los valores más altos (F: 26,44, $p < 0,05$).

Se observaron diferencias significativas en el porcentaje de cavitación entre especies y condiciones de luz. Las plantas de ambas especies que crecieron al sol presentaron valores de cavitación al mediodía mayores que los observados en las plantas del sotobosque (F: 21,07, $p < 0,05$). El porcentaje de cavitación fue mayor en *C. tenella* que en *C. ramosissima* en planta de sombra (F: 13,46, $p < 0,05$) pero no se observaron diferencias entre plantas de sol (Tabla III.4).

Los vasos de ambas especies tuvieron una longitud promedio de entre 20 y 30cm, tanto si las plantas crecieron en condiciones de alta o de baja radiación solar. Se observó que los culmos que habían crecido en el tratamiento de mayor disponibilidad lumínica tenían un diámetro mayor (datos no mostrados) y, por ende, un área de xilema proporcionalmente mayor. La conductividad hidráulica específica (K_S) mostró una correlación positiva con el diámetro medio de los vasos para los individuos estudiados (datos no mostrados) por lo tanto los cambios en la conductividad hidráulica (K_H) observada pueden explicarse por las variaciones en el área de la sección transversal de los mismos ya que a mayor área transversal del culmo, la conductividad hidráulica aumenta.

Tabla III.4 Conductividad hidráulica (K_H ; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-5}$), Conductividad hidráulica máxima ($K_{H\text{máx.}}$; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1} 10^{-5}$), Conductividad hidráulica específica (K_S , $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$) Conductividad hidráulica foliar ($K_{L\text{real}}$; $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} 10^{-5}$) y % cavitación durante el mediodía en *Chusquea ramosissima* y *C. tenella*, bajo dos situaciones de luz: baja en sotobosque (S) y alta en claros (C) Se indican las medias.

Variable	Tratamiento	<i>C. ramosissima</i>	<i>C. tenella</i>
K_H	C	1,68	0,05
	S	0,34	0,06
$K_{H\text{máx.}}$	C	9,83	0,71
	S	0,48	0,29
K_S	C	1,22	0,03
	S	0,39	0,07
$K_{L\text{real}}$	C	8,30	0,28
	S	3,91	0,81
% Cavitación	C	78,2	91,2
	S	26,4	70,9

III.4 Discusión

El tiempo de vida media de las hojas no superó el año y medio, siendo menor que en especies de bambúes de climas templados, donde la longitud foliar varía entre 2 y 9 años (Oshima, 1962; Lei & Koike, 1998). De todas formas, ambas especies mantuvieron la posibilidad de fijar carbono a lo largo de las distintas estaciones del año. La longitud del tiempo de vida foliar en *C. ramosissima* fue de aproximadamente 1 año, mientras que *C. tenella* mantuvo sus hojas en la planta durante 3 o 4 meses más. A diferencia de lo observado en otras especies de plantas (Campanello, 2004) e incluso en otras bambúseas (Oshima, 1962; Lei & Koike, 1998), el tiempo de vida de las hojas dentro de una misma especie, no estuvo influenciado por las condiciones de radiación. Es probable que la tasa de producción de hojas y su duración en la planta en

particular no estén influenciadas por las condiciones ambientales en las que ese culmo portador de esas hojas se haya desarrollado. La influencia de otros culmos unidos por los rizomas (integración fisiológica) podría incluso ser más importante que las condiciones de crecimiento de cada culmo individual. El patrón de variación de la longitud de vida foliar como función de la TTE y el AFE tampoco fue consistente con los patrones observados en diversas especies vegetales; donde las hojas con longitud de vida corta tienen una asociación positiva con la tasa de transporte de electrones (TTE), el área foliar específica (AFE) o la concentración de nitrógeno (N) (Reich et al., 1992). Sin embargo, los niveles de radiación sí afectaron a estas otras tres características, las cuales variaron según lo esperado de acuerdo a la teoría (Reich et al., 1992; 1997). Aunque la longitud de vida foliar no respondió a los patrones esperados estaría relacionada a otras características de la planta como la tasa neta de asimilación (TNA) y la capacidad de transporte de agua.

Chusquea ramosissima presentó hojas de tiempo de vida más corto, pero igual o menor tasa de TTE y menor crecimiento final comparada con *C. tenella*. Sin embargo, los mayores valores en la TNA, la alta capacidad de transporte de agua y recuperación a las cavitaciones permitirían a esta especie asimilar C durante períodos de tiempo más largos que *C. tenella* y de esa manera disminuir la longevidad foliar. Otros estudios (Lei & Koike, 1998) demostraron que las hojas de los bambúes luego de un año comienzan a mostrar senescencia y a acumular progresivamente grandes cantidades de sílice (Motomura, 2008), limitando de este modo la capacidad de fotosíntesis. Las hojas de *C. ramosissima* poseen como máximo un año de edad, lo cual sugiere que esta especie sólo mantendría hojas con actividad fotosintética alta, disminuyendo costos de mantenimiento de órganos innecesarios. Estudios relacionados con los costos de construcción y asimilación de C son necesarios a la hora de corroborar dichas hipótesis.

Ambas especies pudieron aclimatar su capacidad fotosintética de acuerdo a los niveles de luz en los que se desarrollaron, lo cual también fue observado en otras especies de bambúes (Agata et al., 1985; Kumar et al., 2002). En particular, a niveles altos de radiación ambas especies de *Chusquea* incrementaron su capacidad fotosintética (medida como tasa máxima de transporte de electrones, TTE_{máx}) y los niveles de radiación a la cual alcanzaron el punto de saturación. Dicho punto varió entre 240 y 460 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para sombra y sol respectivamente, a diferencia de lo observado por Lei & Koike (1998) para *Sasa senanensis* donde la TTE_{máx} ocurrió a un valor de luz saturante de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para ambas condiciones de radiación lumínica, y donde la respuesta a la luz se mantuvo igual en las hojas de sol y sombra. La diferencia entre especies se observó sólo en plantas que crecieron al sol, exhibiendo *C. tenella* los valores mas altos de TTE. Las diferencias observadas en los distintos tratamientos de radiación se mantuvieron tanto cuando se expresó la TTE por unidad de superficie foliar ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$) o por unidad de peso ($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{seg}^{-1}$). Sin embargo, cuando se expresó la capacidad fotosintética por unidad de peso, las diferencias entre especies no se mantuvieron; es decir que la capacidad fotosintética por gramo de hoja fue similar en *C. ramosissima* y *C. tenella*

Los bambúes son especies con metabolismo fotosintético C_3 y si bien al igual que en otros estudios (Lei & Koike, 1998; Motomura et al., 2008; Saha et al., 2009; Ely, 2009) los valores de TTE_{máx} expresados por unidad de superficie sugieren que los bambúes presentan tasas de fotosíntesis bajas en comparación a otras especies, pero al ser expresados por unidad de peso foliar estos valores pasan a ser significativos. Por ejemplo, Campanello (datos no publicados) obtuvo valores de 0,57 $\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ para el rabo ita (*Lonchocarpus leucanthus*), 0,9 $\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ para el guatambú (*Balfourodendrum riedelianum*) y 2,6 $\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ para el cedro (*Cedrela fissilis*), todas especies arbóreas que están también presentes en al área de estudio. Los TTE_{máx}

expresados por unidad de peso para las dos especies de bambú estudiadas presentan valores entre 1,4 y 2,0mmol*g⁻¹*s⁻¹), superiores a los obtenidos en especies arbóreas de crecimiento lento (*L. leucanthus* y *B. riedelianum*) y equiparables a los valores de TTE_{máx} de *C. fissilis*, especie de crecimiento rápido. Esta diferencia entre la TTE expresada por unidad de superficie o por unidad de peso se debe a que las hojas de las bambúseas presentan valores altos de AFE comparado con otras especies del dosel y son extremadamente delgadas. Esta propiedad junto con la aparente capacidad fotosintética de los culmos conferiría otra ventaja competitiva importante a los bambúes que crecen en ambientes donde la luz es un recurso limitante.

En general el éxito de las plantas en los ecosistemas boscosos podría ser explicado en parte por la rápida aclimatación a las condiciones cambiantes de luz y una menor susceptibilidad a la fotoinhibición (Durand & Goldstein, 2001). Cuando los individuos de *C. ramosissima* y *C. tenella* que se desarrollaron bajo distintas condiciones de luz fueron expuestos a alta radiación, se observó cierto nivel de fotoinhibición en todas las plantas independientemente del tratamiento en el cual se desarrollaron. Sin embargo, la velocidad de recuperación de los individuos de *C. tenella* que crecieron a la sombra fue significativamente menor que los individuos de *C. ramosissima* creciendo bajo las mismas condiciones de radiación. Estos individuos sólo lograron recuperar el 60% del rendimiento cuántico, evidenciando que *C. tenella* es una especie más susceptible a la fotoinhibición y menos eficiente para disipar el exceso de luz (energía) si se desarrolla bajo condiciones de baja radiación solar comparada con *C. ramosissima*. Este mismo patrón de respuesta a la luz se ha observado en otras especies (Barth et al., 2001; Durand & Goldstein, 2001; Gatti, 2005).

La habilidad de las plantas de sotobosque para captar y utilizar la radiación solar de forma eficiente es un determinante del crecimiento potencial en un ambiente dado (Givnish, 1988; Chadzon et al., 1996; Durand & Goldstein, 2001). Hasta el momento poco se conocía sobre estas capacidades y sobre la ecología y fisiología de *C. ramosissima* y *C. tenella* en su hábitat nativo. Al igual que otras bambúseas (Kobayashi et al., 2000), las especies estudiadas presentaron distintos morfotipos y respuestas fisiológicas según si la planta creció en sitios con alta o baja radiación solar. En los sitios con alta radiación, ambas especies de *Chusquea* desarrollaron plantas más grandes, con mayor área foliar, más ramificadas y con rizomas bien desarrollados. Mientras que el patrón contrario se observó en las plantas que crecieron a la sombra. No existieron diferencias en la asignación de biomasa entre las plantas que crecieron bajo dos condiciones de luz contrastantes y entre las dos especies. En ambas especies, tanto al sol como a la sombra, la mayor asignación de biomasa estuvo destinada a los culmos. Para los bambúes que crecen en el sotobosque este órgano es sumamente importante para posicionar las hojas en sitios donde puedan recibir la luz de forma más eficiente y lograr competir exitosamente por este recurso con otras especies del bosque (Koyama & Ogawa, 1993; Hori et al., 1998; Kobayashi et al., 2000). El rizoma es también un órgano muy importante porque permite la integración de los culmos de un individuo y la utilización de microhabitats con diferente disponibilidad de recursos, como alta radiación en claros cuyos fotoasimilados pueden ser transportados para ser utilizados por hojas que se encuentran por debajo del dosel (Saitoh et al., 2002).

La Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) fue similar entre especies y estaría relacionada positivamente con la radiación, la TTE_{máx} y la TTE medida in situ, dado que fue mayor en sitios con buena disponibilidad de luz y en plantas con mayores TTE. La mayor radiación incrementó de forma notoria la biomasa de las plantas siendo *C. tenella* la especie con mayor biomasa, resultado del mayor crecimiento en el área foliar total

(AFT), el largo de culmos y eficiencia en la elongación del mismo. Esto indica que el crecimiento de las dos especies estudiadas estaría determinado no sólo por la cantidad de CO₂ asimilado por unidad de peso foliar, sino también por la superficie fotosintética total de la planta y aparentemente por los costos de construcción de los culmos. Niklas (1998) sugiere que los tallos (o culmos) huecos son más baratos, más eficientes y que las plantas que los poseen presentarían mayores tasas de crecimiento. En concordancia con esta hipótesis, en este trabajo se observó que la especie de culmo hueco, *C. tenella*, presentó crecimiento mayor a *C. ramosissima*. Sin embargo, la TCR por unidad de biomasa foliar fue mayor en *C. ramosissima*, lo cual podría explicarse porque esta especie tuvo una TNA mayor que *C. tenella*. Una mayor TNA le permitiría a *C. ramosissima* mantener tasas de crecimiento elevadas a pesar del alto costo de construcción, principalmente a consecuencia de sus culmos macizos.

Para algunas especies dicotiledóneas del BA, Campanello (2004) observó que existe una relación positiva entre la capacidad de las plantas de suministrar agua a las hojas y sus capacidades fotosintéticas. Es decir, aquellas plantas que tienen una actividad fotosintética más alta tienen, también, mayor eficiencia en el transporte de agua. Sin embargo, ambas especies de *Chusquea* presentaron valores similares en la TTE pero difirieron en la capacidad de transporte de agua. A su vez *C. ramosissima* presentó los valores más altos en conductividad hidráulica foliar (K_L) tanto al sol como a la sombra y una menor susceptibilidad a la cavitación en comparación a *C. tenella*. Este patrón estaría también relacionado con la gran área foliar que soporta *C. tenella* en relación a la sección transversal del culmo y con la constitución del mismo. *Chusquea ramosissima* posee un culmo macizo con una estructura vascular que favorece la rápida y abundante conducción de agua: numerosos vasos periféricos estrechos y vasos céntricos bastante anchos (ver capítulo II), por lo que puede considerarse conductiva a toda la sección transversal del culmo, mientras que en *C. tenella*, al

poseer un culmo semi-macizo el área conductiva debe ser estimada mediante la substracción de la médula hueca del área transversal total del culmo. Este último tipo de culmo a su vez presentaría mayor posibilidad de ruptura mecánica y riesgo de interrumpir sus funciones fisiológicas que los tallos macizos (Niklas, 1998). Los valores de K_L observados en *C. ramosissima* durante este estudio fueron menores a los registrados por Saha et al. (2009) $K_L = 1,1 \pm 0,06 \times 10^{-4} \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. Esta diferencia podría deberse al tamaño de individuos utilizado durante los diferentes estudios y consecuentemente al tamaño de vasos, los cuales crecen acorde al crecimiento en el diámetro del culmo (datos no mostrados). Sin embargo, dichos valores fueron altos comparados con valores observados en renovales de especies arbóreas de edad similar presentes en el área de estudio (Villagra, datos no publicados).

Ambas especies de *Chusquea* exhibieron pérdida de conductividad y valores altos de susceptibilidad a la cavitación durante las horas del día de mayor déficit hídrico (mediodía). Si bien la cavitación observada fue alta, los bambúes tienen la capacidad de recuperar la funcionalidad de los vasos embolizados mediante presiones positivas de raíz, como ocurre en *Rhipidocladum racemiflorum* (Cochard et al., 1994) y en plantas adultas de *C. ramosissima* y *Merostachys clausenii* (Saha et al., 2009). *Chusquea ramosissima* presentó menor susceptibilidad a la cavitación que *C. tenella*; esto podría ser consecuencia no sólo de un eficiente sistema de transporte y mayores presiones de raíz sino también a diferencias en la constitución del culmo. *Chusquea ramosissima* al presentar un culmo macizo posee mayor porcentaje de tejido parenquimático, el cual al igual que lo observado en otras plantas (*Ceiba speciosa*; *Adansonia digitata*) podría funcionar como reservorio interno de agua y mitigar las limitaciones del sistema hidráulico y o participar en el proceso de reparación de vasos embolizados como se observó en otras especies (Scholz, 2006).

Desde un punto de vista funcional, *C. ramosissima* tiene sistemas de transporte de agua más eficientes y es menos susceptible a la cavitación que *C. tenella*. Esto le permitiría a la primera especie mantener un estado hídrico foliar favorable durante los períodos de déficit hídricos o momentos de alta demanda evaporativa que ocurren frecuentemente en el área de estudio. Altos potenciales hídricos en *C. ramosissima* ayudarían a mantener tasas fotosintéticas altas. Aunque ambas especies tienen TTE similares, en un período largo de tiempo *C. ramosissima* podría fotosintetizar más que *C. tenella*. Aunque ambas especies presentaron valores de conductancia estomática (gs) relativamente más altos de los esperados, éstos disminuyeron al mediodía conforme a la disminución de conductividad hidráulica y al aumento de radiación y temperatura, evidenciando el cierre y control estomático por parte de ambas especies. Los valores de potencial hídrico foliar disminuyeron al mediodía conforme a la disminución de conductividad hidráulica y a la mayor demanda evaporativa, alcanzando valores cercanos al punto de pérdida de turgor.

III.5 Conclusiones

Los resultados de este trabajo sugieren que no sólo los atributos foliares son importantes a la hora de explicar el éxito y la longitud foliar de una especie, sino que es necesario considerar y estudiar a las plantas de forma integral (especialmente si presentan crecimiento clonal). Las altas tasas de crecimiento, en condiciones de radiación solar alta, estarían asociadas a una mayor capacidad fotosintética, mayor área foliar, mejor eficiencia en el transporte de agua y mayor eficiencia en la elongación de los culmos. La longitud de vida foliar no respondió a los patrones esperados pero estaría relacionada a otras características de la planta como la tasa neta de asimilación (TNA) y la capacidad de transporte de agua. *C. ramosissima* presentó hojas de tiempo de vida corto, pero igual o menor tasa de transporte de

electrones y menor crecimiento final. Sin embargo, los mayores valores en la TNA, la alta capacidad de transporte de agua y recuperación a las cavitaciones evidentemente permiten a esta especie asimilar C durante períodos de tiempo más largos que *C. tenella* y de esa manera disminuir la longevidad foliar. Las hojas de *C. ramosissima* poseen como máximo un año de edad, lo cual sugiere que esta especie sólo mantiene en la planta hojas con actividad fotosintética alta, disminuyendo costos de mantenimiento de órganos innecesarios.

Capítulo IV Patrón de floración y reclutamiento de plántulas de *Chusquea ramosissima*

IV.1 Introducción

Los bambúes son la subfamilia más diversa de las poáceas, con más de 1.400 especies distribuidas a lo largo del mundo. Además del importante crecimiento vegetativo, estas plantas poseen un característico y variado comportamiento reproductivo sexual. Mientras que muchas especies pueden florecer reiteradas veces a lo largo de sus vidas (Calderón & Soderstrom, 1980), otras son monocárpicas (semélparas) y presentan un solo evento reproductivo sexual, el cual culmina con la muerte de la planta (Janzen, 1976; Veblen, 1982; Taylor et al., 1991).

En los bambúes el patrón de reproducción sexual puede diferir tanto en el grado o proporción de individuos florecidos como en el tiempo entre floraciones o el área en que éstas se producen. Este gradiente de variabilidad abarca desde floraciones continuas (donde todos los individuos pueden florecer anual o estacionalmente sin la subsecuente muerte súbita de la planta), hasta floraciones masivas estrictas, donde todos los individuos florecen y mueren de forma sincrónica (Franklin, 2004; Janzen, 1976; Judziewicz et al., 1999; Kelly, 1994; Herrera et al., 1998). Ante esta variabilidad, tradicionalmente se han descrito tres patrones de floración: *gregario* (o masivo), *esporádico* (asincrónico) y *continuo* (Judziewicz et al., 1999; Londoño, com. pers.). Es masivo o gregario cuando la mayoría de los individuos de una población o poblaciones florecen a un mismo tiempo (sincrónicamente) en años particulares (a excepción de unos pocos culmos o genets (individuos) que pueden florecen justo antes

y después del pico de floración, describiendo una `ola de floración') y generalmente abarcando extensas áreas y varias poblaciones (Campbell, 1985; Judziewicz et al., 1999; Franklin, 2004). Mientras que un patrón asincrónico (esporádico) ocurre cuando el evento es no gregario e involucra sólo algunos genets de una o varias poblaciones (Gadgil & Prasad, 1984; Campbell, 1985; Judziewicz et al., 1999). Este tipo de floración incluso no necesariamente implica la muerte de los genets (Judziewicz et al., 1999) y puede afectar a genets aislados o solo culmos o ramets de distintos genets. Con lo cual y de acuerdo a Judziewicz et al. (1999), la clasificación de especies como monocárpicas/policárpicas tampoco sería una cuestión simple y clara, ya que en muchas especies de bambúes clasificados como monocárpicas algunos individuos mueren mientras otros no. A diferencia de las floraciones masivas, las floraciones asincrónicas han sido escasamente documentadas (pero ver, Campbell, 1985; Isagi et al., 2004).

Independientemente de la clasificación utilizada, en la literatura todavía existen ideas contradictorias en relación al significado ecológico y evolutivo de los patrones de floración. Para Janzen (1976) la sincronía es producto de la selección estabilizadora, debido a la predación intensa de las semillas cuando éstas son escasas (inicio y finalización del pico de la floración) (hipótesis saciación-predación). Mientras que otras hipótesis adjudican un beneficio de la floración masiva al incrementar las posibilidades de fecundación durante la polinización por viento (Kelly et al., 2001; Koenig & Ashley, 2003). Keeley & Bond (1999) sugieren en cambio que la muerte sincrónica de las plantas adultas pueden promover y facilitar eventos de fuego, los cuales crearían claros en el bosque para que se desarrollen las nuevas generaciones de bambú. Más recientemente Franklin (2004) sugirió que en los bambúes la floración sincrónica y masiva es el carácter ancestral, y que, esa sincronía puede interrumpirse y fragmentarse en el tiempo, pero se renueva por especiación alocrónica y dispersión.

Incluye a la predación y a los beneficios de la polinización por viento como las fuerzas selectivas que mantienen dicha sincronía. Si bien es extenso el número de hipótesis que intentan explicar los eventos sincrónicos y masivos de floración, la naturaleza de este fenómeno es aún compleja, y es posible que sean muchos los factores ambientales y componentes fisiológicos y genéticos que influyen sobre la misma.

El período entre eventos de floración también difiere entre especies. Muchas especies de bambú permanecen en estado vegetativo por unos pocos años antes de florecer, mientras que otras lo hacen por cerca de 100 años (Janzen, 1976). Durante la floración masiva los bambúes producen grandes cantidades de semillas, registrándose en algunos casos más de 1 millón de semillas ha⁻¹ (Janzen, 1976; Gadgil & Prasad, 1984; González & Donoso, 1999). La regeneración de los bambúes a través de la germinación de dichas semillas, como así también el crecimiento de los renovales, varía espacialmente en los bosques y podría verse afectada por la cobertura del dosel arbóreo (e.g., Nakashizuka, 1988; Taylor et al., 2004). En los bosques donde los bambúes constituyen un componente importante del sotobosque, su floración y muerte puede ocasionar profundos efectos en la estructura y dinámica de las comunidades de plantas (Young, 1991; Taylor & Qin, 1992; González et al., 2002; Martins et al., 2004; Taylor et al., 2004; Holz & Veblen, 2006; Caccia et al., 2009) y también en la dinámica de las poblaciones de animales que obtienen alimento y refugio en estas plantas (Janzen, 1976; Krater, 1997; Gallardo & Mercado, 1999; Bodratti et al., 2006; Kitzberger et al., 2007). A pesar de la importancia que tienen los bambúes monocárpicos en las regiones neotropicales, existe muy poca información sobre la dinámica de sus poblaciones y el impacto que éstas tienen en la estructura y funcionamiento de los bosques; incluso se desconoce si estas poblaciones luego de la floración y muerte pueden recuperarse.

Chusquea ramosissima (Lindman) es una especie de bambú leñoso monocárpico dominante en el Bosque Atlántico semideciduo (BAs) (Campanello et al., 2007a). Presenta una amplia distribución la cual comprende el centro norte y este de Brasil, el noreste de Argentina, este de Paraguay y norte de Uruguay (Clark, com.pers.; Judziewicz et al., 1999). Se caracteriza por presentar culmos con entrenudos sólidos y generalmente erectos o apoyantes; pudiendo comportarse de modo trepador facultativo para alcanzar la copa de los árboles y competir por la luz. Esta especie de bambú coloniza de manera agresiva los claros y áreas abiertas dentro de los bosques, en donde forma matas impenetrables que inhiben la regeneración de árboles e impiden la cicatrización de claros (Campanello et al., 2007a). En el año 2001, *C. ramosissima* comenzó a florecer en el BAs del noreste de Argentina. Considerando la abundancia de esta especie y su efecto negativo sobre la vegetación, estudiar diversos aspectos sobre su floración se vuelve extremadamente importante a la hora de entender e interpretar el rol de *C. ramosissima* en la dinámica de este bosque. El tiempo necesario para la recuperación de las poblaciones de bambú después de su muerte por floración puede ser un factor determinante en la dinámica de este ecosistema.

Los **objetivos** principales de este capítulo fueron describir el patrón de floración de esta especie, determinar el ciclo de floración y estudiar la demografía de las plántulas del bambú que se desarrollaron luego de su floración y muerte. Otro de los objetivos fue conocer si *C. ramosissima* podría re-colonizar las áreas florecidas y por lo tanto presentar mecanismos que le permitan auto-perpetuarse en sitios donde era dominante antes de la floración. La **hipótesis** de trabajo establece que *C. ramosissima* presenta una floración masiva y sincrónica, la cual resulta en una gran producción de semillas y consecuentemente en una alta cantidad de plántulas de bambú. La subsiguiente muerte de la generación parental de *C. ramosissima* constituirá una

“ventana” de oportunidad para el desarrollo de la nueva generación de bambú permitiendo la re-colonización del área que dominaba previo a su floración y muerte.

IV.2 Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en el Bosque Atlántico semideciduo de la provincia de Misiones, Argentina (para mayores características del área ver capítulo I). Por cuestiones de logística y para abarcar un área mayor de bosque se utilizaron dos sitios de estudio: el primero se localizó en una propiedad privada (La Elina) donde se conserva una importante porción de bosque nativo, localizada a 32km en línea recta del Parque Nacional Iguazú (Figura IV.1). En este sitio se utilizó una parcela permanente de 1 ha. para el desarrollo de este trabajo, la cual fue elegida al azar entre varias parcelas permanentes instaladas desde el año 2000 por el grupo de trabajo del Laboratorio de Ecología Funcional de la Universidad de Buenos Aires. Estas parcelas se instalaron para realizar trabajos de investigación sobre ecología, dinámica, manejo y aprovechamiento del bosque nativo. El otro sitio permanente de estudio se ubicó dentro del área intangible del Parque Nacional Iguazú (Figura IV.1). Ambos lugares presentaban extensas áreas de bosque con una cobertura abundante de *C. ramosissima* en distintos estados reproductivos (estado vegetativo, en floración o muerta por floración). Los dos sitios presentaron características similares y fueron sometidos a extracción selectiva de árboles en el pasado. Las especies de árboles dominantes en estos bosques son *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (Rutaceae), *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae), *Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassler (Malvaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Patagonula americana* L. (Boraginaceae) y *Lonchocarpus leucanthus* Burkart (Fabaceae) entre otras. Las lianas son abundantes particularmente en claros y sitios

disturbados (Campanello et al., 2007b, Campanello et al., 2009). Los distintos estudios y variables medidas se describen a continuación:

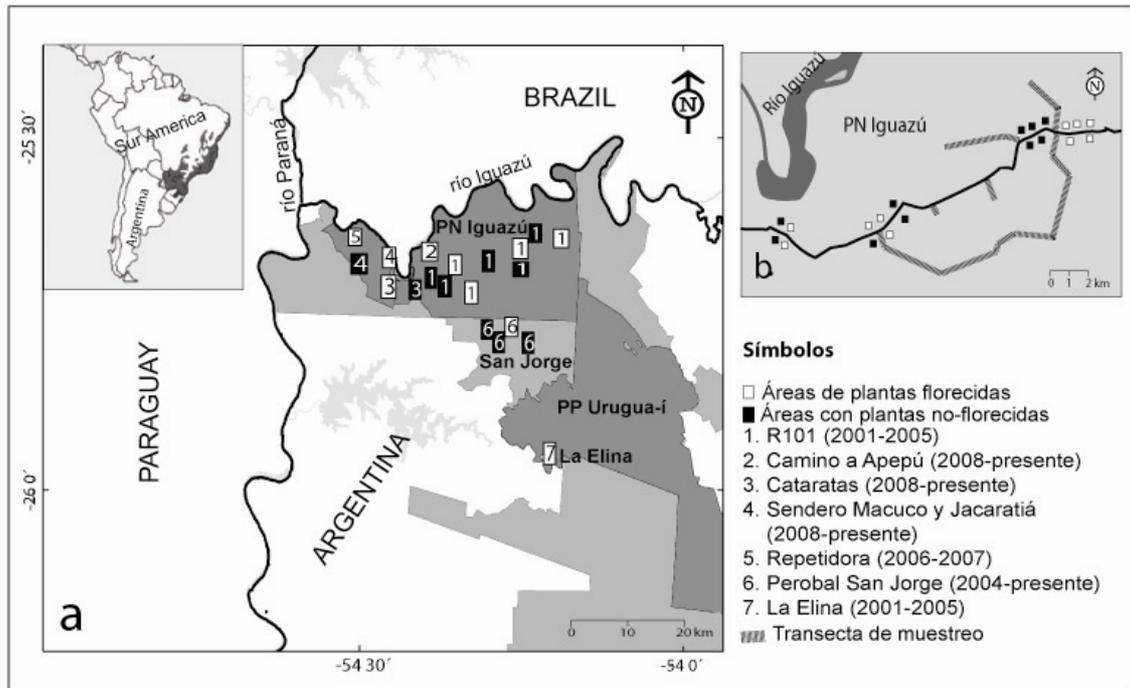


Figura IV.1 a) Localización del área de estudio en la provincia de Misiones (Argentina). En gris oscuro se muestran las áreas con bosque nativo correspondientes al Parque Nacional Iguazú (PNI), el Parque provincial Urugua-í y la propiedad privada La Elina. Los cuadros con números indican los sitios florecidos (blanco) y no florecidos (negro) monitoreados entre el 2001 y 2009. El período de floración observado por sitio se indica entre paréntesis. b) Se muestra la localización de las 20 parcelas permanentes a lo largo de la RN101: parcelas florecidas (blanco) y no florecidas (negro) y el área por donde se realizaron las transectas de muestreo.

Patrón de floración

El patrón de floración de *C. ramosissima* a escala local se estudió en la propiedad privada La Elina dentro de una parcela permanente de 1ha (Figura IV.1a). En dicho sitio, la floración comenzó hacia finales del año 2001. Dentro de la parcela permanente se establecieron 25 sub-parcelas de 4m² distribuidas en forma regular cada 20m. Una vez por año, durante los años 2002, 2003 y 2004 se contaron el número de culmos

florecidos (categoría que incluyó culmos con flores, frutos o muertos aún en pie) y culmos no florecidos de *C. ramosissima* que enraizaban dentro de cada sub-parcela. En el año 2008 se contó nuevamente el número de culmos enraizados y los renovales de *C. ramosissima* establecidos (plántulas de tamaño mayor a 30cm) dentro de las sub-parcelas.

Para estudiar el patrón espacial de floración a una escala más amplia, en diciembre de 2004 dentro del Parque Nacional Iguazú (PNI) se establecieron al azar 15 transectas de 100m paralelas a picadas* abiertas dentro del bosque que abarcaban un recorrido total de 25km dentro del PNI (Figura IV.1b). En dichas transectas, mediante el método de línea de intercepción, se midió la cobertura de culmos vivos y culmos florecidos/muertos de *C. ramosissima* y de otra vegetación. Adicionalmente 20 sitios de distinto tamaño (1 a 3ha) fueron visitados periódicamente (cada 6 meses) para monitorear la ocurrencia de floraciones (Figura IV.1a). En algunos de estos sitios se contabilizó el número de culmos florecidos en 1m² (Cu), de los cuales se seleccionaron también al azar 4 culmos, a los que se les registró el número de nudos totales por metro. Se utilizó solamente 1 metro de culmo ya que el tamaño de los culmos de esta especie varía desde pocos centímetros hasta 30 metros (Montti obs. pers.). Del total de nudos presentes se eligió al azar tres o cuatro nudos (Nu) y se contó el número de ramas fértiles con espigas o espiguillas presentes (Infl: inflorescencias). Por otra parte, de diez inflorescencias presentes en cada rama se contó el número de flores (FI), las cuales eran pequeñas y están adaptadas a la polinización por viento. Se utilizaron estas variables para estimar de forma indirecta el número de flores por hectárea por metro de culmo (Flores/ha). La espiguilla es la unidad básica en la inflorescencia de las gramíneas; de una manera amplia se puede definir inflorescencia como un conjunto de

* Picadas: denominación local que se utiliza para nombrar a los pequeños senderos realizados dentro de la selva y abiertos a machete.

espiguillas. La espiguilla consiste de una serie de brácteas sobrepuestas y dísticas; estas brácteas pueden o no albergar flores (Foto 4.1)

Posteriormente se colectaron 3.251 semillas para determinar el tamaño medio de las mismas y la viabilidad de las semillas (%VS) medida de forma indirecta y rápida. Por ello se consideró viable a una semilla cuando presentaba endosperma duro y sin signos de degradación. Según González y Donoso, (1999), las semillas no viables de bambú pueden corresponder a aquellas sin endosperma o huecas. Con esa variable y las anteriormente mencionadas se estimó el número de semillas potencialmente viables por hectárea por metro de culmo (Semillas viables por metro de culmo/ha), asumiendo que cada flor tiene el potencial de desarrollar una semilla (Foto 4.1).

$$\text{Flores/ha} = n^{\circ} \text{ Inf/ Cu/ha} = \text{Cu} * \text{Inf} * \text{Fl} * 10^4$$

$$\text{Semillas viables por metro de culmo/ha: } n^{\circ} \text{ SV/ mtr de Cu/ha: } \% \text{SV} * \text{Cu} * \text{Inf} * \text{Fl} * 10^4$$

Para determinar el ciclo de floración (tiempo entre floraciones sucesivas) de *C. ramosissima* se investigaron eventos pasados de floraciones mediante revisión de la información publicada, registros de especímenes en herbarios nacionales e internacionales y entrevistas a pobladores locales (chacareros, integrantes de comunidades aborígenes, personal de áreas protegidas y pobladores antiguos de la zona).

Demografía de plántulas de bambú

La demografía de plántulas de bambú germinadas luego del evento de floración fue estudiada durante los años 2003 a 2005 en 10 parcelas permanentes de 50x50m situadas dentro del PNI en lugares donde el bambú era denso y estaba florecido; y en

otras 10 parcelas que fueron localizadas en sitios con bambú vivo y utilizadas como control (Figura IV.1b). Dentro de cada parcela se establecieron al azar 12 sub-parcelas de 1m² (en total 240 sub-parcelas de 1-m²). Cada una de ellas fue visitada periódicamente cada 4 meses desde agosto de 2003 hasta abril de 2005, y se registró el número de plántulas de bambú. Cada una de estas plántulas se identificó con un señalador de diferente color según la fecha en la cual dicha plántula emergió (logrando así identificar las diferentes cohortes) (Foto 4.2). Cada mes se registró la germinación, la mortalidad y el tamaño de todas las plántulas presentes en la sub-parcela.

Análisis estadístico de los datos

La densidad inicial de plántulas por cohorte fue comparada usando un ANOVA de una vía y la densidad dentro de cada cohorte mediante un análisis de medidas repetidas. Hacia el final del estudio (luego de 12 meses) se comparó el número de plántulas vivas y muertas entre cohortes (C1, C2, C3, C4) mediante una tabla de contingencia de (2 × 4) utilizando el estadístico de Chi-cuadrado (χ^2).

IV.3 Resultados

Patrón de floración

El mayor porcentaje de floración (pico de floración) en La Elina ocurrió durante los años 2003-2004, donde florecieron más del 60% del total de culmos por hectárea (Tabla IV.1). Sin embargo, durante todos los años estudiados se observó una proporción alta de culmos no florecidos, los cuales se encontraban entremezclados con los culmos en estado reproductivo. La densidad de culmos no florecidos para el año 2008 fue de 12.600 culmos ha⁻¹; similar al lo observado durante el año 2002 y 2003

(Tabla IV.1); excepto que en el año 2008 no se registraron culmos florecidos en dicha parcela.

Del total del área muestreada en el PNI durante el 2004, sólo el 8,5% de la línea de intercepción estuvo ocupada por *C. ramosissima* en estado reproductivo, mientras que el 52,5 % de la transecta interceptó culmos en estado vegetativo (vivos). Consecuentemente, sólo un 14,9% del total de la cobertura de bambú (i.e., 61%) fue afectada por el evento de floración que comenzó en el año 2001 dentro del PNI. El tamaño de los parches florecidos (áreas con plantas de bambú con alta proporción de culmos florecidos) medidos con GPS a ambos lados de la transecta varió entre 4m² y 1ha.

El evento de floración observado periódicamente en los 20 sitios desde el 2001 al 2009 tuvo una duración de 3 a 5 años por sitio, pero se observó que a una escala más amplia la floración de *C. ramosissima* no ocurrió de forma simultánea en todos los sitios, y en muchos de estos sitios no se registró ningún evento de floración durante el período de observación (2001 al 2009) (Figura IV.1). Del total de semillas revisadas sólo el 5% presentó endosperma con lo cual se estimó un total aproximado de 435.829 semillas potencialmente viables por hectárea por metro de culmo. El tamaño de estas semillas varió entre 0,4 y 0,6 cm de largo (Foto 4.1e).

La información compilada en la Figura IV.2 (para más detalles ver Anexo 4.1) mostró un ciclo de floración irregular para la especie a lo largo del área de estudio. Los registros fueron mayormente localizados en la provincia de Misiones (Argentina) pero algunos fueron observados en la provincia de Corrientes (Argentina), en Paraguay, Bolivia y en el sur y este de Brasil. Dentro del PNI y en sitios relativamente cercanos, se registraron 4 eventos de floración bien definidos durante los años: 1944 a 1947, en

1972, desde el 1995 al 1997 y desde el 2001 al 2009 (Figura IV.2). Durante todos esos años se registraron además especímenes en estado vegetativo.

Tabla IV.1 Densidad total y porcentaje de culmos de *Chusquea ramosissima* florecidos y no-florecidos en una parcela permanente de 1ha en La Elina, censada desde año 2002 al 2008. Los culmos florecidos incluyeron culmos con flores, con frutos o muertos por floración.

Años	Culmos no-florecidos		Culmos florecidos	
	Densidad de culmos (culmos ha ⁻¹)	% culmos	Densidad de culmos (culmos ha ⁻¹)	% culmos
2002	13.200	64,0	7.400	36,0
2003	12.600	36,0	17.900	64,0
2004	3.600	30,3	8.300	69,7
2008	12.600	100	0	0

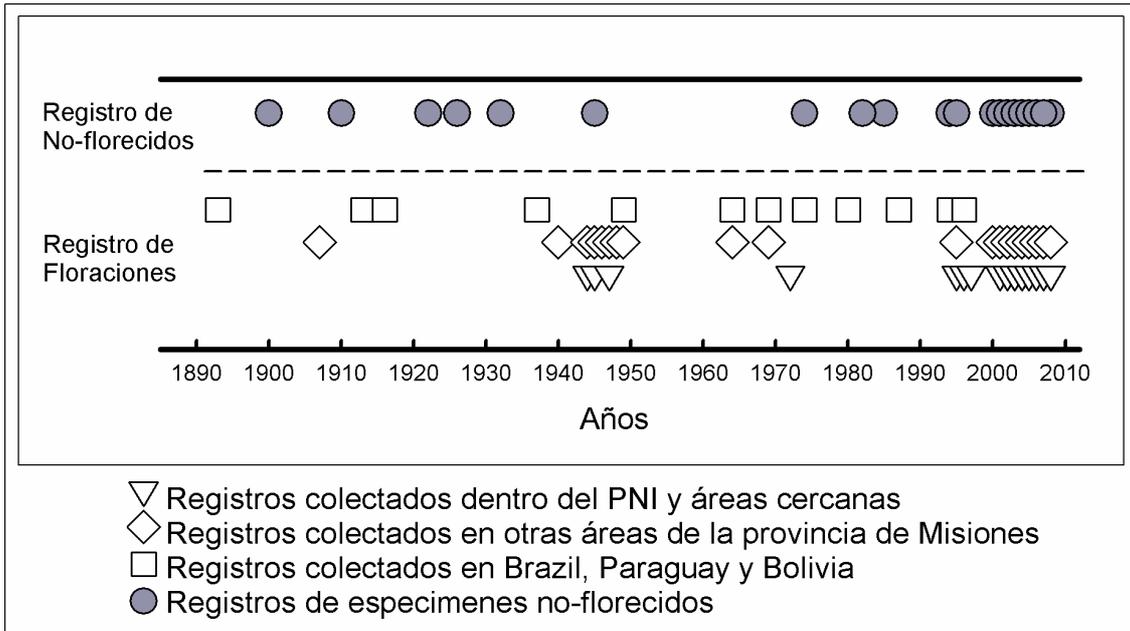


Figura IV.2 Registro de floraciones de *C. ramosissima* obtenidas a partir de material de herbario y observaciones de pobladores locales y personales entre los años 1893 y 2008. Se indica la fecha y el lugar de colección.

Demografía de plántulas de bambú

En agosto de 2003 la densidad de plántulas de bambú dentro del PNI fue de $1,67 \pm 0,31$ individuos m^{-2} , y disminuyó a $0,66 \pm 0,17$ individuos m^{-2} en agosto del 2005. No se observaron nuevas cohortes de plántulas luego de agosto de 2004. En total se identificaron 4 cohortes diferentes: C1, C2, C3 y C4 las cuales corresponden a las plántulas germinadas antes de agosto de 2003, entre septiembre y diciembre de 2003, entre enero y abril de 2004, y entre mayo y agosto de 2004, respectivamente. En las parcelas control (donde el bambú estaba vivo y no había florecido) no se registró ninguna plántula durante los años de estudio. La densidad inicial de plántulas por cohorte fue diferente entre las cohortes ($F_{(3, 36)} = 16,8$, $p < 0,001$), disminuyendo desde C1 hacia la cohorte C4, la primera y la última cohorte respectivamente (Figura IV.3a).

En cada cohorte se registró una significativa disminución en la abundancia de plántulas a lo largo del tiempo debido a mortalidad (C1: $F_{(6, 54)} = 20,7$, $P < 0,001$; C2: $F_{(5, 45)} =$

16,2, $p < 0,001$; C3: $F_{(4, 36)} = 5,09$, $p < 0,01$ y C4: $F_{(3, 27)} = 9,00$, $p < 0,01$). En todas las cohortes el mayor porcentaje de mortalidad (40-60% dependiendo de la cohorte) se registró durante los primeros 4 meses de emergencia de las plántulas. Al final del período de muestreo sólo el 10-20% del número inicial de plántulas por cohorte sobrevivió (Figura IV.3a).

Se observó una relación lineal entre el logaritmo de la tasa de supervivencia y la edad (expresada en escala aritmética) (Figura IV.3b), la cual indicó que las plántulas de *C. ramosissima* presentan una alta probabilidad de muerte durante los estadios tempranos de desarrollo. Las pendientes de las curvas fueron abruptas para las cohortes C3 y C4 comparadas con las cohortes más antiguas (C1 y C2) (Figura IV.3b), y el porcentaje de plántulas sobrevivientes al final del estudio dependió de la cohorte ($\chi^2 = 15,52$, d.f. = 3, $p = 0,001$). Las cohortes más antiguas (C1 y C2) presentaron mayores tasas de supervivencia que las cohortes más jóvenes (C3 y C4) (Figura IV.3b).

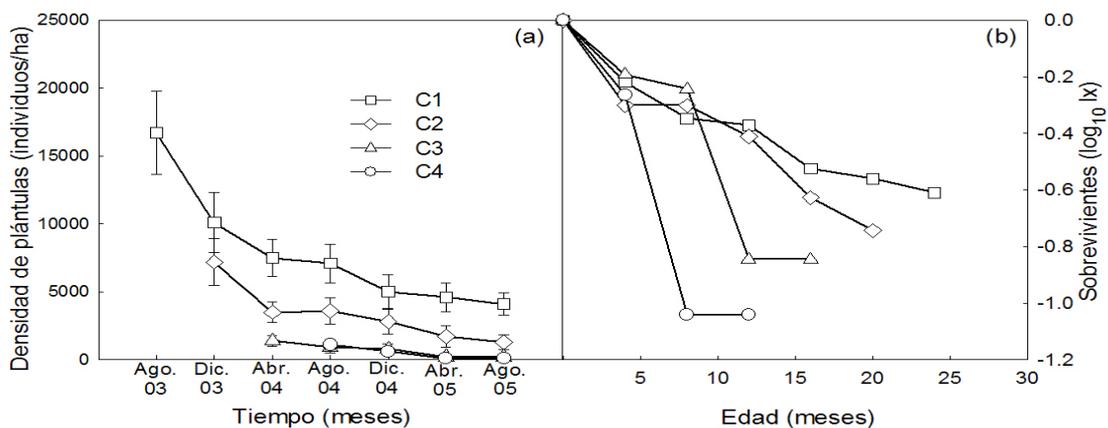


Figura IV.3 (a) Densidad de plántulas de *Chusquea ramosissima* para 4 cohortes en función del tiempo durante el evento de floración ocurrido en el PNI. (b) Curva de supervivencia ($\log_{10} I_x$) de las 4 cohortes. Las cohortes C1, C2, C3 y C4 corresponden a las plántulas germinadas antes de agosto de 2003, entre septiembre y diciembre de 2003, entre enero y abril de 2004, y entre mayo y agosto de 2004, respectivamente. Los símbolos correspondientes a cada cohorte se indican en el gráfico.

Una alta variabilidad en el tamaño (altura y números de culmos por plántula) fue observada en las plántulas pertenecientes a una misma cohorte (Figura IV.4, Foto 4.3). Una gran proporción de plántulas (>40%) pertenecientes a las cohortes C2, C3 y C4 fueron clasificadas dentro del grupo de menor tamaño (<30cm). Alrededor del 40% de las plántulas de las cohortes más antiguas (C1 y C2) presentaron un tamaño mayor a 60cm de alto luego de 25 y 18 meses de crecimiento respectivamente. Las plántulas mayores a 40cm presentaron en general entre 2-5 culmos, una raíz principal de 10cm de largo aproximadamente y raíces secundarias de entre 15 a 30cm de largo luego de un año de emergencia (Foto 4.3)

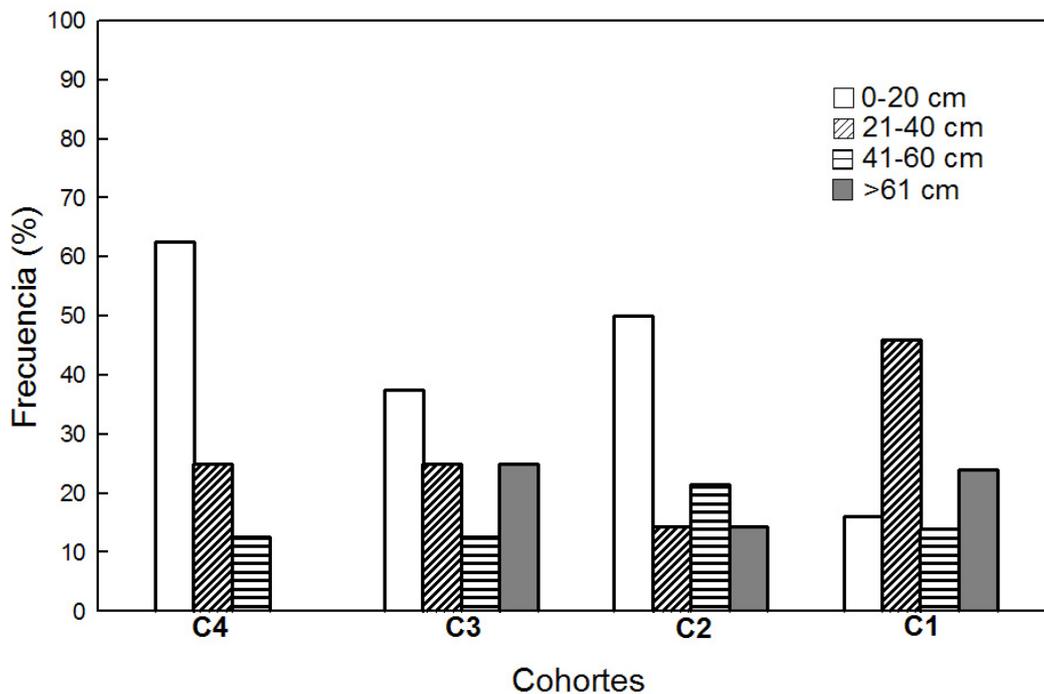


Figura IV.4 Distribución de frecuencia de las plántulas de *C. ramosissima* en las distintas clases de tamaño para cada una de las 4 cohortes medidas en agosto de 2005. Las cohortes C1, C2, C3 y C4 corresponden a las plántulas germinadas antes de agosto de 2003, entre septiembre y diciembre de 2003, entre enero y abril de 2004, y entre mayo y agosto de 2004, respectivamente. Las barras indican las diferentes clases de tamaño.

IV.4 Discusión

Las floraciones y muertes de los bambúes pueden ocasionar profundos cambios no sólo en la estructura y dinámica de las comunidades de plantas (Taylor & Qin, 1992; González et al., 2002; Martins et al., 2004; Taylor et al., 2004; Holz & Veblen, 2006) o en la dinámica de poblaciones de animales que obtienen alimento y refugio en estas plantas (Janzen, 1976; Krater, 1997; Gallardo & Mercado, 1999; Bodratti et al., 2006; Kitzberger et al., 2007); sino también en la dinámica y permanencia de la propia especie (Wang et al., 2007). El bambú *C. ramosissima* sería una especie capaz de recuperarse luego de un evento de floración y auto-perpetuarse en los sitios previamente ocupados por ella; lo cual también ha sido observado en otras especies de bambúes (Nelson, 1994; Taylor et al., 2004; Abe et al.; 2005; Muñoz & González, 2009).

A escala local (1 a 3ha), la mayoría de los culmos florecieron en un período de 3 a 5 años. Pero simultáneamente culmos florecidos y no florecidos comparten un mismo espacio (en las sub-parcelas de 4-m²). A escala mayor (escala de paisaje) sin embargo, y contrario a lo esperado, la floración no fue sincrónica. Sitios florecidos y con bambú vivo fueron observados simultáneamente desde el comienzo de la floración en 2001 hasta la actualidad (noviembre 2009), lo cual refleja una variación en la periodicidad entre genets o grupos de genets de bambú y quizás entre distintas poblaciones. Estas diferencias (sincrónico a escala local y asincrónico a escala de paisaje) en el patrón de floración de *C. ramosissima* dependería de la escala espacio-temporal de estudio, con lo cual se hace difícil clasificar el patrón observado en *C. ramosissima* dentro de los patrones descritos en la literatura. El patrón sincrónico (o gregario=masivo) descrito para muchas especies de bambúes involucra la floración de todos los culmos y/o individuos en un intervalo regular y definido ocurriendo en extensas superficies

(Janzen, 1976; Veblen, 1982; Campbell, 1985; Taylor et al., 1991; Makita, 1992; Donoso et al., 1993; González & Donoso, 1999; Sanguinetti & García, 2001; Franklin, 2004; Giordano et al., 2009). Makita (1998) sugiere que el crecimiento clonal podría jugar un rol importante a la hora de determinar el patrón de floración. En Asia, las especies de bambúes tropicales con rizomas simpodiales, tienden a florecer a un intervalo relativamente corto y de forma asincrónica. Por ejemplo, Isagi et al., 2004 observó la floración asincrónica de *Phyllostachys pubescens* en Japón, donde distintos genotipos florecidos y no florecidos se encontraban mezclados. Mientras que en bambúes templados donde predomina el sistema rizomatozo monopodial es común observar floraciones sincrónicas con intervalos largos entre dichos eventos. *Chusquea ramosissima* presenta rizomas amfimorfos lo cual es consistente con la presencia de culmos florecidos y no florecidos en un mismo espacio y con un período relativamente prologando de floración en el norte de Argentina. *Chusquea* es el género más diverso de bambúes (Clark, 1996; 1997) y en otras especies del género, a escala de paisaje, se han observado variaciones en la periodicidad de los eventos de floración entre poblaciones (Clark, com. pers.; Ely, com. pers.; Judziewicz et al., 1999). La cobertura continua y la amplia distribución de *C. ramosissima* en la provincia de Misiones hace difícil distinguir las diferentes poblaciones de esta especie (las cuales a su vez se componen de múltiples genets). Por lo tanto futuros estudios donde se utilicen evidencias moleculares son necesarios a la hora de conocer si diferentes genets de *C. ramosissima* florecidos corresponden a poblaciones diferentes.

Para explicar el éxito de *C. ramosissima* en estos bosques es necesario entender el patrón de floración a diferentes escalas espaciales. A escala local, esta especie mantendría individuos o clones vivos con rizomas activos los cuales contribuyen a la producción de nuevos culmos, mientras que las nuevas generaciones de plántulas de bambú intentan establecerse en las áreas vacantes luego de la muerte del bambú. A

escala mayor (escala de paisaje), las distintas áreas con bambú (quizás poblaciones diferentes) entran en reproducción sexual a diferentes tiempos asegurándose así diversas y adecuadas condiciones ambientales a la hora de la producción de semillas. En el área de estudio, si bien las precipitaciones se encuentran distribuidas a lo largo del año, frecuentemente se observan cortos períodos de sequías; por ejemplo Campanello et al (2007a) y Montti (capítulo V) registraron potenciales hídricos del suelo por debajo de los -2MPa. Las semillas de los bambúes tropicales y subtropicales carecen de dormancia (Bellairs et al., 2008), y por lo tanto la baja disponibilidad de agua en el suelo podría resultar en una inhibición de la germinación o en altas tasas de mortalidad en las nuevas generaciones.

Para la mayoría de los bambúes americanos los ciclos de floración rondan los 30-40 años (Judziewicz et al., 1999). Sin embargo, en las distintas especies del género *Chusquea* el tiempo entre floraciones y la proporción de la población involucrada es muy variable y en la mayoría aún no ha sido determinado (Judziewicz et al., 1999). La existencia de registros anecdóticos y la baja periodicidad en la ocurrencia de las floraciones complican aún más esta determinación. Para *C. ramosissima* el registro de floraciones más antiguo data de 1893 (Dutra, 1938) para Brasil, mientras que el más reciente fue observado en Argentina durante el año 2009. A una escala temporal y espacial grande, donde incluso se tuvieron en cuenta registros de los países vecinos, la floración de *C. ramosissima* ocurrió frecuentemente desde los comienzos del siglo pasado. Dutra (1938) estimó que el período entre eventos reproductivos de la especie (ciclos de floración) ocurre cada 23 años. Es posible que los registros observados desde 1995 a 1997 dentro del PNI correspondan al inicio de la evidente floración ocurrida desde 2001 en esa misma área, lo cual apoya la idea de que el ciclo de floración podría ocurrir cada 23 años. Esto predeciría un próximo evento de floración para la década del 2020 en el PNI. Sin embargo, estimar correctamente la frecuencia

de la floración basándonos en registros de herbarios no fue posible debido a que los registros disponibles no son originados de una misma población y/o cohorte. En otras especies de bambúes nativos presentes en la zona y cuyo patrón de floración es gregario (*Merostachys clausenii*, *Guadua chacoensis*, *Guadua trinitii*) la frecuencia entre eventos es más fácil de determinar y por lo tanto conocida (Parodi, 1955; Londoño & Peterson, 1992). En el caso particular de *M. clausenii*, la cual es muy abundante en el área, las floraciones ocurren cada 30 años. Esta información es corroborada por los pobladores locales (integrantes de la comunidad Mbya guaraní com. pers.) ya que la misma resulta en la pérdida de un recurso importante para estas personas. *Chusquea ramosissima* es también un recurso importante de las comunidades guaraníes (Keller, 2001); sin embargo, al no exhibir un patrón de floración masivo los eventos reproductivos son consecuentemente poco recordados por estos pobladores ya que continúan teniendo material disponible para usar.

La mayor abundancia de plántulas de *C. ramosissima* observada en el año 2003 podría ser el resultado de la producción de un gran número de semillas ocurrida durante el 2002 y 2003, y/o a una mayor proporción de semillas viables durante esos años. En otras especies de bambúes se registró que la mayor proporción de semillas viables coincidía con el momento de mayor producción (Donoso et al., 1993). En el PNI la densidad de plántulas de *C. ramosissima* fue de 1.670 individuos ha⁻¹, una densidad baja en comparación a la observada para *Chusquea culeou*, una especie congénérica presente en bosques templados, con un patrón gregario de floración (cerca de 1-6 millones de individuos ha⁻¹, González et al., 2002; Marchesini, 2006). Este contraste en la producción de plántulas puede ser consecuencia de la diferente cantidad de semillas viables producidas y del grado de sincronía de la floración. Acorde con otros estudios sobre viabilidad de semillas en bambúseas, *C. ramosissima* presentó también una baja viabilidad. En los bambúes es común que exista una baja producción de frutos o

semillas viables, sin embargo la razón para que ello ocurra es aún desconocida (Soderstrom & Calderón, 1979; Olmos, 1996; Judziewicz et al., 1999,). Por lo cual se especula que podrían existir daños en las flores por infecciones de larvas o insectos (Judziewicz et al., 1999) o algún mecanismo de incompatibilidad que impida la autofecundación (González & Donoso, 1999; Horn & Clark, 1992) o posibilite el desarrollo de embriones genéticamente anormales (Stephenson, 1981). Las plántulas de *C. ramosissima* presentaron además una alta tasa de mortalidad durante los primeros estadios de vida, acorde a lo observado en otras especies de bambúes (Makita, 1992; Judziewicz et al., 1999), no obstante, 39.5% del total inicial lograron establecerse (aproximadamente 660 plántulas ha⁻¹). La gran mortalidad observada (sobre todo en las cohortes más jóvenes) podría ser consecuencia de una fuerte competencia intra e interespecífica.

La gran variabilidad en el tamaño de las plántulas pertenecientes a una misma cohorte podría reflejar las diferencias en las características de la vegetación y condiciones microclimáticas del sitio, similar a lo observado en *Sasa kurilensis* (Makita, 1992). En especies de bambúes templados (*C. culeou* y *Sasa kurilensis*) se registró una producción de 1 culmo por plántula por año y se estima que se necesitarían al menos 15 años para alcanzar el tamaño final (Makita, 1992; Pearson et al., 1994). Otros en cambio, consideran que son necesarios un mínimo de entre 3 y 7 años para que un bambú leñoso alcance su tamaño adulto a partir de una semilla (Judziewicz et al., 1999). La gran proporción de plántulas de *C. ramosissima* con más de 60cm de altura y con más de un culmo por planta luego de 1 año de crecimiento, sugiere una alta tasa de crecimiento para la especie y por lo tanto se espera que el tiempo para re-colonizar el área, luego de la muerte por floración, sea más corta en comparación a la observada en bambúes de clima templado (aproximadamente 10 años en el caso de *C. culeou*, Muñoz & González, 2009). Además de la reproducción sexual, los sitios vacantes por la

muerte de *C. ramosissima* podrían ser colonizados por individuos vivos de esta especie mediante crecimiento vegetativo horizontal o por otras plantas herbáceas (Campanello et al., 2007a; Montti, capítulo VI). Incluso, la tasa de recuperación del bambú podría ser espacialmente variable y estar influenciada por el estado del dosel y la composición y densidad de otras especies del bosque (Taylor et al., 2004).

IV.5 Conclusiones

Los estudios sobre las floraciones de los bambúes son escasos y este trabajo provee nueva información sobre una de las especies más importante del Bosque Atlántico semideciduo. Las plántulas de *C. ramosissima* germinan rápidamente luego de la floración y muchas logran establecerse exitosamente. Incluso no todos los culmos de la especie mueren durante el evento reproductivo pudiendo así re-colonizar los sitios florecidos. Para *C. ramosissima* presentar una floración asincrónica sería una ventaja ecológica que promueve la permanencia de la cobertura del bambú en los claros y sitios disturbados en extensas áreas, lo cual es un proceso y un fenómeno importante relacionado a la dinámica y la abundancia de esta especie en el Bosque Atlántico semideciduo. Las fuerzas selectivas que explican el patrón de floración masivo son aún poco conocidas, incluso hasta poco satisfactorias para muchas especies de bambúes, las cuales exhiben una diversidad enorme de patrones de floración (Gielis, 1999). De acuerdo a Janzen (1976), la predación de semillas es mayor en los momentos donde la producción de las mismas es escasa. Con lo cual las semillas producidas durante el pico de floración logran escapar a la predación, y dar origen a una cohorte de plántulas de edad similar que manifestarán el mismo intervalo de crecimiento vegetativo que sus parentales, manteniendo así la sincronía. En el caso de *C. ramosissima*, las semillas son muy pequeñas (0,4-0,6 cm) y probablemente menos consumidas por los predadores si las comparamos con la predación que pueden sufrir otros bambúes presentes en el

área, los cuales manifiestan un patrón de floración masivo (*Merostachys clauseni* y *Guadua chacoensis*) y tienen semillas de mayor tamaño (>1 cm). Es por lo tanto plausible que el patrón asincrónico desarrollado en *C. ramosissima* esté relacionado con la ausencia de un predador. Observaciones y experimentos adicionales son necesarios a la hora de comprender y explicar las fuerzas de selección que han llevado a la pérdida de la sincronía en la floración de esta especie.

Capítulo V Condiciones microambientales y dinámica de nutrientes en el Bosque Atlántico semideciduo durante la floración y muerte del bambú leñoso *Chusquea ramosissima*

V.1 Introducción

Las bambúseas son en muchos ecosistemas un componente abundante del sotobosque pudiendo en muchos casos afectar la productividad y la diversidad de los mismos (Judziewicz et al., 1999). Varios estudios han descrito el rol de estas especies en la estructura y dinámica del bosque (Veblen, 1982; Oliveira, 2000; Tabarelli & Mantovani, 2000; Griscom & Ashton, 2003; 2006; Wang et al., 2006; Campanello et al., 2007a) y su influencia en aspectos ambientales puntuales como el ciclaje de nutrientes, la fertilidad o la disponibilidad de agua en el suelo (Rao & Ramakrishnan, 1989; Tripathi & Singh, 1994; Singh & Singh, 1999; Takahashi et al., 2003; Embaye et al., 2005; Tripathi et al., 2005). El impacto de las bambúseas en regiones neotropicales, sin embargo, no ha sido tan estudiado como en otras regiones donde el impacto ecosistémico de estas especies es también muy importante.

En los ecosistemas boscosos las condiciones microambientales del estrato inferior (sotobosque) no son constantes y están generalmente asociadas a la cantidad de luz que llega a la superficie del suelo, la cual presenta incluso una alta variabilidad espacio-temporal (Chadzon et al., 1984; Van Damm, 2001). Uno de los factores que influye en la cantidad de luz es el estado y la composición de la cobertura vegetal. Por lo que, cambios asociados a modificaciones de la vegetación podrían producir también

variaciones a diferentes escalas en el ambiente, como por ejemplo cambios en las amplitudes térmicas, liberación de recursos (agua, nutrientes) o inclusive modificaciones en el comportamiento de los predadores ó herbívoros (Veblen et al., 1996; Caccia & Ballaré, 1998; Abe et al., 2001; Van Dam, 2001). Por lo tanto, cambios en la cobertura de bambú podrían ocasionar cambios en las variables ambientales.

El ciclo de vida de los bambúes se caracteriza por presentar largos intervalos de crecimiento vegetativo y una única reproducción sexual seguida de la muerte de la mayoría de las plantas (Judziewicz et al., 1999). Muchos estudios sugieren que la muerte simultánea del bambú produce cambios en la dinámica del bosque y las condiciones ambientales, incrementando principalmente la intensidad de luz y promoviendo condiciones favorables para la regeneración arbórea (Taylor et al., 1995, 1996; Abe et al., 2001; Marod et al., 2002; González et al., 2002). Además de las alteraciones estructurales y ambientales, se ha sugerido que la gran acumulación de hojarasca depositada en un espacio de tiempo corto puede afectar el ciclo de nutrientes y la microbiota del suelo, modificando probablemente, el funcionamiento del sistema (Silveira, 2001; Marchesini et al., en prensa).

En los bosques templados existen algunos estudios que han documentado de forma relativamente completa estos cambios centrandos sus investigaciones en la interacción de los cambios ambientales y las consecuencias sobre los árboles del dosel luego de la muerte del bambú (González et al., 2002; Holz & Veblen, 2006; Giordano et al., 2009; Marchesini et al., en prensa). Sin embargo, los efectos de las floraciones de bambú en el Neotrópico han recibido mucha menos atención (pero ver Silveira, 2001; Martins et al., 2004). *Chusquea ramosissima* (Lidman) es probablemente la especie más abundante del sotobosque del Bosque Atlántico semideciduo contabilizándose en algunos sitios entre 14.000-20.000 culmos/ha (Campanello et al., 2007a). Durante el

año 2001, esta especie comenzó a florecer y morir en diferentes áreas de la provincia de Misiones (Argentina), presentando un pico de floración durante los años 2002 y 2003; aunque pequeños y aislados eventos de floración continuaron hasta el 2009 (capítulo IV). Este reciente evento reproductivo constituyó una importante oportunidad para investigar los efectos de la floración y muerte del bambú en la dinámica del Bosque Atlántico semidecidual, abordando el estudio desde la relación especie-ecosistema.

El **objetivo** de este capítulo fue estudiar el efecto de la floración y muerte de *C. ramosissima* sobre la radiación incidente, la temperatura, la humedad del suelo y la dinámica de nutrientes. La **hipótesis** de trabajo que se utilizó como marco de referencia de este estudio establece que la muerte del bambú por floración, al ser un cambio repentino, afectará las condiciones microclimáticas del sotobosque, en mayor o menor grado dependiendo de la forma e intensidad en que la especie regula el microclima de este ecosistema. Se espera que la muerte de este bambú incremente drásticamente la radiación solar a nivel del sotobosque, la temperatura del aire y el agua del suelo. Dado que las hojas verdes de *C. ramosissima* presentan una alta concentración de fósforo (P) y nitrógeno (N) (Ndufa et al., 1999; Montagnini et al., 1995) la descomposición de las mismas será rápida. Consecuentemente se espera un aumento en la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo durante la descomposición de la broza vegetal de bambú presente en el suelo.

Breve reseña sobre ecología del suelo: definición de términos y conceptos

La *descomposición* de la broza vegetal es la transformación del material vegetal senescente que cae al suelo, en componentes orgánicos básicos (Swift et al., 1979). La continua acción de enzimas extracelulares liberadas por los vegetales y

microorganismos transforman esos componentes orgánicos básicos a la forma inorgánica durante el proceso denominado *mineralización*, ocasionando así pérdida de peso de la materia orgánica (MO), dado que la convierte en nutrientes y dióxido de carbono (CO₂). Esta incorporación de nutrientes al suelo durante la descomposición y mineralización depende en gran parte de la calidad del material vegetal (morfología, edad, composición química, relación energía/ nutriente, etc.), así como también de las condiciones abióticas del medio (temperatura, humedad) y de la actividad biótica de los organismos descomponedores (Harmon et al., 1999). En los ecosistemas tropicales, la descomposición del material vegetal es relativamente rápida (Anderson & Swift, 1983, Cuevas & Medina, 1988), debido a las temperaturas relativamente altas y a la disponibilidad de agua. Además, la tasa de mineralización es también alta cuando el sustrato vegetal tiene elevados contenidos de N y las condiciones ambientales son favorables a la actividad microbiana (Binkley & Hart, 1989)

De todos los nutrientes del suelo, el N ha recibido mucha más atención en estudios ecológicos y biogeoquímicos que el resto de los nutrientes (Binkley, et al., 2000), dado que su escasez restringe con mayor frecuencia el crecimiento de las plantas (Bhon, 1993). Del N que ingresa al sistema en forma orgánica por medio de la hojarasca una parte se mineraliza y otra se inmoviliza en el humus y en los microorganismos (Duchafour, 1984). La inmovilización es mayor cuando las concentraciones de N de la MO son bajas, lo cual provoca que los microorganismos utilicen el N disponible en el suelo para sintetizar nueva biomasa microbiana (Binkley & Vitousek, 1989). El *amonio* (NH₄-N) y el *nitrate* (NO₃-N) son los productos principales de la mineralización y la formas en la cuales el N inorgánico es absorbido por plantas y microorganismos. La descomposición y mineralización son por lo tanto procesos esenciales para el funcionamiento de los ecosistemas ya que la disponibilidad de los nutrientes del suelo

proviene principalmente del reciclado de los residuos orgánicos generados por las propias plantas y animales (Scheleisinger, 1997).

V.2 Materiales y Métodos

Área de estudio

Características geomorfológicas y edáficas del sitio de estudio

El área de estudio se ubicó dentro del Parque Nacional Iguazú (PNI) (25°31' - 25°43' S y 54°08' - 54°32' O). Esta área al igual que toda la provincia de Misiones se desarrolla sobre la formación del viejo macizo de Brasilia (una de las formaciones más antiguas del continente). Este basamento fue recubierto por capas sucesivas de rocas eruptivas (Era Mesozoica) y posteriormente areniscas y rocas sedimentarias de composición básica (basalto). Constituyendo finalmente dos tipos principales de rocas: meláfiros y laterita.

Tradicionalmente se ha considerado que el origen de los suelos rojos de Misiones es resultado de la meteorización y erosión (dirigidas principalmente por el clima) *in situ* del basalto de la formación de Serra do Geral (Riggs & Riggs, 1964; Sanesi, 1965). Fuera de estos trabajos no existen otros estudios sobre la pedogénesis de estos suelos aunque la información taxonómica y cartográfica fue mejorada recientemente (Morrás et al., en prensa). Sin embargo, para otros autores (Iriondo & Krohling, 1997; 2004; Lichte & Behling, 1999) los actuales suelos misioneros se habrían desarrollado sobre un sedimento eólico de la parte superior Pleistoceno a la edad holocena superior, considerando así al material superficial como un "loess tropical". Sin embargo, investigaciones más recientes (Morrás et al., en prensa) sustentan las hipótesis más antiguas donde los suelos son resultado de la erosión *in situ* de los flujos basálticos

masivos y vesiculares que ocurren en el área bajo diversas condiciones climáticas. La hipótesis se completa describiendo un origen poligenético, de estos suelos que implican deflación de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay combinados con una poca contribución de las erupciones volcánicas y los vientos pamperos al sudoeste, los cuales han enriquecido al basalto original. Resultando finalmente en suelos ricos en arcillas caoliniticas e hidróxidos de hierro y aluminio (Dirección general de Estadísticas y Censos, 1978; Srur et al., 2008). Las coladas de basalto y sus fracturas modelaron el actual paisaje de la provincia influenciando fuertemente su hidrología y morfología. El Parque Nacional Iguazú (PNI) presenta ondulaciones suaves de tipo amesetado que conforman tres grandes tipos de paisajes: Pediplano del Paraná, los Valles aluviales actuales y Paleocauces y valles aluviales subcrecientes (Ligier, 1990; 1999). Las alturas varían de entre 125msnm a 380msnm. Según muchos autores, el contenido de N de los suelos de la provincia se encuentra en concentraciones relativamente altas, mientras que el P presenta bajas concentraciones lo cual podría limitar la productividad primaria del bosque (Arias et al., datos no publicados).

Dentro de esta área de estudio (PNI) se delimitaron sitios donde el bambú estaba florecido y muerto y sitios donde aún se encontraba vivo; de los sitios escogidos se seleccionaron al azar 10 sitios de cada situación. Posteriormente se instalaron 20 parcelas permanentes de 50x50m: 10 en sitios vivos (parcelas control) y 10 en sitios florecidos. Todas las parcelas presentaron igual cobertura arbórea, diversidad de especies y composición del sotobosque. Dentro de las mismas se delimitaron sub-parcelas de 5x5m de superficie para la realización de los estudios de descomposición, dinámica de los nutrientes y disponibilidad de agua. Los cambios en la disponibilidad de luz y temperatura se midieron periódicamente en 4 de las 24 sub-parcelas de 2m² (1x2m) donde además se monitoreó el crecimiento de renovales arbóreos (ver diseño

experimental general en capítulo I y Figura I.6). La metodología particular utilizada en las distintas variables a medir se detalla a continuación:

Características geomorfológicas y edáficas del sitio de estudio

A fin de describir las propiedades morfológicas y físico-químicas de los suelos presentes en el área de estudio se realizaron calicatas en 4 parcelas al azar, de las cuales se tomaron muestras de los horizontes minerales del suelo con pala sin comprimir. Las mismas fueron llevadas al laboratorio donde se las secó durante dos días al aire libre. La caracterización morfológica de los suelos se realizó siguiendo lo establecido por el Soil Survey Staff (1996) y Soil Taxonomy (1999).

Condiciones microambientales

Para cuantificar la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que llegaba al sotobosque se tomaron fotos hemisféricas en todas las parcelas control (C) y florecidas (F) durante el verano 2002-2003 (diciembre de 2002 a febrero de 2003), invierno 2003 (agosto 2003) y el verano 2003-2004 (diciembre de 2003 a febrero de 2004). Para esto se utilizó una cámara digital Nikon (Coolpix 950) y un lente ojo de pez Nikkor 8mm montada sobre un equipo autonivelador (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Se tomaron 4 fotos por parcela a los 15 y 35m desde los rumbos perimetrales de la parcela hacia el interior de la misma y a una equidistancia de 20m para garantizar la independencia entre las mediciones (Clark et al., 1996) (para más detalles ver Figura VI.I). Dichas fotos fueron tomadas a 2 alturas (0,7 y 2m) lo cual permitió evaluar los posibles efectos de *C. ramosissima* en la intercepción de la radiación solar, ya que esta especie forma generalmente un estrato denso entre el suelo y los 2m de altura, pudiendo sin embargo, alcanzar varios metros de altura al treparse a los árboles. Las

fotos se tomaron durante el período de máxima producción foliar (verano), y cuando algunas de las especies pierden sus hojas (invierno).

El contenido de agua en suelo fue estimado gravimétricamente. Se tomó una muestra por parcela a 10cm de profundidad una vez al mes durante un año. Las mismas fueron pesadas y secadas en estufa a 105°C hasta peso constante. El contenido gravimétrico de agua fue calculado como:

$$\% \text{Agua en suelo: } (Sh - Ss) / Ss \times 100$$

Donde, Sh: suelo húmedo y Ss: suelo seco.

Para determinar el agua del suelo disponible para la vegetación, se registró el potencial hídrico del suelo mediante el método del papel de filtro descrito en Deka et al. (1995). Este método consiste en colocar un trozo de papel de filtro (Whatman nº 40) dentro de un frasco hermético entre dos muestras de suelo y dejarlo en reposo para que el papel se equilibre con la humedad del suelo. Posteriormente se calculó el contenido de agua del papel y a partir de esto, utilizando una función descrita en dicho trabajo, se estimó el potencial hídrico. Para esta medición se colectaron muestras de suelo en 2 puntos por parcela (uno donde se sacaron las fotos hemisféricas y otro en las sub-parcelas destinadas a estudios biogeoquímicos). Estas tomas se realizaron en 5 parcelas control y 5 florecidas a 2 profundidades (0-5 y 5-10cm). Las muestras se tomaron en 3 oportunidades luego de períodos de sequía temporarias (de entre 15 y 30 días sin lluvias) y sequías más prolongadas (60 días) que tuvieron lugar durante el año 2005.

Las mediciones de temperatura se realizaron mediante la utilización de sensores de temperatura (HOBO Type T, Onset Corporation, MA, USA). Estos sensores están

conectados a sistemas automáticos de adquisición de datos y poseen un cable termocupla de cobre + constantán. Dichos sensores se instalaron en el campo en 3 parcelas por tratamiento, ubicados a 10 cm del nivel del suelo en los sitios donde se tomaron las fotos hemisféricas y permanecieron por períodos prolongados registrando la temperatura cada 5 minutos durante las estaciones de crecimiento del año 2003 (inicio de la primavera y el verano 2003).

Los datos de precipitación mensual fueron registrados mediante un pluviómetro localizado en las cercanías de las parcelas de estudio dentro del PNI y perteneciente al Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES) dependiente de la Administración de Parques Nacionales.

Dinámica de nutrientes y descomposición

Existe una amplia variedad de técnicas disponibles para estudiar las transformaciones del N en suelo. La empleada en este estudio fue la medición a campo mediante tubos que restringen la absorción del nitrógeno por parte de las planta (Eno, 1960; Gordon et al., 1987; Nadelhoffer et al., 1983; Pastor et al., 1984). La técnica consiste en coleccionar muestras de suelo y cercano al sitio de extracción, incubar las muestras de suelo en tubos enterrados por un tiempo determinado en el campo (y en este caso en particular, envueltos en bolsas de polietileno de 40 μ m). El NH₄-N y NO₃-N acumulado en la porción de suelo encerrada en el tubo durante el período de incubación es, por lo tanto, el teóricamente disponible para las plantas (Hart et al., 1994). Antes y después de la incubación se determina el NH₄-N y NO₃-N disponible por extracción con sales de cloruro de potasio (KCl), la diferencia entre ambas incubaciones es la tasa neta de mineralización.

En cada sub-parcela de 5x5m de cada una de las 20 parcelas establecidas (10 C y 10 F) se estimó el $\text{NH}_4\text{-N}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ disponible, las tasas de nitrificación, amonificación y mineralización neta del N in situ. Para ello, posterior a la remoción de la hojarasca, se colectaron muestras de suelo (una por sub-parcela) mediante la utilización de un tubo de acero de 5-6cm de diámetro y 10cm de alto, y en simultáneo se ubicaron en el suelo, a una profundidad de 10cm, tubos de PVC de 5-6cm de diámetro y 10cm de largo con una porción de suelo en su interior y envueltos en bolsas de polietileno (Figura V.1). Cada mes, durante un año se colectaron muestras de suelo, se levantaron los cilindros y se colocó un tubo nuevo cerca del anterior. Las muestras tomadas durante un año permitieron la estimación de la mineralización neta anual. En laboratorio se tamizaron las muestras colectadas en campo mediante la utilización de un tamiz de 2mm de abertura para remoción de raíces y rocas.

La determinación del contenido de $\text{NH}_4\text{-N}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ se realizó en 5gr del material tamizado, al cual se le agregó 25ml de KCl 2N y se lo agitó por 2 minutos, dejando reposar luego 24hs para su posterior filtrado. Las muestras de $\text{NH}_4\text{-N}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ del suelo así extraído se mantuvieron en frío hasta ser llevadas al laboratorio donde se filtraron y analizaron las soluciones usando un autoanalizador Alpken (O-I Corporation, College Station, Texas, USA), lo cual consiste en un análisis calorimétrico del N inorgánico presente en el líquido extraído. El límite de decisión del fabricante es 0,09ppm para $\text{NO}_3\text{-N}$ y 0,15ppm para $\text{NH}_4\text{-N}$, sin embargo y gracias a algunos ajustes en las especificaciones del autoanalizador los límites con los que se trabajó fueron de 0,03ppm y 0,12ppm respectivamente (Tagliazuchi & Austin, com. pers). Se estimó así la tasa de mineralización neta del N durante cada período de incubación, haciendo la diferencia entre el contenido de $\text{NH}_4\text{-N}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ inicial y finalmente relacionándolo con los días de incubación.

Además, en laboratorio se determinó el contenido gravimétrico de agua en cada muestra de suelo. Para ello una sub-muestra de suelo de peso constante (5gr) se secó en horno a 105°C por 48hs. El peso de las muestras se determinó mediante la utilización de una balanza con tres dígitos de resolución (0,001gr). Luego se corrigieron los valores de contenido de N del suelo por el contenido de agua (Robertson, 1999).

Para la determinación del contenido de P disponible en todas las parcelas control y florecidas se colectaron muestras de suelo durante el mes de abril de 2003 a dos profundidades (0-5 y 5-15cm). En el laboratorio se realizaron extractos de fosfato mediante el método de resina de intercambio aniónico (RIA). Estos extractos fueron analizados posteriormente mediante un análisis calorimétrico utilizando un autoanalizador Alphen (O-I Corporation, College Station, Texas, USA).

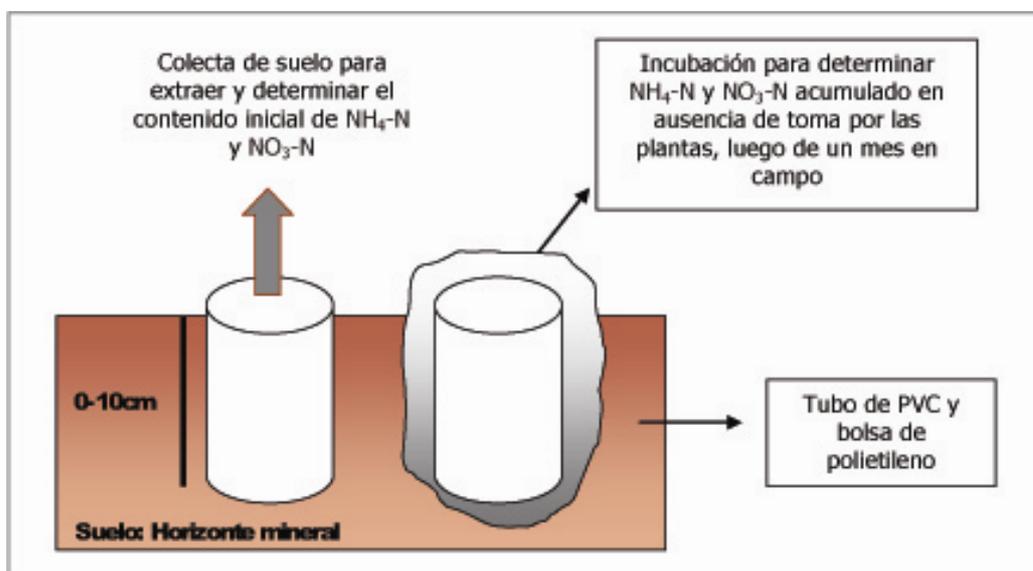


Figura V.1 Técnica de la bolsa enterrada

Para conocer el aporte de broza por parte del bambú (*C. ramosissima*) al suelo se midió la profundidad del horizonte orgánico y la hojarasca vegetal en el campo. Se colectó una superficie de 1m² de la misma por parcela y se la secó a 70°C hasta peso

constante. Se separó el material vegetal en: material de bambú vs. otros, y se cuantificó la biomasa (gr) presente de *C. ramosissima*.

El experimento de descomposición fue llevado a cabo empleando la técnica de las bolsitas de descomposición (Cuevas & Medina, 1988). Este método utiliza la pérdida de peso de la hojarasca en el campo durante un tiempo determinado. El material empleado para confeccionar las bolsitas fue una red de fibra de vidrio con un tamaño de malla de la tela de 1mm, siendo el tamaño de las bolsitas de 15x15cm, las cuales fueron debidamente rotuladas.

Como material de estudio se utilizaron hojas senescentes, culmos y ramas de *C. ramosissima*, y para comparar hojas senescentes de una de las especies arbóreas más comunes del sotobosque: *Sorocea bomplandii* (ñandipá). Luego se transportó el material cosechado y secado al aire al laboratorio de modo de seleccionar material uniforme, para luego colocarlo en las bolsitas. Se secaron 10 sub-muestras de 2gr de este material en horno a 70°C, durante 48hs, a fin de calcular el contenido de humedad inicial de la broza y así corregir posteriormente los valores de secado al aire.

Por muestra se realizó el siguiente cálculo:

$$\text{Peso del agua} = \text{Peso Húmedo} - \text{Peso Seco}$$

$$\% \text{Peso Agua en broza} = \text{Peso del Agua} * 100 / \text{Peso Húmedo}$$

Por último se calculó el % de peso promedio de agua para los distintos tipos de broza.

Luego se analizaron estas sub-muestras para calcular los contenidos iniciales de materia orgánica (MO) y nutrientes mediante el método de Combustión de Dumas. Dado que para la zona existen escasos datos sobre el contenido de nutrientes foliares

de las distintas especies, se enviaron muestras de hojas al laboratorio de suelos de la Universidad de Brasilia (Brasil); para determinar la calidad de la hojarasca, el porcentaje de N y P que generalmente se encuentra presente en hojas de bambú senescente y verdes (expuestas al sol) y de otras especies del sotobosque y dosel para comparar y poder interpretar de mejor manera los resultados. El contenido de N y P presente en las hojas de bambú verde y senescente por floración fueron usados para calcular la eficiencia de resorción (ERN y ERP) (Killingbeck, 1996). Para lo cual:

$$RE(g.g^{-1}) = (\text{Nutriente}_v - \text{Nutriente}_s) / \text{Nutriente}_v / 100\%$$

Donde, Nutriente_v y Nutriente_s son la concentración del nutriente (N o P) en hojas verdes o senescentes respectivamente.

En total para el experimento de descomposición se confeccionaron 150 bolsitas conteniendo cada una 2gr de los distintos tipos de broza cosechadas y secadas al aire: 50 con hojas *C. ramosissima*, 50 con ramas de la misma especie, 50 con hojas de *S. bomplandii* y además se pusieron 50 culmos rotulados de *C. ramosissima* que se colocaron directamente sobre la superficie del suelo mineral.

El 16 de mayo de 2003, las bolsitas y los culmos fueron colocadas en el campo sobre el suelo mineral dentro de las sub-parcelas de 5x5m, en 5 parcelas seleccionadas al azar por tratamiento. La recolección de las bolsas y culmos se realizó al azar (1 por parcela) en 5 fechas diferentes: al mes, a los 3, 6, 9 y 12 meses. Durante el transporte hacia y desde el campo, cada bolsita fue colocada en sobres de papel previamente rotulados para minimizar las pérdidas del material vegetal. Después de la cosecha las bolsitas se secaron en horno a 70°C por 48hs. Posteriormente se removió el material extraño a mano (partículas de suelo, restos vegetales de otras especies, etc.) y se pesó el

material remanente que luego se molió. Algunas sub-muestras de dicho material fueron enviadas para la determinación de MO, por medio del método de combustión.

Dado que una aproximación general para el análisis de la descomposición de la hojarasca es el ajuste a un modelo matemático para estimar constantes que describen la pérdida de la MO a lo largo del tiempo (Olsen, 1963), se calculó el porcentaje de masa remanente corregido por el contenido de MO de la hojarasca en las bolsitas de descomposición como:

$$\%MOR=100*M_t/M_o.$$

Donde, M_0 es el contenido original de MO, y M_t el contenido remanente al tiempo t . Posteriormente se calculó la constante anual de descomposición (k) para cada tipo de broza corregida por el contenido de MO (esta constante caracteriza la tasa de descomposición de un material en el tiempo, valores altos de k indican tasas de pérdida de masa más rápidas). Dicha constante se calculó usando el modelo exponencial negativo (Olsen, 1963).

$$\ln (M_t/M_o) = y-kt$$

Donde, M_0 es el contenido original de MO, y M_t el contenido remanente al tiempo t . Las correlaciones con el modelo exponencial negativo fueron altas para todos los casos analizados ($R^2>0,82$, $p<0,001$). Esta variable es muy usada y permite adicionalmente realizar comparaciones simples entre sitios y con otros estudios de descomposición (Wieder & Lang, 1982). Adicionalmente se calculó el tiempo requerido para la pérdida del contenido de MO de 50% (t_{50}) y 95% (t_{95}) como $t_{50}=0,693/k$ y $t_{95}=3/k$ (Singh & Singh, 1999; Swift et al., 1979).

Análisis estadístico de los datos

Las fotografías hemisféricas se analizaron mediante la utilización del programa HemiView 2.0 Canopy Analysis Software (Delta-T Devices, Cambridge, UK). Mediante el cual se calculó el factor solar global por sitio, siendo éste un índice de la proporción de la radiación que incide sobre dichos lugares comparados con la radiación total incidente sobre el dosel arbóreo. Se aplicó el Test-t para muestras independientes para comparar disponibilidad de luz entre los tratamientos y el Test-t para muestras dependientes para comparar la proporción de la radiación en el bosque durante el invierno y el verano a las diferentes alturas. Mediciones pareadas de las mínimas y máximas temperaturas tomadas durante la transición verano-primavera y el verano entre ambos tratamientos fueron comparadas mediante el test de Wilcoxon (Wilcoxon, 1945). El contenido gravimétrico de agua en suelo y disponibilidad de N entre parcelas control y florecidas fueron comparadas mediante un análisis de medidas repetidas ANOVA considerando como efecto principal al tratamiento y al tiempo. Las diferencias entre el potencial mátrico del suelo, el P disponible y las tasas netas anuales de mineralización, amonificación y nitrificación fueron evaluadas mediante el Test Mann-Whitney (Mann y Whitney, 1947). El efecto de la floración sobre la pendiente anual de descomposición (k) de los distintos tipos de broza fue analizado mediante el análisis de las varianzas de dos factores (ANOVA two-way) y las comparaciones múltiples posteriores mediante el método de Tukey HSD. Para todos los casos a menos que se especifique el nivel de significación fue $\alpha=5\%$.

V.3 Resultados

Según el análisis edáfico de las calicatas, los suelos de la zona de estudio pertenecen al orden de los Ultisoles, denominados regionalmente Complejo C9 (según la cartografía regional C.A.R.T.A) (Foto 5.1 a). Presentaron una textura arcillosa, fueron permeables y bien drenados. Profundos a muy profundos derivados del basalto y presentando una tendencia hacia un color rojo oscuro intenso donde predominaron los colores 25YR 3/4 en seco y 25 YR 4/6 en húmedo. Presentaron además un desarrollo de 3 o 4 horizontes minerales (Hz) (Foto 5.1 b): Hz A con un espesor de aproximadamente 10 a 15cm, donde se desarrollaban la mayoría de las raíces vegetales. Un Hz B1 de 20cm aproximadamente, y Hz B2 y B3 con similar espesor. El tipo y clase de estructura fue similar para todos, predominando los bloques angulares en el Hz A y B1, y prismas que rompen a bloque en los más profundos. Pudieron clasificarse como suelos muy plásticos conforme a la concentración típica de arcilla y presentaron una consistencia ligeramente dura en seco.

Condiciones microambientales

Se observó una correlación positiva entre la proporción de la radiación solar incidente a los 0,7 metros y a los 2m de altura (Figura V.2). Si bien no hubo diferencias significativas entre tratamientos el r^2 y la pendiente de la recta fueron más bajas para los sitios donde el bambú estaba vivo (parcelas control). La mayor diferencia entre los tratamientos se observó para valores de radiación solar mayores a 0,20 a los 2m de altura. A niveles de radiación menores a 0,15 las parcelas control se ajustarían a la misma función que los las parcelas florecidas.

Durante el primer año luego del evento reproductivo, el sotobosque de las parcelas florecidas presentó a los 0,7 y 2m del suelo el doble de radiación solar que el

registrado en las parcelas control (Figura V.3). La mayor diferencia entre tratamientos fue observada en el verano del 2002-2003 ($t: 3,65$, g.l: 18, $p < 0,005$ para 0,7 m y $t: -4,01$, g.l: 18, $p < 0,001$ para 2m) (Figura V.3a), y el invierno del 2003 ($t: 2,94$, g.l: 18, $p < 0,01$ para 0,7m, y $t: 2,79$, g.l: 1,8 $p < 0,05$ para 2m sobre el nivel del suelo) (Figura V.3b). En la siguiente temporada de verano (2003-2004) no se observaron diferencias significativas en la radiación solar de ambos tratamientos (Figura V.3c). Por otro lado, se observó que la radiación solar que llegaba al sotobosque era diferente durante las estaciones del año, siendo mayor en el invierno (Figura V.3).

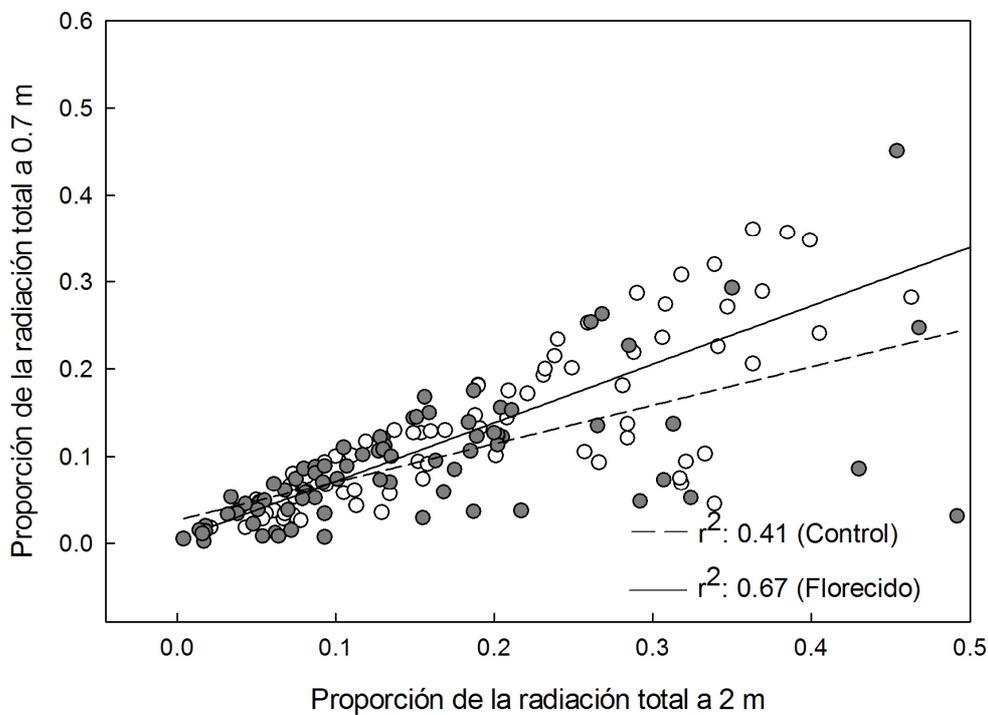


Figura V.2 Relación entre la proporción de la radiación total promedio a 0,7m y 2m de altura sobre el suelo en parcelas control (gris) y florecidas (blanco). Cada punto corresponde a los valores de la proporción de la radiación solar total de verano e invierno. Para cada caso se ajustó una recta: $y=0,440x+0,03$ ($p < 0,001$; control), $y=0,670x+ 0,004$ ($p < 0,001$; florecido).

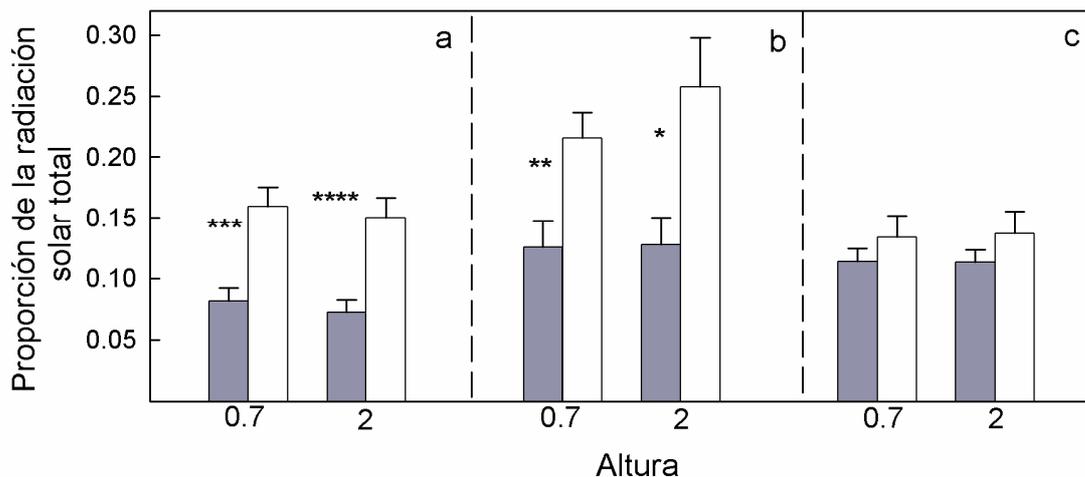


Figura V.3 Proporción de la radiación total promedio para durante distintas estaciones entre los años 2002 y 2004. Verano 2002-2003 (a), invierno 2003 (b) y verano 2003-2004 (c) a 0,7 y a 2m metros de altura sobre el nivel del suelo en parcelas control (gris) y florecidas (blanco). Las barras indican las medias + ES. Diferencias significativas (Test-t para muestras independientes, n=10) fueron encontradas entre los tratamientos a 0,7m y 2m de altura ($p < 0,0001$ ****, $p < 0,005$ ***, $p < 0,01$ ** y $p < 0,05$ *).

Si bien entre tratamientos no se encontraron diferencias significativas en el contenido volumétrico de agua en el suelo, sí existieron diferencias a lo largo del año ($p < 0,01$). Como era de esperar, el agua en el suelo mostró un comportamiento estacional siendo menor el contenido durante los meses de verano cuando la demanda evaporativa es mayor a pesar de que las lluvias son más frecuentes en esta época ($F: 36,56$, g.l: 11, $p < 0,001$). Esta dinámica se observó en ambos tratamientos (Figura V.4).

El potencial hídrico del suelo (disponibilidad de agua) tampoco mostró diferencias entre los tratamientos para ambas profundidades, sin embargo, se observó que en años con mayor déficit hídrico los primeros centímetros de suelo de las parcelas sin bambú (florecidas) tendieron a presentar mayores contenidos de agua en comparación a las parcelas control. En marzo de 2004 y 2005, después de un período de varios días sin precipitaciones (>de 20 días), los potenciales hídricos, principalmente de los primeros

5cm del suelo, alcanzaron valores extremadamente bajos siendo menores a -2 y -3 MPa (Figura V.5).

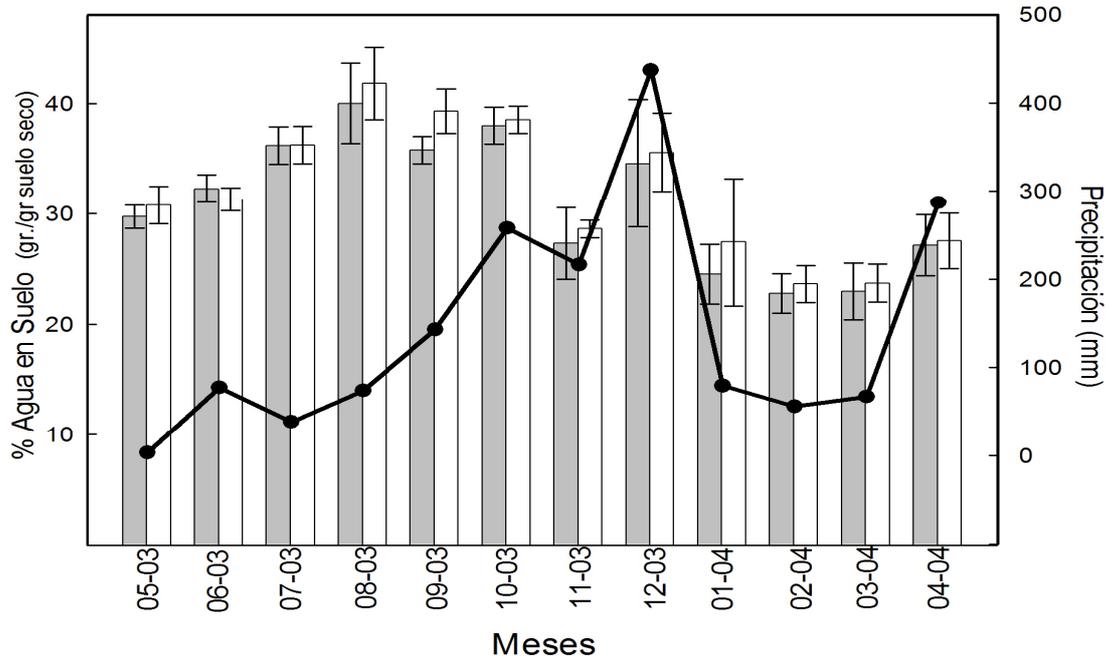


Figura V.4 Contenido gravimétrico de agua en suelo (0-10cm) promedio durante el período 2003-2004 en parcelas control (barras grises) y florecidas (barras blancas) y precipitación promedio mensual (línea negra).

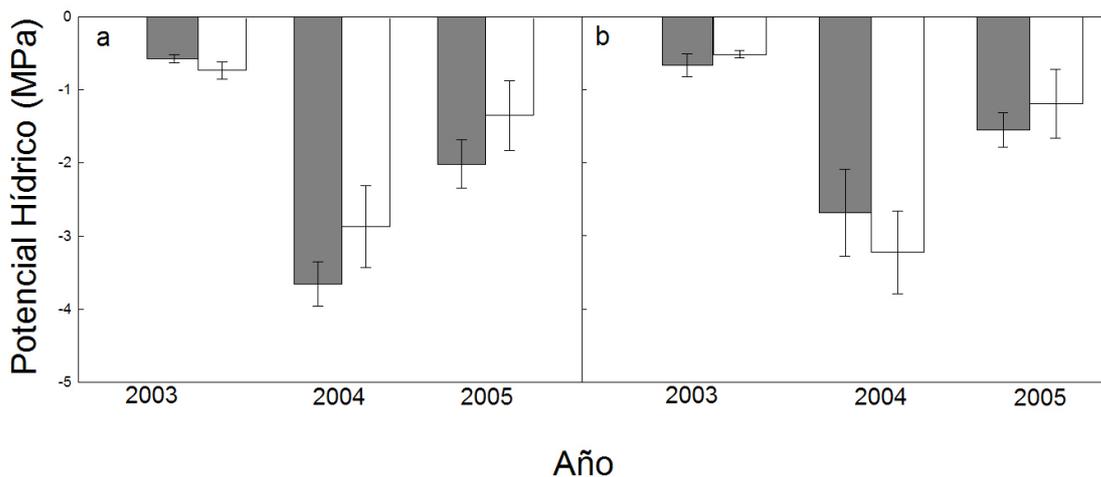


Figura V.5 Potencial hídrico del suelo (media +ES, n=5-6) luego de una sequía moderada en marzo de tres años diferentes para dos profundidades: a) 0-5cm y b) 5-10cm. Parcelas control (barras grises) y florecidas (barras blancas).

La temperatura del aire (a 5cm sobre el nivel del suelo) mostró dos patrones diferentes dependiendo de la estación del año (primavera temprana o verano) (Figura V.6). Durante los inicios de la primavera (Figura V.6a) las temperaturas máximas y mínimas fueron diferente entre tratamientos (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n= 50$ días, $Z: 5,61$ $p< 0,0001$ para máximas, y $n=50$ días, $Z: 3,22$ $p< 0,01$ para las mínimas), presentando las parcelas florecidas las mayores temperaturas ($24,4$ °C máx. y $19,47$ °C min. promedio en parcelas florecidas y $22,6$ °C y 18 °C para máxima y mínima promedio respectivamente en parcelas control). Para el verano (Figura V.6.b) las temperaturas máximas fueron significativamente diferentes entre los tratamientos, pero las temperaturas más altas se registraron en las parcelas control (Wilcoxon Matched Pairs Test, $n=32$ días, $p<0,001$). Las temperaturas mínimas no mostraron diferencias entre tratamientos con lo cual la mayor amplitud termal se encontró en las parcelas control. Las máximas y mínimas absolutas fueron 35 y $12,05$ °C para las parcelas control y $34,13$ y $12,16$ °C para las florecidas.

Las variaciones diarias de temperatura (Figura V.7a) presentaron un patrón similar en el verano ($n=12$ días) donde las parcelas control tuvieron las mayores temperaturas, las cuales se manifestaron entre el mediodía y las 16:00hs. Durante la mañana y noche no se observaron diferencias entre los tratamientos. En cambio durante los inicios de la primavera se observó un patrón diferente: por la mañana las mayores temperaturas se registraron en las parcelas control, pero cerca del mediodía y durante la tarde en las parcelas florecidas, siendo además las mínimas menores durante la mañana en las parcelas control (Figura V.7b) Esto permitió que en las parcelas florecidas se registrara una amplitud térmica diaria mayor respecto a las parcelas control.

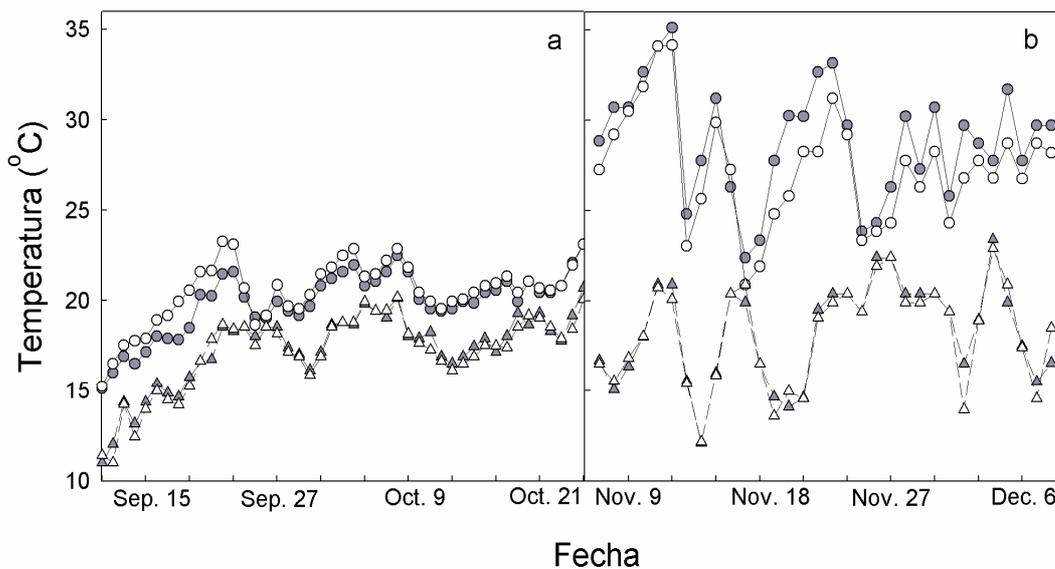


Figura V.6 Variaciones diarias de temperatura del aire al nivel del suelo en parcelas control y florecidas. a) transición invierno-primavera (11 Sept. 2003 hasta 25 Oct. 2003), y b) verano (9 Nov 2003 hasta 8 Dic 2003), a 5cm del suelo en parcelas control (símbolos grises) y florecidas (símbolos blancos). Las líneas con círculos indican los valores promedios de las temperaturas máximas y las líneas punteadas con triángulos las mínimas. Las temperaturas máximas fueron significativamente diferentes entre tratamientos durante ambos períodos (Wilcoxon Matched Pairs Test, $p < 0,001$).

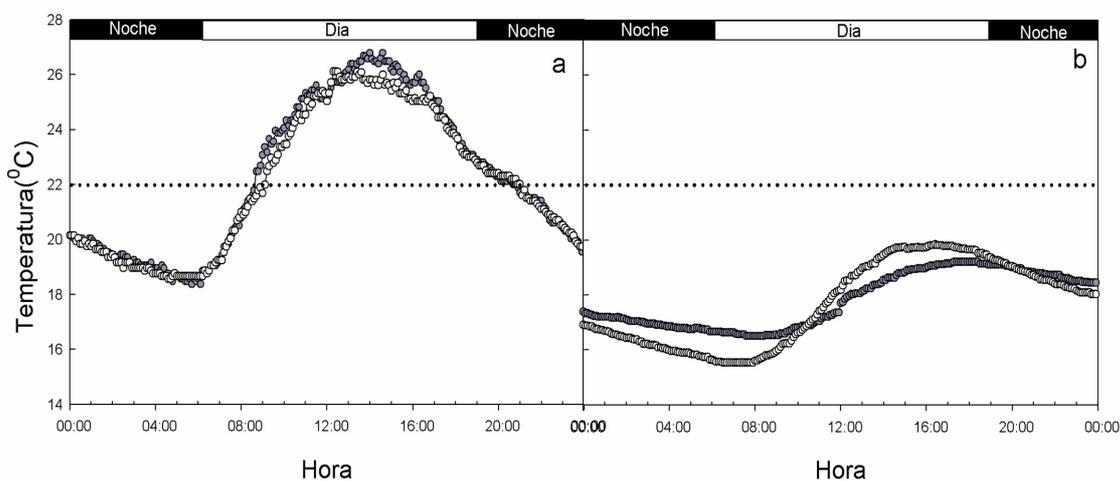


Figura V.7. Temperaturas promedio a lo largo de un día para parcelas control (círculos grises) y parcelas florecidas (círculos blancos), durante a) verano y b) primavera temprana 2003.

Dinámica de nutrientes y descomposición

Los resultados de los experimentos indicaron que no existen evidencias suficientes para afirmar que los contenidos de $\text{NH}_4\text{-N}$ y $\text{NO}_3\text{-N}$ fueron diferentes entre parcelas control y florecidas (Figura V.8). Las tasas de amonificación, nitrificación y mineralización neta anual también fueron similares entre tratamientos ($p > 0,05$ para todos los casos) (Tabla V.1). Si bien se observó una mayor eficiencia en el proceso de nitrificación versus el de amonificación (Tabla V.1), el contenido de $\text{NH}_4\text{-N}$ generalmente fue mayor al de $\text{NO}_3\text{-N}$, tanto en las parcelas florecidas como en las parcelas control (Figura V.8). El contenido mensual de N disponible en el suelo no fue diferente entre sitios control y florecidos pero sí presentó una gran variación entre meses (F: 5,71, g.l.: 11, $p < 0,001$ para $\text{NO}_3\text{-N}$ y F: 13,33, g.l.: 11, $p < 0,001$, para $\text{NH}_4\text{-N}$) (Figura V.8). El contenido de N total ($\text{NO}_3\text{-N} + \text{NH}_4\text{-N}$) no estuvo correlacionado con el contenido de agua en suelo ($p > 0,05$).

Con respecto al P disponible (PO_4^-) no se observaron diferencias en el contenido de este nutriente en los distintos tratamientos. Sin embargo, en las parcelas donde el bambú floreció y murió las concentraciones de PO_4^- fueron levemente mayores (Tabla V.1).

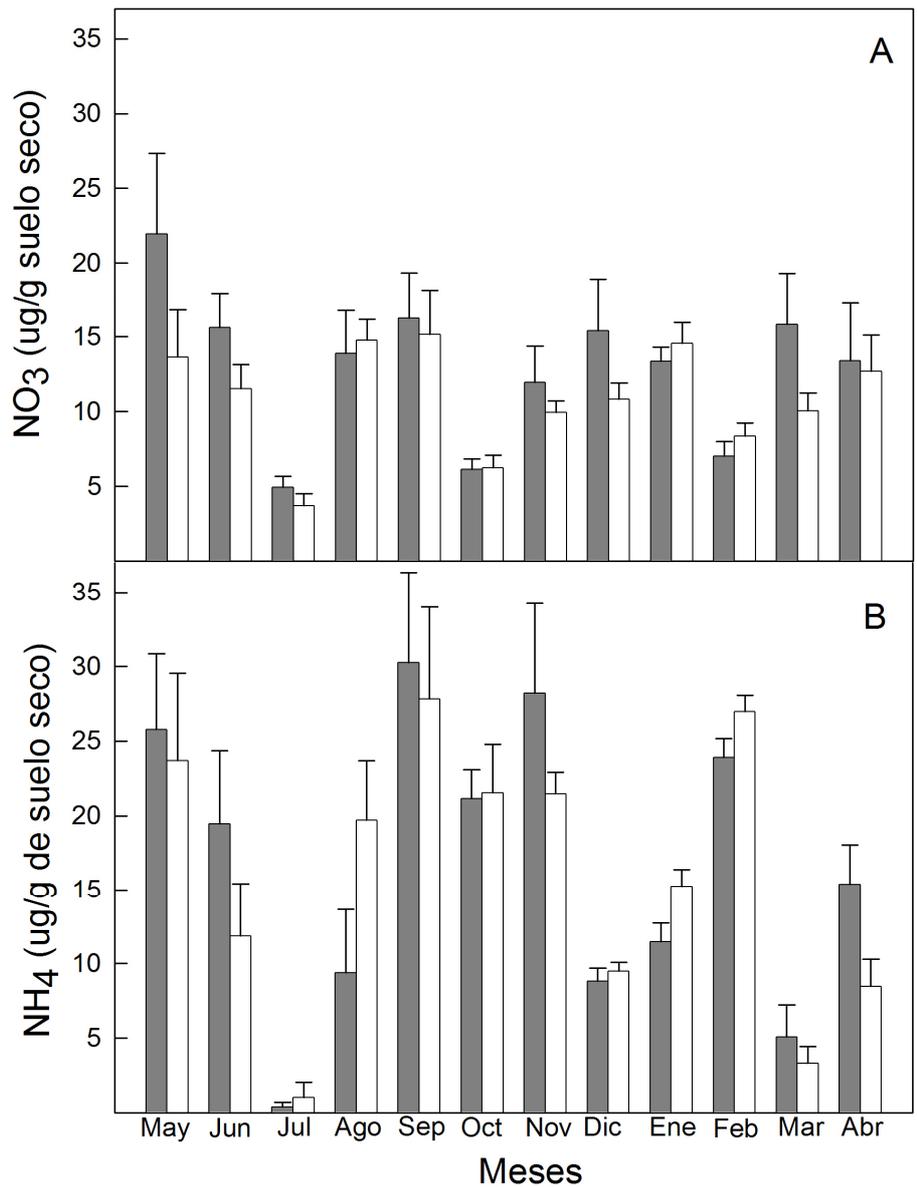


Figura V.8 Contenido de nitrato y amonio en suelo durante los distintos meses del año, en parcelas control (barras grises) y florecidas (barras blancas). Los valores son la media (+ES).

Tabla V.1. Profundidad del horizonte orgánico (HzO), espesor de la broza vegetal de bambú, contenido de Fósforo (P) en suelo, tasas anuales de nitrificación amonificación y mineralización neta en parcelas control y florecidas. Se muestran las medianas (lower; upper quartile) o la media (\pm ES). Los valores mostrados corresponden a los valores del mes de marzo del 2003. Mann Whitney U-test y ANOVA de una vía. El tamaño muestral (n) se indica con el resultado de los test.

Variable	Control	Florecidas	Test
Profundidad HzO(cm)	4,25 (4,12; 6,25)	3,81 (3,28; 4,18)	U=9,5, p:0,06 n=7
Broza bamboo (g/m ²)	127 (84; 198)	137 (102; 186)	U=23, p:0,84 n=7
Fósforo (μ g/ μ g suelo)	0,37 (0,04; 0,54)	0,53 (0,30, 1,56)	U=39, p:0,41 n=10
Amonificación (μ g NH ₄ -N g suelo ⁻¹ año ⁻¹)	1,33 \pm 0,60	1,02 \pm 1,02	F=0,06, p:0,79 g.l. 18, n=10
Nitrificación (μ g NO ₃ -N g suelo ⁻¹ año ⁻¹)	10,62 \pm 0,91	11,29 \pm 1,00	F=0,24, p:0,62 g.l. 18, n=10
Mineralización neta (μ g N g suelo ⁻¹ año ⁻¹)	13,18 \pm 1,04	13,89 \pm 1,05	F=0,22, p:0,63 g.l. 18, n=10

En la Figura V.9 se observa el % de N y P presente en hojas verdes de bambú (expuestas al sol) y senescentes por causa de la floración. Se observa además, el contenido de estos nutrientes en otras especies comunes del sotobosque y del dosel. De las especies analizadas el bambú verde posee altos contenidos de N y especialmente de P en relación a las demás especies. Cuando las hojas de bambú están secas por floración, estos valores descienden abruptamente, presentando el valor más bajo. El porcentaje de eficiencia de resorción para el bambú *C. ramosissima* fue de 55,7% para el N y 22% para el P. Las herbáceas (como helechos y piperáceas) presentaron también altos contenidos de nutrientes, mientras que las especies arbóreas tuvieron los valores más bajos de P. La relación N:P fue de 16:1 para el bambú verde, 9:1 para el bambú florecido y de entre 18:1 a 22:1 para las demás especies.

Las tasas de descomposición de los distintos órganos del bambú y de hojas de *S. bomplandii* fueron relativamente rápidas al inicio pero disminuyeron luego de 6 meses (Figura V.10). La pérdida de MO para cada tipo de broza a lo largo del año se ajustó fuertemente a la transformación lineal del modelo exponencial negativo (Swift et al., 1979) ($R^2 > 0,9$ y $p < 0,05$ para todos los casos). La tasa de descomposición de los distintos materiales vegetales no fue diferente entre tratamientos ($n=5$, $F: 1,22$, g.l. 32, $p= 0,27$) y no existió una interacción significativa entre los factores analizados (tipo de broza y sitios) ($F: 0,18$, g.l. 18 $p= 0,90$). Sin embargo, los resultados sugieren que en las parcelas florecidas la descomposición ocurriría de forma más lenta (Figura V.11 y Tabla V.2).

Al comparar las constantes de descomposición (K) entre tipos de broza, se encontraron diferencias significativas ($n= 5$, $F: 4, 23$, d.f. 32, $p= 0,01$) (Figura V.11). Las hojas de

C. ramosissima exhibieron una tasa de descomposición más lenta en comparación con las ramillas y culmos de la misma especie y con hojas de *S. bomplandii*. Consecuentemente, las hojas de *C. ramosissima* necesitan entre 4 a 5 años de exposición en campo para perder el 95% de la materia seca original, mientras que 50% de esta pérdida ocurre alrededor del primer año (Tabla V.2). El resto de los órganos del bambú y las hojas de *S. bomplandii* pierden el 95% de su masa a los 3 años aproximadamente y entre los primeros 8 o 9 meses se descompone el 50% del total de la MO inicial.

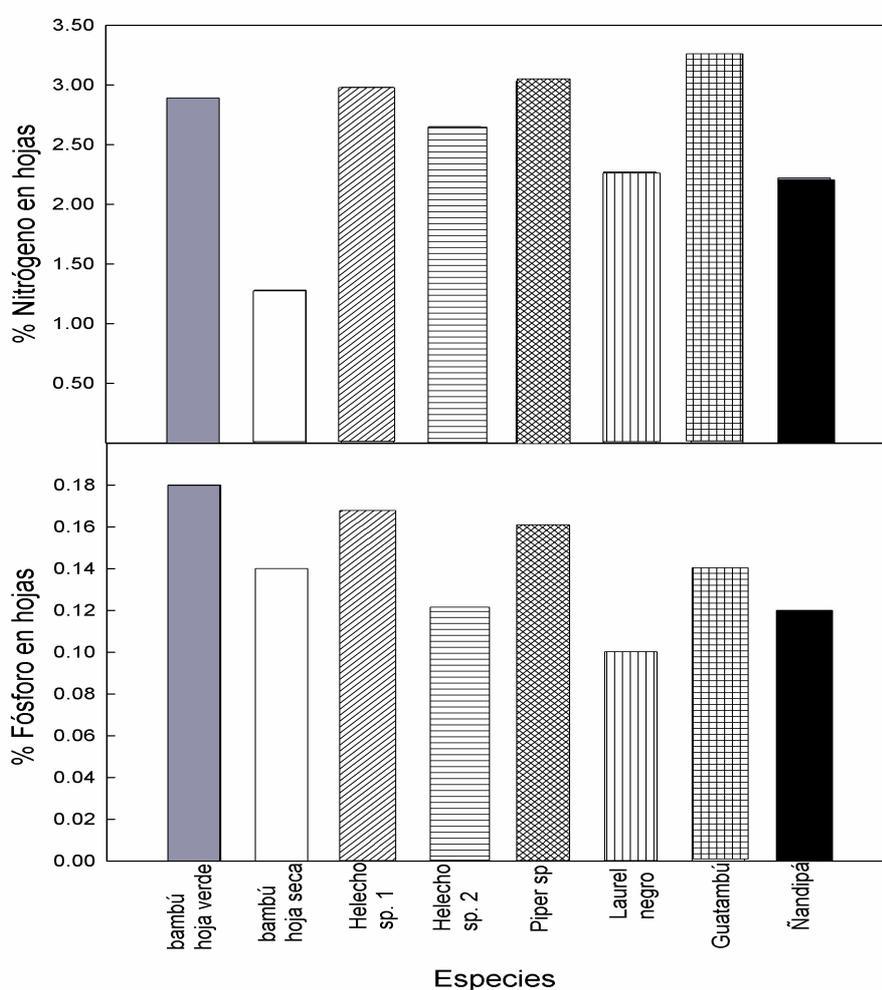


Figura V.9 Concentraciones de N y P (% de nutriente relativo al total) en hojas de diferentes especies vegetales y en hojas verdes y senescentes de bambú (*C. ramosissima*). Laurel negro: *Nectandra megapotamica*; Guatambú: *Balfourodendron riedelianum*, Ñandipá: *Sorocea bomplandii*.

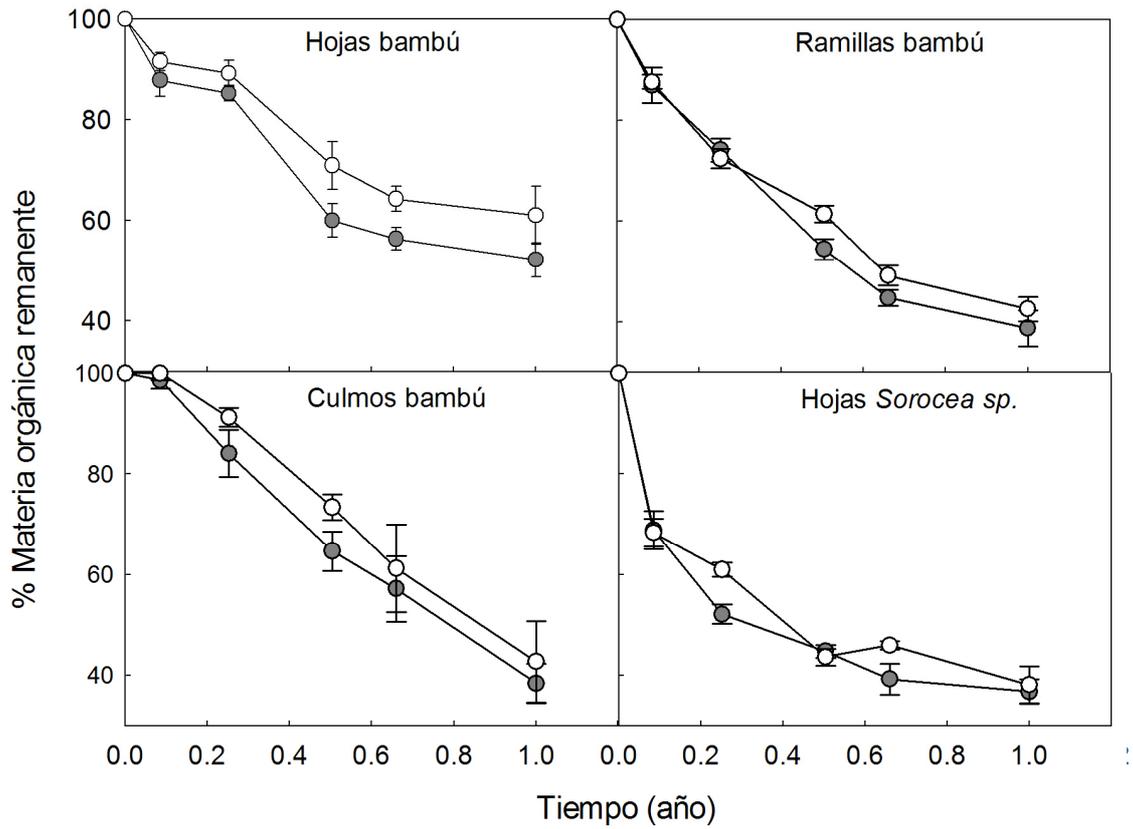


Figura V.10 Porcentaje de materia orgánica remanente a lo largo de un año de los distintos tipos de broza en parcelas control (círculos grises) y florecidas (círculos blancos). Los valores son las medias \pm ES.

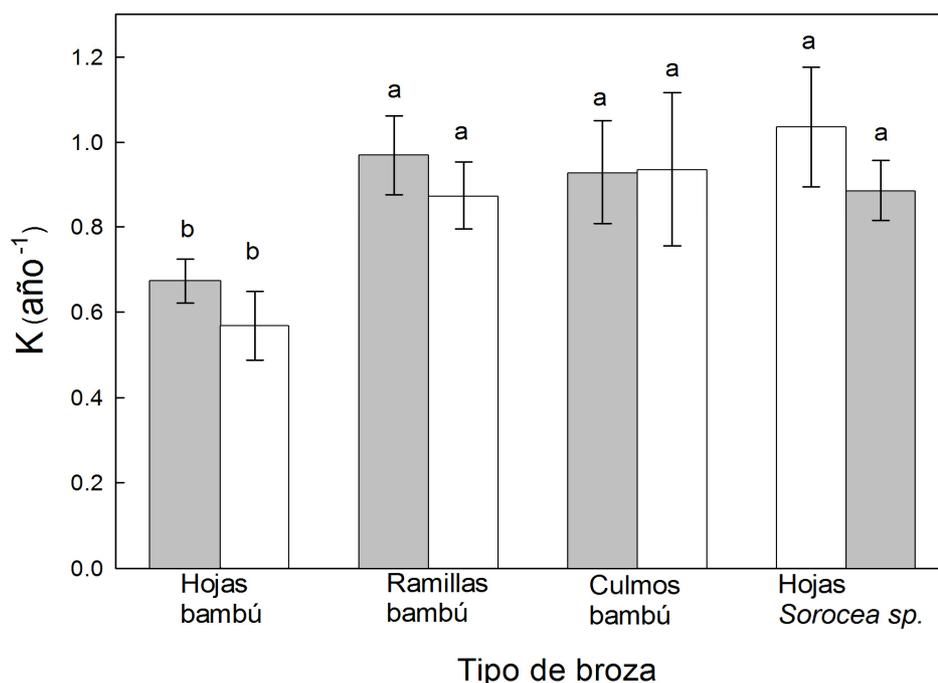


Figura V.11 Efecto de la floración sobre la constante de descomposición anual (K) y los valores promedio de los mismos para los distintos tipos de brozas. Los valores son las medias + ES. Valores con letras diferentes son significativamente diferentes de los demás $p < 0,05$.

Tabla V.2 Tiempo estimado (años) para la pérdida del 50% y 95% de la biomasa de los distintos tipos de material vegetal en sitios control y florecidos.

Tipo de Broza	$T_{50\%}$		$T_{95\%}$	
	Control	Florecido	Control	Florecido
	Media±SE	Media±SE	Media±SE	Media±SE
Hojas bambú	1,05±0,08	1,34±0,21	4,56±0,34	5,80±0,93
Ramillas bambú	0,74±0,08	0,82±0,08	3,23±0,35	3,56±0,36
Hojas <i>Sorocea sp.</i>	0,72±0,09	0,80±0,06	3,11±0,40	3,47±0,27
Culmos de bambú	0,80±0,16	0,92±0,25	3,47±0,45	4,00±1,08

V.4 Discusión

Las plantas del sotobosque juegan un rol importante en la estructura y dinámica del bosque ya que pueden influenciar las condiciones ambientales y consecuentemente los procesos de germinación y regeneración de las plantas del dosel (Veblen, 1982; Maguire & Forman, 1983; Campanello et al., 2007a). En algunos ecosistemas las bambúseas forman densas e impenetrables matas que compiten por los recursos con las demás plantas (Judziewicz et al., 1999). Muchas especies de bambúes son monocárpicas por lo cual mueren luego de florecer, desencadenando profundas consecuencias en los distintos niveles ecosistémicos (Abe et al., 2005; Taylor et al., 2005; Holz & Veblen, 2006). Sin embargo, la respuesta integrada del ecosistema a este evento reproductivo no es del todo comprendida, debido a la infrecuente y diversa naturaleza de este acontecimiento, y a las múltiples y complejas interacciones de los procesos ecosistémicos. Este estudio pretende ser una contribución a esta problemática mediante la evaluación del efecto de floración de una de las especies de bambú más dispersa y abundante del Neotrópico. La muerte del bambú *C. ramosissima* cambió parcialmente las condiciones ambientales y promovió el crecimiento de otras especies del sotobosque (capítulo VI). Las consecuencias ecológicas de estos infrecuentes eventos dependen de las características del ecosistema, el tipo de especie de bambú, el patrón de floración y la escala temporal y espacial del estudio. Las consecuencias ecológicas de dicho evento reproductivo, por lo tanto, no pueden extrapolarse a todos los ecosistemas. Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis son relevantes y necesarios para un análisis integral de la dinámica del BAS. A continuación se discuten los resultados particulares para cada una de las variables medidas.

Condiciones microambientales luego de la floración del bambú

Similar a los cambios registrados en otros bosques tropicales dominados por bambúseas (Taylor & Qin, 1988; 2005; Taylor et al., 2004; Marchesini et al., en prensa), en el BAs los niveles de radiación solar se incrementaron como consecuencia de la floración y muerte de *C. ramosissima*. El efecto fue significativo principalmente durante el primer verano y el primer invierno luego de la floración. Los valores de radiación solar registrados en las parcelas florecidas durante este estudio fueron similares a los observados por Campanello et al. (2004; 2007a) luego de la remoción manual (corte) de *C. ramosissima* en un bosque de características similares. Las diferencias en la disponibilidad de luz registrada a los 0,7 y 2m fue consecuencia de la cobertura del bambú. *Chusquea ramosissima* es muy abundante y forma estratos de hasta 2–3m de altura. Durante el verano siguiente, a las primeras mediciones, los valores de radiación disminuyeron debido quizás a un aumento de la cobertura vegetal tanto del bambú (capítulo IV) como de otras especies del sotobosque (capítulo VI).

Además del incremento en la radiación, la floración del bambú ocasionó cambios en el patrón diario de temperatura y la amplitud térmica del sotobosque. Este mismo efecto fue observado en los bosques templados de la Patagonia donde domina otra especie de *Chusquea* (Marchesini et al., en prensa; Giordano et al., 2009). Las altas temperaturas y la mayor amplitud térmica observada en las parcelas control durante el verano podría ser consecuencia de la densa cobertura de bambú, la cual impediría parcialmente el intercambio de aire entre el nivel del suelo y el dosel. El patrón inverso observado durante el invierno (mayores temperaturas en las parcelas florecidas) podría deberse a que durante esta época muchos árboles pierden las hojas, lo cual sumado a la ausencia del bambú permitiría una mayor llegada de luz al suelo y por lo tanto

mayores temperaturas. Mientras que en las parcelas control la gran biomasa de bambú que persiste estaría ejerciendo un efecto regulador amortiguando las temperaturas máximas y mínimas.

Algunos autores (Takahashi et al., 2003; Griscom & Ashton, 2003; Tripathi et al., 2005; Ishi et al., 2008) sugieren que el uso de agua por parte de los árboles estaría negativamente afectada por la presencia del bambú. Contrario a las predicciones, los resultados no mostraron cambios en la disponibilidad de agua luego de la muerte de *C. ramosissima*. Similares resultados fueron obtenidos en otros estudios (Gratzer et al., 1999; Takahashi et al., 2007; Marchesini et al., en prensa). Por otro lado, la absorción de agua por parte de las nuevas especies colonizadoras podría ayudar a minimizar las diferencias entre los sitios florecidos y donde el bambú está vivo. Otra razón por la cual no se observó diferencias puede deberse a que en estos suelos hay en general mucha agua disponible como consecuencia de las altas precipitaciones (2.000mm/año), por lo tanto, una alta disponibilidad o exceso de agua durante todo el año disminuye la posibilidad de encontrar diferencias entre tratamientos. Como resultado el efecto neto de este evento de floración y muerte en el balance de agua no fue significativo.

Dinámica de nutrientes y descomposición

Algunos estudios sobre ciclaje de nutrientes y descomposición en las comunidades dominadas por bambúes sugieren que la hojarasca muerta incrementa la fertilidad del suelo (Tripathi & Singh, 1992; Christanty et al., 1997; Singh & Singh, 1999). Mientras que otros proponen lo opuesto: la presencia del bambú ocasiona un rápido secuestro de los nutrientes del suelo y presenta un lento turnover de los mismos (Shanmughavel & Francis, 1997), con lo cual la disponibilidad de nutrientes sólo se incrementa luego de la remoción del bambú (Raghubanshi, 1994; Takahashi et al.,

2003; Tripathi, 2006). En los bosques tropicales la disponibilidad de nutrientes depende principalmente de la liberación de éstos por parte de la descomposición de los detritos vegetales (Vogt et al., 1986). Luego de un año de la floración y muerte de *C. ramosissima*, la disponibilidad de N fue similar entre las parcelas control y florecidas. Consistentemente, las tasas de nitrificación, amonificación y mineralización neta fueron similares entre sitios con y sin bambú vivo. Este resultado puede explicarse por la lenta y similar tasa de descomposición de biomasa entre parcelas control y florecidas o, porque tanto en las parcelas control como florecidas existió similar acumulación de detritus vegetales. Incluso, dado que en las áreas donde el bambú murió se produjo una rápida colonización de otras especies del sotobosque (capítulo VI) éstas podrían estar haciendo uso rápidamente de los nutrientes disponibles.

La tasa de descomposición de la hojarasca varía considerablemente entre los distintos tipos de material vegetal y los tipos de bosques (Anderson & Swift, 1983; Swift & Anderson, 1989; Austin & Vitousek, 2000). Las hojas de *C. ramosissima* presentaron una lenta tasa de descomposición comparada con *S. bonplandii* (este estudio) y con la presentada por la liana *Arrabidaea mutabilis* (Arias & Austin, datos no publicados) ambas especies presentes en este bosque. Otras especies de bambúes tropicales en Asia requirieron sólo 2 años para descomponer el 95% de su biomasa original (Deka & Mishra, 1982; Singh & Singh, 1999), mientras que en los bosques subtropicales de China las hojas del bambú *Sinarundinaria nitida* requirieron más de 6 años para perder el 95% de su biomasa inicial (Liu et al., 2000). La lenta tasa de descomposición de las hojas de bambú puede ser el resultado de varios factores. Liu et al. (2000) observaron que las hojas de *S. nitida* eran extremadamente finas y menos rígidas que las hojas de otras especies arbóreas, pero presentaban bajos contenidos de N y P y alta relación lignina/N, lignina/P y N/P. Las hojas de *C. ramosissima* presentan altas cantidades de

celulosa y lignina ácido insoluble (Anexo 6.1) y una alta retraslocación de nutrientes en hojas senescentes comparada con otras especies presentes en el bosque. Las hojas verdes y frescas de bambú contienen valores de 2,89 %N y 0,18 %P, los cuales son valores altos para las especies del BAs, mientras que las hojas senescentes sólo presentan 1,18% y 0,14% de N y P respectivamente. Estas características resultan en una hojarasca de baja calidad y posiblemente promuevan una lenta actividad microbiana que ocasione la descomposición. Por otro lado, a pesar del alto contenido nutricional, las hojas verdes de este bambú no son en general atacadas por los herbívoros (Montti, obs. pers.) como ocurre con otras especies vegetales de igual calidad nutritiva que conviven con esta especie en el bosque y cuyos daños por herbivoría resultan mucho más alto (Villagra, datos no publicados). Resulta interesante entonces comprender cómo estas plantas escapan o mitigan a la herbivoría.

Las diferencias en las tasas de descomposición entre hojas de bambú y entre los distintos órganos de la planta no pudieron ser explicadas en términos de diferencias en la concentración de lignina. Diferencias en la pérdida de masa podría deberse al contenido diferencial de sílice entre los distintos órganos la cual podría intervenir con la función de algunos compuestos orgánicos responsables de la velocidad en la tasa de descomposición. Las hojas de *C. ramosissima* presentan los valores más altos de sílice (aproximadamente 19%) comparados con los distintos órganos de la misma especie e incluso con otras gramíneas (Montti et al., 2009).

Marchesini et al. (en prensa) hipotetizaron que en bosques templados el impacto de la floración masiva del bambú en el ciclo biogeoquímico puede ocurrir a un mediano o largo plazo, consecuentemente el material vegetal senescente es gradualmente incorporado a la MO del suelo. Sin embargo, en los bosques tropicales y subtropicales

donde la cobertura de bambú y otra vegetación puede recuperarse rápidamente y captar los nutrientes disponibles del suelo, los efectos de la floración en el ciclaje de nutrientes podrían permanecer imperceptibles o nulos. La disponibilidad de nutrientes en el BAs no manifestó cambios luego de la floración y muerte de *C. ramosissima* a corto plazo y tampoco se espera que los mismos ocurran en un período de tiempo mayor. Cabe destacar que la relativamente lenta descomposición de las hojas del bambú permitiría retener la MO sin descomponer por largo tiempo y favorecer la inmovilización del C por más tiempo.

V.5 Conclusiones

En el BAs (especialmente en la porción Argentina) existen pocos estudios de ciclaje de nutrientes y la mayoría de ellos están relacionados con la disponibilidad de nutrientes de suelos bajo plantaciones de pinos, yerba mate (*Ilex paraguarienses*) y sistemas agropastoriles (De López et al, 1996, Fernández et al., 1998). Tampoco hay suficiente información sobre el rol del bambú en el ciclo de nutrientes en los bosques neotropicales secos o lluviosos. Este estudio demostró que la ausencia por floración y muerte del bambú libera ciertos recursos, especialmente incrementa abruptamente la disponibilidad de luz y la variabilidad en la temperatura, pero no produce cambios evidentes en la disponibilidad de agua y nutrientes. Incluso demostró que en este ecosistema los cambios ocasionados por la muerte de *C. ramosissima* están restringidos a un período de pocos años luego de la muerte del bambú. Con lo cual el éxito en el establecimiento y regeneración de las diferentes especies vegetales dependerá de las capacidades y velocidad de cada una de las especies para captar y utilizar los recursos liberados en este corto plazo.

Capítulo VI Ausencia en la regeneración de árboles luego de la floración y muerte de *Chusquea ramosissima* en el Bosque Atlántico semideciduo

VI.1 Introducción

En los ecosistemas boscosos la regeneración y la colonización están influenciadas estocásticamente por la biología de las especies, la interacción entre especies, y entre éstas y los componentes bióticos y abióticos (Guariguata & Ostertag, 2001). Cuando se produce un disturbio cambia la disponibilidad de los recursos, lo que desencadena dos patrones generales de respuesta en la vegetación (Marks, 1974; González et al., 2002): a) crecimiento acelerado de los individuos que se encontraban presentes en el sitio antes del disturbio, y b) reclutamiento de nuevos individuos que germinaron luego del disturbio. En general, estos nuevos individuos pertenecen a un grupo distintivo de plantas conocidas como pioneras o especies de sucesión temprana y aparecen como dominantes durante la primera fase del proceso de colonización (Withmore, 1990). El éxito posterior de estos nuevos individuos dependerá de sus características ecofisiológicas y de sus historias de vida (Ackerly, 1996). Existe así, en los bosques, un equilibrio dinámico y continuo donde las condiciones ambientales, la estructura, la diversidad y la dominancia de especies en un sitio cambian con el tiempo.

Los procesos o disturbios que inician la regeneración y el reemplazo de las especies vegetales en un bosque pueden variar en tamaño e intensidad (Taylor & Zisheng, 1992). En algunos casos cuando la alteración es intensa (quema, reemplazo total del bosque para pasturas, etc.) existe un claro punto de partida para la reconstrucción de

la diversidad; en cambio, cuando la alteración es leve (formación de un claro natural), la situación que se presenta es parte integral de un proceso dinámico que opera a largo plazo (Asquith, 2002). Estos disturbios afectan principalmente la cantidad de luz que llega al sotobosque, y consecuentemente modifican las condiciones microclimáticas del medio (Van Dam, 2001; Campanello, 2004). Los cambios en las condiciones ambientales asociados a un aumento en la disponibilidad de luz pueden modificar también la proporción en que se encuentran las especies y la abundancia de otras formas de vida (lianas, herbáceas, bambúes, arbustos, etc). Incluso se sugiere que los disturbios pueden ser un mecanismo importante que favorece la monodominancia de algunas especies (Stern, 1995; Nascimento & Proctor, 1997; Gagnon & Platt, 2008).

Las especies del sotobosque juegan también un rol importante en la determinación de la dinámica y estructura del bosque, ya que pueden determinar el éxito o el fracaso en la regeneración y colonización de las demás especies (Veblen, 1982; Maguire & Forman, 1983; Geoges & Bazzaz, 1999; Abe et al., 2002). Algunos autores (Nakahisuka & Numata, 1982; Donoso, 1993; Taylor et al., 1995; Stern, 1995; Widmer, 1997; Montagnini et al., 1998; Guilherme, 2004; Oliveira, 2000; González et al., 2002; Campanello et al., 2007a; Muñoz & González, 2009) sugieren que las bambúseas son especies que en muchos casos pueden inhibir la regeneración y el crecimiento de los individuos jóvenes de especies arbóreas; y que debido a su abundancia y potenciales efectos en la dinámica del bosque deberían ser consideradas "especies clave" en muchos ecosistemas.

Como hemos visto, los bambúes poseen un peculiar ciclo de vida, donde luego de crecer vegetativamente por largos períodos florecen y mueren en forma simultánea afectando grandes áreas (Janzen, 1976; Campell, 1985; Judzewicz et al., 1999). Como

se demostró en el capítulo V las floraciones de los bambúes pueden ser consideradas causas de disturbio en los ambientes naturales ya que ocasionan cambios en la radiación que llega al sotobosque, y consecuentemente modificaciones sobre el microclima (Taylor & Qin, 1988, 2005; Taylor et al., 2004; Abe et al., 2005; Marchesini et al., en prensa). No obstante, son poco tenidos en cuenta estos predecibles disturbios que pueden ocurrir a corto o largo plazo (dependiendo de la especie de bambú) en la dinámica del ecosistema.

En algunos bosques templados de Asia y América se ha observado que cuando el bambú florece se favorece el crecimiento de los renovales establecidos (Nakashizuka, 1987; Marchesini et al., en prensa), se incrementa la densidad, y cambia el patrón de distribución de las especies (Taylor & Zinheng, 1992; Martins et al., 2004) promoviendo así el establecimiento sincronizado de renovales (Nakashisuka & Numata, 1982; Makita et al., 1995; Taylor et al., 1995). Incluso, se ha observado que el proceso de colonización en los sitios donde floreció el bambú es similar al que ocurre en los claros ocasionados por la caída de árboles (Tabarelli & Mantovani, 1997a; 1997b; Martins & Rodrigues, 2002; Martins et al., 2004; Muñoz & González, 2009), evidenciando que los bambúes pueden cumplir un rol importante en la dinámica de bosques.

Objetivo: En este capítulo se evaluaron las consecuencias de la floración y muerte de *C. ramosissima* sobre la supervivencia y crecimiento de los renovales arbóreos, como así también sobre la abundancia de otras especies del sotobosque, de forma tal de responder las siguientes preguntas:

- ¿De qué forma la floración y muerte de *C. ramosissima* afecta la densidad, composición y estado de los renovales de árboles (daño y mortalidad)?

- ¿Las especies responden de igual manera a los cambios ocurridos por la floración y muerte del bambú?
- ¿Promueve la floración el desarrollo de los renovales arbóreos ya establecidos (regeneración avanzada) o favorece el establecimiento de nuevos individuos (regeneración post-floración)?
- ¿La floración modifica la abundancia de otras formas de vida en el sotobosque, tales como helechos, lianas, herbáceas y enredaderas?

VI.2 Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio presenta una amplia diversidad de especies. La estructura general se compone principalmente por 3 estratos arbóreos: un estrato bajo (5-10m) con especies arbustivas o árboles de escaso tamaño como *Sorocea bomplandii* (Moraceae) y *Trichilia elegans* (Meliaceae), un estrato medio (10-20m) donde es común encontrar a *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae), y un estrato alto (20-30m) caracterizado por la presencia de *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (Lauraceae), *Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassler (Malvaceae), *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae), *Patagonula americana* L. (Boraginaceae) y *Lonchocarpus leucanthus* Burkart (Fabaceae). Los renovales de muchas de estas especies presentan un crecimiento ideal con valores intermedios de luz del 30-40% del total (Campanello et al., 2008). Por debajo del estrato arbóreo, además de los renovales de las especies arbóreas, pueden encontrarse varias especies de helechos, arbustos (del género *Piper* y *Miconia*) así como lianas de las familias Bignoniaceae y Fabaceae (Campanello et al., 2007b; Srur et

al., 2008) y en los lugares con un dosel más abierto un sotobosque dominado principalmente por *C. ramosissima*.

El diseño experimental general fue detallado en el capítulo I y V de esta tesis. Dentro de las 20 parcelas permanentes (10 control y 10 florecidas) se instalaron 24 sub-parcelas de 2m², distribuidas sistemáticamente (Figura VI.1). En estas sub-parcelas se realizaron los estudios que se detallan a continuación y los cuales se llevaron a cabo durante de 3 años consecutivos (2003, 2004 y 2005).

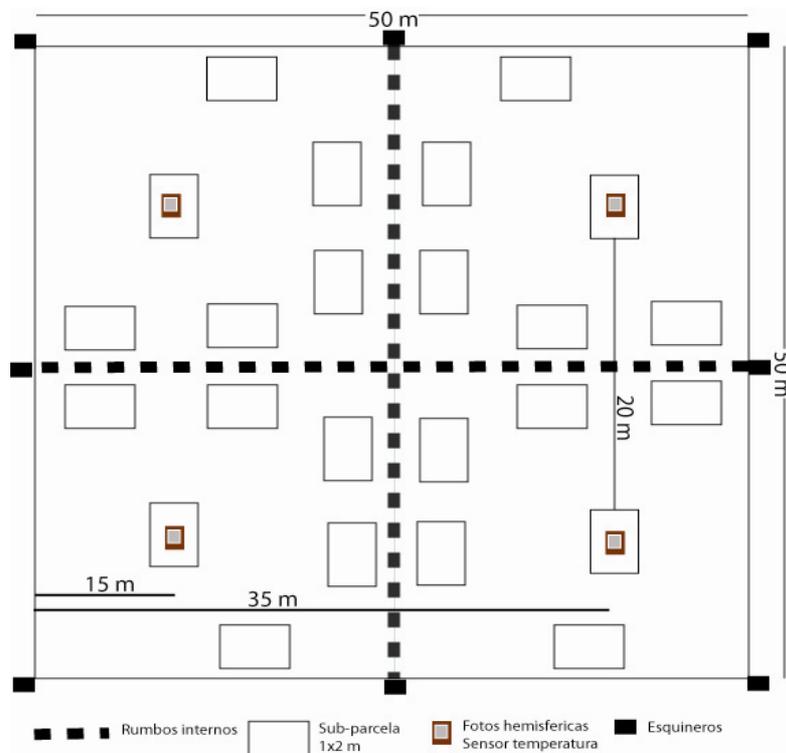


Figura VI.1 Diseño general de las parcelas permanentes utilizadas para evaluar el efecto de la floración del bambú sobre la composición, estructura y regeneración del bosque.

Efectos de la floración del bambú en la composición y estructura del sotobosque

Para cuantificar la abundancia de bambú y describir la estructura y composición del sotobosque se usó el método de "puntos de intercepción" (Mostacedo & Fredericksen, 2000). Para esto, dentro de cada una de las sub-parcelas de 2m² se cuantificó el número de toques de bambú y otras especies del sotobosque sobre una vara graduada a 4 intervalos diferentes de altura considerando como punto de partida el suelo (0-0,5; 0,5-1; 1-1,5 y 1,5-2m). Se trazó una línea imaginaria por el centro de la sub-parcela y se hicieron 3 "puntos" de vara por sub-parcela distantes uno de otro por 0,5m y con un total de 72 "puntos" por parcela. En cada punto se registró la especie y el número de veces que todas las partes vivas de cada especie interceptaban la vara en cada intervalo de altura.

Para cada especie del sotobosque se calculó su *porcentaje de contribución* (%C) a la biomasa total por parcela, como: $(n^{\circ} \text{ de intercepciones de la especie} / n^{\circ} \text{ total de intercepciones de todas las especies}) \times 100$. Dado que la determinación de la biomasa es un método destructivo se estimó de manera indirecta esta variable a través de un índice que indica en porcentaje la contribución de cada especie a la masa total de la vegetación (%C), y puede emplearse para comparar la composición específica relativa de comunidades distintas (Matteucci & Colma, 1982). Aún cuando la validez del %C como estimador de la biomasa de una especie es muy limitado, es válido como índice para comparar la contribución de cada especie a la comunidad vegetal (Matteucci & Colma, 2002).

Efectos de la floración del bambú en la regeneración avanzada

En las mismas parcelas y sub-parcelas se identificaron, marcaron y midieron (altura y diámetro a 10cm del suelo) todos los renovales establecidos de las especies arbóreas presentes. Dichas mediciones se repitieron una vez al año durante 3 años consecutivos: 2003, 2004 y 2005. La identificación de plantas fue realizada en campo y gabinete. Los ejemplares que no pudieron ser reconocidos fueron coleccionados para su posterior identificación por parte de expertos. Las especies de la familia Myrtaceae presentaron especial dificultad para ser identificadas, debido a que en los estadios tempranos de su desarrollo presentan escasas características vegetativas que pueden ser útiles para tal fin, por lo que muchas de ellas sólo fueron identificadas a nivel de familia.

Se consideraron como establecidos aquellos renovales de más de 30cm de altura y menos de 10cm de DAP (diámetro a la altura del pecho). En total se relevaron 480 sub-parcelas de 2m² (240 sub-parcelas por tratamiento, correspondiente al 19,2% del total de la superficie de la parcela), de las cuales 80 estaban ubicadas en los sitios donde se obtuvieron fotografías hemisféricas (Capítulo V). Los renovales que superaban los 30cm de altura de un año a otro fueron registrados e incorporados a la categoría "establecidos".

Se determinó la abundancia, riqueza y frecuencia de renovales de especies arbóreas en los distintos tratamientos. Para medir la diversidad de especies entre sitios con dominancia de bambú vivo y sitios donde el bambú floreció, se utilizó el índice de Shannon-Wiener (Shannon & Weaver, 1949). Este índice (H') se estima como:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$$p_i = n_i / N$$

Donde, n_i = número de individuos de la especie i , N = número total de individuos para todas las especies (S) en la comunidad y p_i = proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (es decir, la abundancia relativa de la especie i). Por lo tanto, el valor de $H' = 0$ cuando la muestra contiene sólo una especie; y, H' será máximo cuando todas las especies S estén representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tenga una distribución de abundancias perfectamente equitativa. En comparaciones entre tratamientos es importante tener en cuenta que H' no sólo aumenta con la equitatividad de la comunidad de especies, sino también con la riqueza (el número de especies presentes). La significancia estadística de las diferencias observadas entre los valores de este parámetro entre tratamientos se estimó a través de la Prueba de Hutcheson (1970).

Se calculó el número de muertos y dañados por especie en ambas situaciones luego de 2 años (2004 + 2005) siendo el tiempo inicial el año 2003. Se calculó además, el crecimiento relativo, diámetro y altura de los renovales, en ambas situaciones (utilizando para ello solo los individuos vivos y sanos) en dos años diferentes (2004 y 2005) y utilizando los promedios por parcela. El crecimiento relativo entre los diferentes años se calculó como:

$$CR: (medida\ t_2 - medida\ t_1) / medida\ t_1$$

Donde, t_1 y t_2 son los años diferentes y la medida es la altura o el diámetro según sea el dato de interés. Asimismo, se analizó si la floración tenía un efecto diferencial sobre 2 grupos de plantas con requerimientos lumínicos contrastantes (especies no-tolerantes a la sombra (con altos requerimientos de luz) y especies tolerantes o

sombrías). Cabe destacar en este punto que los dos grandes grupos de especies representarían en realidad los puntos extremos de un gradiente continuo de comportamientos ecológicos y fisiológicos. Muchas de las especies seleccionadas se encuentran ubicadas a lo largo de este rango y fueron separadas de forma arbitraria según su nivel de tolerancia a la sombra. Para esto se seleccionaron 5 de las especies más abundantes por grupo ecológico (fue requisito por cuestiones estadísticas que las especies seleccionadas estuviesen presentes en todas o casi todas las parcelas por tratamiento). El grupo de las especies "no-tolerantes" para este estudio estuvo compuesto por: *Cedrela fissilis*, *Bastardiopsis densiflora*, *Bahuinia candicans*, *Lonchocarpus leucanthus* y *Cordia trichotoma*. Mientras que el grupo de "tolerantes" se constituyó por *Allophylus edulis*, *Sorocea bomplandii*, *Nectandra megapotamica*, *Inga marginata* y *Balfourondendron riedelianum*.

Efecto de la floración en el establecimiento post-floración

Para analizar el establecimiento post-floración, durante los años 2004 y 2005 se contaron e identificaron las plántulas de árboles que presentaban una altura entre 5 y 30cm. Renovales menores de este tamaño no fueron contados ya que no podía asegurarse su correcta identificación. Una vez identificadas las especies se las clasificó de forma arbitraria, teniendo en cuenta la literatura (Martins, et al., 2004; Holz, 2007; Campanello et al., 2008; Bulfe, 2008), en tres grupos ecológicos dependientes de los requerimientos de luz: no-tolerantes a la sombra, tolerantes e intermedias, para evaluar si existía un grupo ecológico con mayor posibilidad de establecerse.

Análisis estadístico de los datos

El efecto de la floración sobre la cobertura vegetal del sotobosque se comparó mediante un análisis de medidas repetidas y test de Mann-Withney (U test). La densidad de renovales entre sitios control y florecidos se comparó mediante un análisis de Test-t, teniendo en cuenta para ello el promedio de renovales registrado por parcela durante los 3 años de estudio (2003, 2004 y 2005). La diferencia entre la cantidad de renovales muertos y dañados en ambas situaciones fue comparada mediante el análisis estadístico de Mann-Whitney (U test). El crecimiento relativo de los renovales en los diferentes tratamientos (control vs florecido) fue comparado mediante el test estadístico Test-t. Mientras que el efecto de la floración sobre los 2 grupos de plantas con requerimientos lumínicos contrastantes (especies no-tolerantes a la sombra: con alto requerimiento de luz y especies tolerantes o sombrías) se evaluó mediante el test de Mann- Withney (U test).

VI.3 Resultados

Efectos de la floración del bambú en la composición y estructura del sotobosque

La interacción entre Tiempo x Tratamiento tuvo un fuerte efecto en el porcentaje de contribución (%C) de las especies del sotobosque no bambúseas (lianas, herbáceas, helechos, etc.) a la biomasa total de la vegetación (Tiempo x Tratamiento F: 8,08; $p < 0,001$), presentando las parcelas florecidas los mayores valores respecto a las control (F: 60,81, $p < 0,001$), y una respuesta diferencial a lo largo del tiempo entre los tratamientos. El %C en las parcelas florecidas se incrementó notablemente durante el año 2003 al 2004, estabilizándose durante el 2005, mientras que en las control las

tendencias fueron menos definidas, no hubo diferencias a lo largo del tiempo y el %C fue significativamente menor (Figura VI.2, Foto 6.1).

Al final del estudio (2005) se registró un promedio de 1,492 y 0,135 culmos vivos/m² en las parcelas control y florecidas respectivamente; lo que correspondió a un %C mayor de 50% de bambú vivo en las parcelas control y de alrededor de 5% en las florecidas (U:4, $p < 0,05$) (Figura VI.2). Se registró un incremento en el %C de piperáceas, helechos, enredaderas y lianas (U:2, $p = 0,0002$; U:4, $p = 0,0005$; U:22, $p = 0,034$ y U: 15, $p = 0,008$ respectivamente) (Figura VI.3).

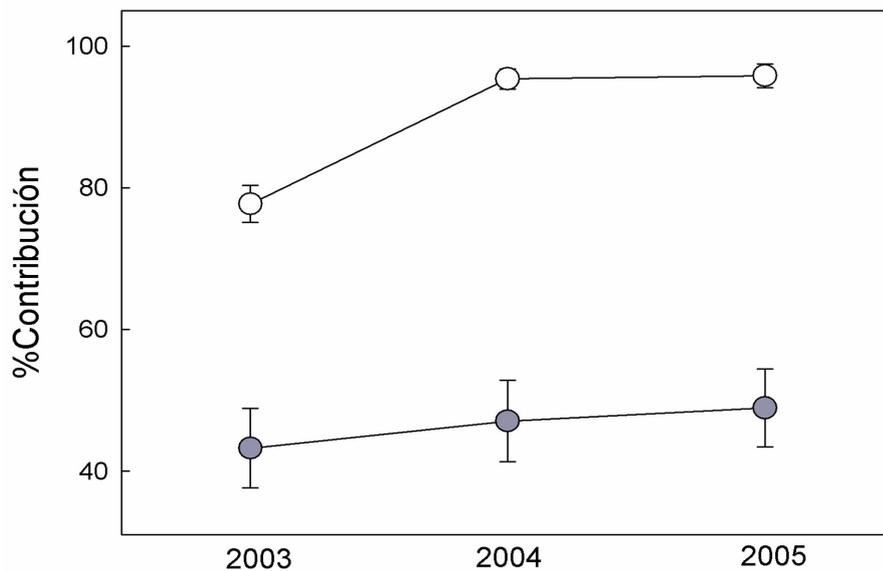


Figura VI.2 Porcentaje de contribución de especies del sotobosque no bambúseas (lianas, herbáceas, helechos, etc.) a la biomasa total de la vegetación en parcelas control (símbolos grises) y parcelas florecidas (símbolos blancos) a lo largo de 3 años de estudio. Se muestran las medias \pm ES.

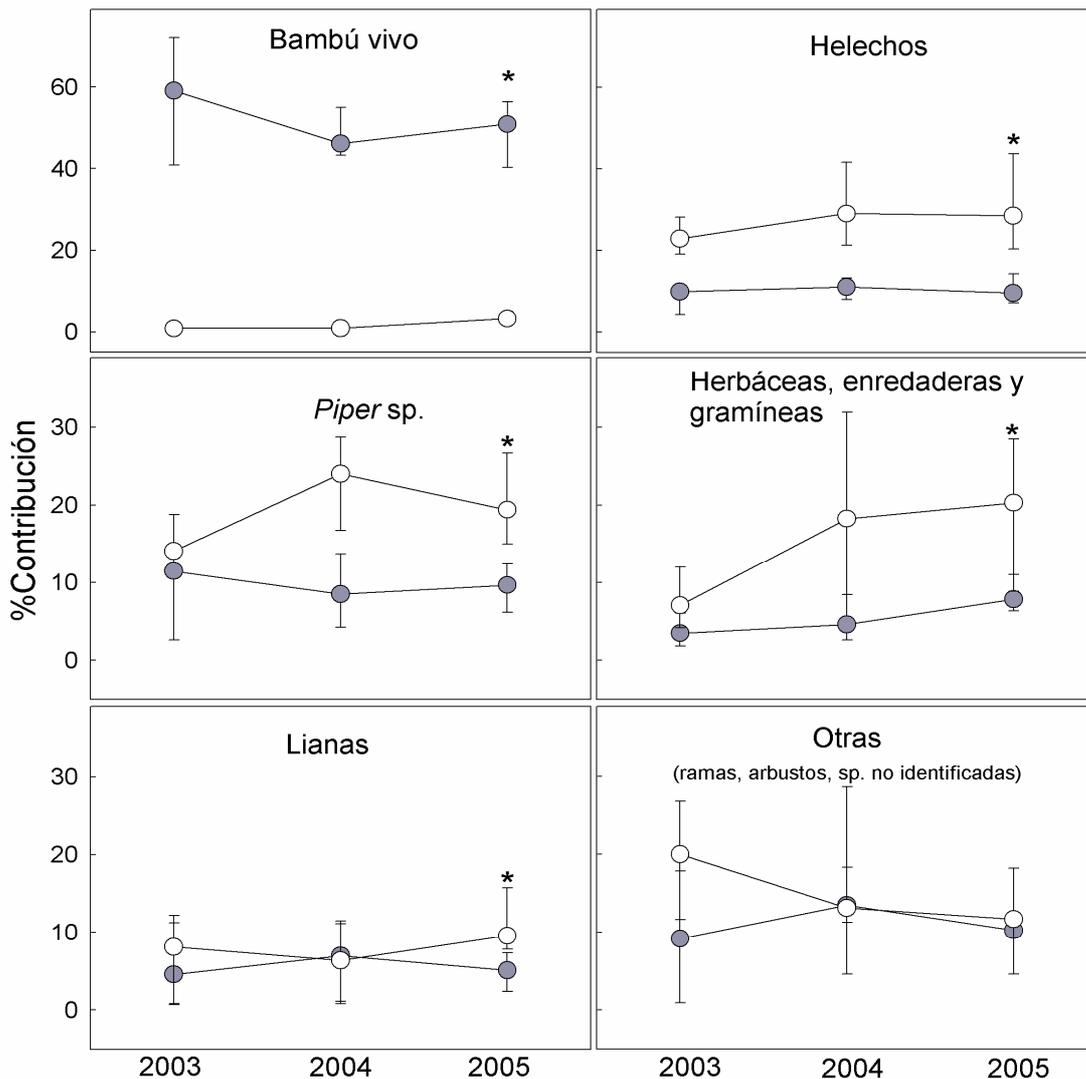


Figura VI.3 Porcentaje de contribución de los distintos grupos vegetales a la biomasa total de la vegetación del sotobosque en parcelas control (símbolos grises) y parcelas florecidas (símbolos blancos) a lo largo de 3 años de estudio. Se muestran las medianas (círculos) y los cuartiles de 25-75%. Notar que la escala del eje *y* para el bambú y los helechos es diferente a la escala utilizada en las resto de la figura.

Efectos de la floración del bambú en la regeneración avanzada

No se registraron diferencias en la riqueza de especies en sitios donde predominaba el bambú vivo (parcelas control) respecto a los sitios donde floreció y murió (Tabla VI.1). Se encontraron 72 especies arbóreas en el área muestreada, de las cuales 58

estuvieron presentes en las parcelas control y 59 en las florecidas (Tabla VI.2). Las especies dominantes entre los renovales correspondieron tanto a árboles de porte pequeño de sotobosque (*Sorocea bomplandii*, *Inga marginata*, *Allophyllus edulis*, etc); como así también a especies del estrato medio y alto del dosel como *Nectandra megapotamica*, *Lonchocarpus spp*, *Balforoudendron riedelianum*, *Machaerium spp*, entre otras. En ambos tratamientos predominaron las especies de sucesión secundaria tardía o sombra-tolerantes (Figura VI.4, Tabla VI.2).

Tabla VI.1 Valores del índice de Diversidad (índice de Shannon-Wiener) en parcelas con dominancia de bambú vivo y parcelas florecidas.

Tratamiento	H'	H'max	J
Control	3,06	4,06	0,75
Florecidas	3,24	4,06	0,8

Tabla VI.2 Identificación taxonómica y abundancia de renovales de árboles en las parcelas control y en parcelas donde el bambú (*C. ramosissima*) floreció. En total se relevaron 24 sub-parcelas de 2m² dentro de cada parcela de 50x50m (10 control y 10 florecidas), cubriendo un área de 480m² por tratamiento.

Especie	Familia	Abundancia	
		C	F
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer	Moraceae	159	99
<i>Inga marginata</i> Wild.	Fabaceae	52	71
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Lauraceae	48	64
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Rutaceae	21	12
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart. ex Nees	Lauraceae	21	8
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	Meliaceae	20	7
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	Meliaceae	20	23
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	Fabaceae	20	12
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Nied.	Sapindaceae	19	12
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	Sapotaceae	19	11
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.	Fabaceae	16	17
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Boraginaceae	16	10
<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. ex Benth.	Fabaceae	13	15
<i>Eugenia burkartiana</i> (D. Legrand) D. Legrand	Myrtaceae	11	9
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	Myrtaceae	10	19
<i>Bauhinia forcicata</i> Link pruinosa Ssp. (Vogel) Fortunato & Wunderlin	Fabaceae	8	1
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	7	10
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	7	3
<i>Seguiera aculeata</i> Jacq.	Phytolaccaceae	5	6
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	5	1
<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Myrtaceae	5	6
<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	Sapindaceae	4	8
<i>Cabrelea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	4	1
<i>Eugenia</i> sp.	Myrtaceae	4	0
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	4	7
<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	Rutaceae	4	32
<i>Cordia ecaliculata</i> Vell.	Boraginaceae	3	2
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Fabaceae	3	0
<i>Inga uraguensis</i> Hook & Arn.	Fabaceae	3	4
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Fabaceae	3	6
<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Myrsinaceae	3	0
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	Euphorbiaceae	4	7
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg	Euphorbiaceae	2	0
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	Fabaceae	2	4
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Sapotaceae	1	3
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae	2	5
<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	Fabaceae	2	2
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Lauraceae	2	2
<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	Loganiaceae	2	0
<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	Styracaceae	2	2
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	1	0
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Malvaceae	1	1
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	1	0
<i>Cestrum laevigatum</i> Schltldl.	Solanaceae	1	6
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Areaceae	1	2

<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	1	0
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Meliaceae	1	4
<i>Hennecartia omphalandra</i> J. Poiss.	Monimiaceae	1	0
<i>Hybanthus bigibbosus</i> (A. St.-Hil.) Hassl.	Violaceae	1	1
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	Meliaceae	1	14
<i>Myrsinae sp.</i>	Myrsinaceae	1	1
<i>Rollinia emarginata</i> Schlttdl.	Annonaceae	2	2
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	1	1
<i>Roupala montana</i> Aubl. var. <i>brasiliensis</i> (Klotzsch) K.S. Edwards	Proteaceae	0	1
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.	Fabaceae	0	1
<i>Zanthoxylum sp.</i>	Rutaceae	0	1
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	Myrtaceae	0	1
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Fabaceae	0	1
<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman	Myrtaceae	0	1
<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.	Apocynaceae	0	2
<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	0	3
<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	Myrtaceae	0	4
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	Fabaceae	0	3
<i>Sp1</i>		3	2
<i>Sp.2</i>		8	6
<i>Sp.3</i>		3	0
<i>Sp.3</i>		1	0
<i>Sp.5</i>	Rubiaceae	1	0
<i>Sp.6</i>		0	6
Total		586	565

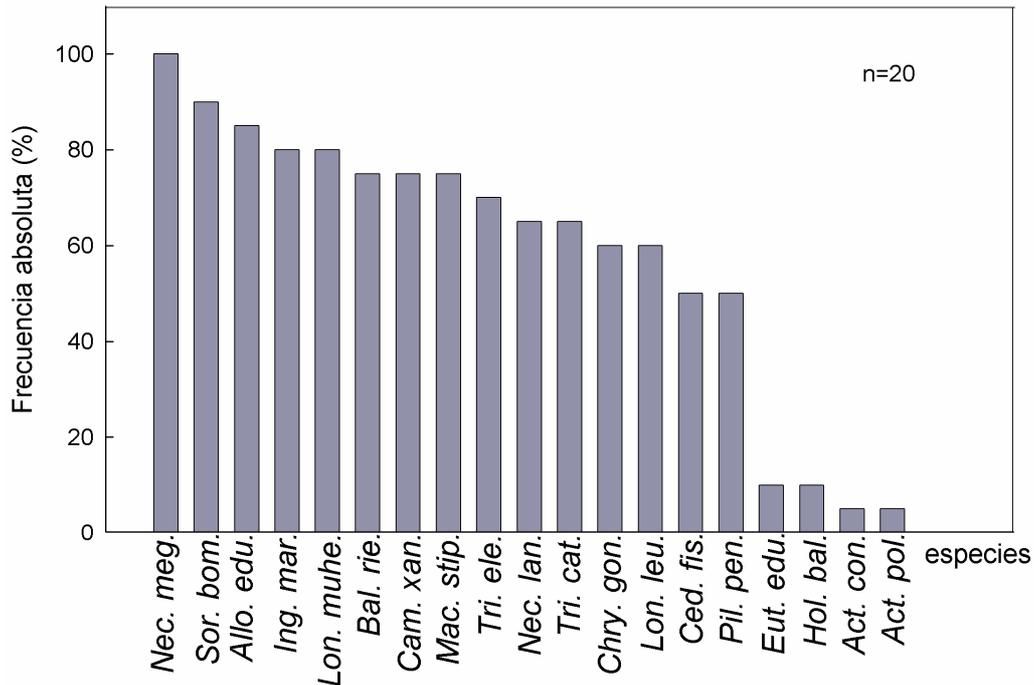


Figura VI.4 Frecuencia absoluta de renovales establecidos para algunas especies presentes en el área de estudio (parcelas control + florecidas). En total se relevaron 960m² de superficie de bosque nativo.

La densidad media de individuos no varió entre tratamientos ni a lo largo del tiempo, registrándose entre 1,22 a 1,12 individuos/m² (Figura VI.5). Al inicio del estudio, en total, se censaron 586 y 565 renovales en las parcelas control y florecidas respectivamente. Al final del estudio (2005) se observó un nivel de daño y mortalidad diferencial entre tratamientos. En las parcelas florecidas el daño y la mortalidad fueron significativamente menores respecto a las control (U: 12, p<0,01; U: 24, p<0,05 respectivamente) (Figura VI.6). En las parcelas control las especies que presentaron mayor mortalidad fueron *Sorocea bomplandii*, *Nectandra megapotamica*, *Cordia trichotoma* y *Allophylus edulis*. Mientras que en las florecidas se observó una mayor mortalidad de *Lonchocarpus* spp.

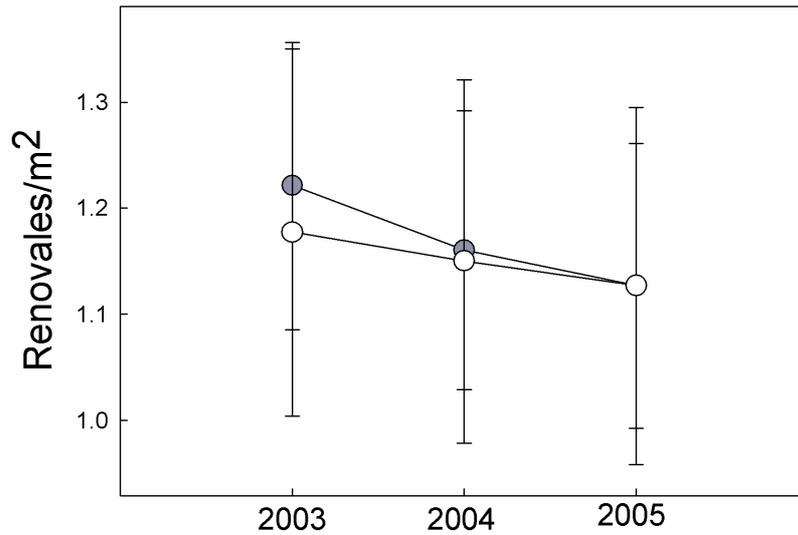


Figura VI.5 Densidad de renovales arbóreos (individuos/m²) en parcelas control (símbolos grises) y florecidas (símbolos blancos) a lo largo del tiempo. Se muestran las medias \pm ES. No hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) Test-t.

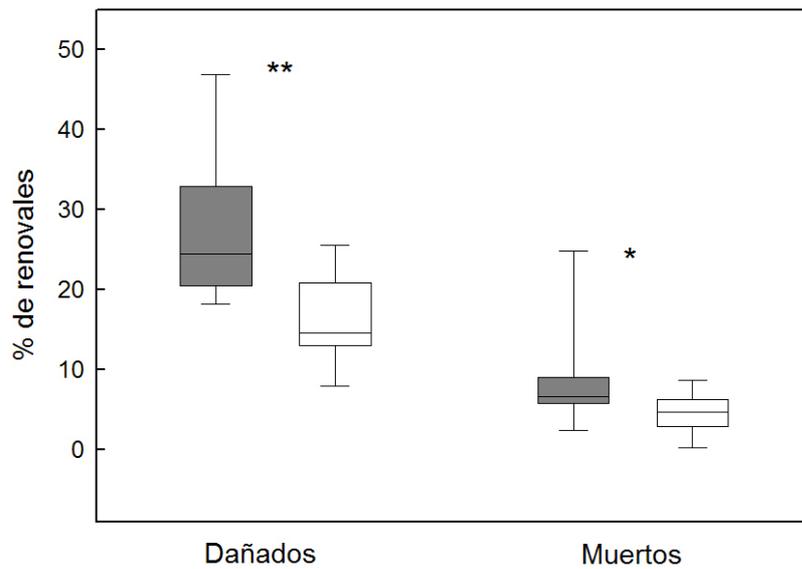


Figura VI.6 a) Porcentaje (%) de renovales de especies arbóreas dañados físicamente y muertos durante el período 2003-2005 en parcelas control (barras grises) y florecidas (barras blancas). Se muestran las medianas, cuartiles 25-75-% y valores máximos y mínimos. *Indica diferencias significativas ($p < 0,05$) y **diferencias significativas ($p < 0,01$) Mann-Withney U test.

En las parcelas florecidas se observó un mayor crecimiento relativo promedio de los renovales, tanto en altura (t:-2,16, g.l:18, p<0,05) (Figura VI.7 a) como en diámetro (t: -2,68, g.l:18, p<0,05) (Figura VI.7b) durante el primer año de crecimiento (2003-2004). En algunas especies se registró un crecimiento en altura de 22 cm/año como en el caso de *Nectandra megapotamica*, o 17 cm/año en *Cedrela fissilis*, incluso algunos individuos manifestaron un crecimiento mayor a los 40 cm/año en las parcelas florecidas. Durante el segundo año de muestreo (2004-2005) no se observaron diferencias en el crecimiento de los renovales entre tratamientos (p>0,05) (Figura VI.7a, b). Se censaron un total de 438 renovales sanos en la parcelas control y 357 en las florecidas durante 2003-2004, y en el segundo período (2004-2005) 324 y 272 individuos en parcelas control y florecidas respectivamente.

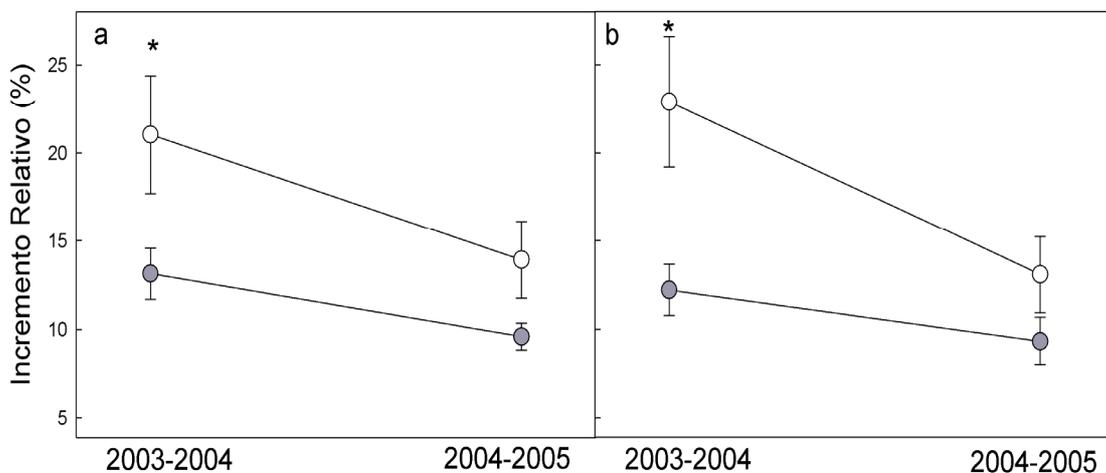


Figura VI.7 Incremento relativo (%) en altura (a) y diámetro (b) en renovales de especies arbóreas durante el primer año de crecimiento (junio 2003 a julio 2004) y el segundo (julio 2004 a junio 2005) en parcelas control (símbolos grises) y florecidas (símbolos blancos). Se indican las medias \pm S.E (n= 10), se censaron un total de 438 renovales sanos en la parcelas control y 357 en las florecidas durante 2003-2004 y en el segundo período 324 y 272 respectivamente. *Indica diferencias significativas (p< 0,05), Test-t para muestras independientes.

Durante el primer año de crecimiento (2003-2004) el incremento relativo en la altura de especies no-tolerantes a la sombra fue significativamente mayor en las parcelas

florecidas (U: 11, $p < 0,05$), mientras que no existieron evidencias que muestren esta diferencia en las especies tolerantes (Figura VI.8). Por otro lado, no se observaron diferencias en el incremento diamétrico de ambos grupos de especies (tolerantes y no-tolerantes). Durante el segundo año no se observaron diferencias en la altura y en el diámetro de ambos grupos creciendo bajo los distintos tratamientos.

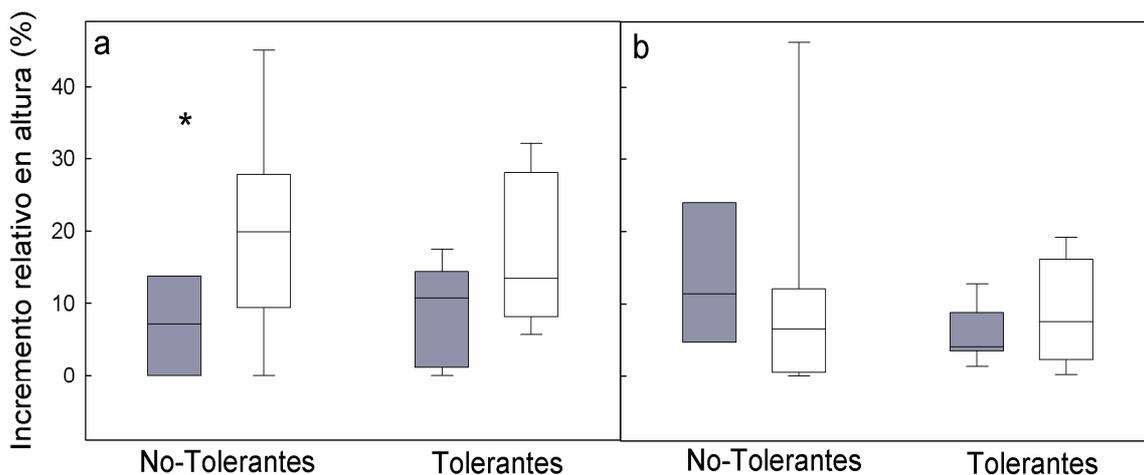


Figura VI.8 Incremento relativo en la altura de especies no-tolerantes y tolerantes a la sombra a) durante el primer (junio 2003 a julio 2004) y b) durante el segundo (julio 2004 a junio 2005) año de crecimiento en parcelas control (barras grises) y florecidas (barras blancas). Se muestran las medianas, cuartiles 25-75 y valores máximos y mínimos. *Indica diferencias significativas ($p < 0,05$), Mann-Withney U test.

Efecto de la floración en el establecimiento post-floración

Durante los años 2004 y 2005 se registraron entre 24 y 26 especies diferentes de renovales nuevos en parcelas control y florecidas respectivamente (Tabla VI.3). La diversidad y abundancia de renovales de árboles fue similar en ambos tratamientos. En las parcelas control los renovales estuvieron representados en su mayoría por especies tolerantes a la sombra como *N. megapotamica*, *S. bomplandii* y *M. stipitatum*, entre otros. En las parcelas florecidas (a excepción de *N. megapotamica*) se observó una disminución importante en el número de algunas especies tolerantes a la sombra (*S.*

bomplandii, *I. marginata* y *M. stipitatum*). El resto de las especies se encontraron representadas en número similar en ambos tratamientos (Tabla VI.3). El número de plántulas de especies no-tolerantes o poco tolerantes a la sombra (*Cedrela fissilis*) o aquellas que regeneran preferentemente en claros como *Parapiptadenia rigida* o *Patagonula americana* fue similar en ambos tratamientos (Tabla VI.4). Especies colonizadoras típicas como *Solanum* spp., *Trema micrantha* o *Bastardiopsis densiflora* no fueron registradas. Durante todo el estudio, un total de 10 renovales en las parcelas control y 51 en las florecidas pasaron a la categoría “establecidos” correspondiente a la regeneración avanzada (>30cm altura y <10 cm DAP)

Tabla VI.3 Identificación taxonómica y abundancia de renovales <30 cm en las parcelas control y en parcelas donde el bambú (*C. ramosissima*) floreció para el año 2004. Grupo ecológico (T: tolerante a la sombra, I: intermedia; I/T: intermedia-tolerante, NT: no tolerante a la sombra).

Especie	Familia	Abundancia		Grupo ecológico
		Control	Florecidas	
<i>Nectandra megapotamica</i>	Lauraceae	21	20	T
<i>Sorocea bonplandii</i>	Moraceae	18	10	T
<i>Machaerium stipitatum</i>	Fabaceae	13	2	T
<i>Inga marginata</i>	Fabaceae	10	2	T
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Arecaceae	10	9	NT
<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae	8	3	NT
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>	Fabaceae	8	5	NT
<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae	8	1	T
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	Rutaceae	7	6	T
<i>Lonchocarpus leucanthus</i>	Fabaceae	4	2	I
<i>Parapiptadenia rigida</i>	Fabaceae	4	7	NT
<i>Cordia trichotoma</i>	Boraginaceae	3	4	NT
<i>Trichilia elegans</i>	Meliaceae	3	5	T
<i>Bauhinia forficata</i>	Fabaceae	2	1	NT
<i>Cabralea canjerana</i>	Meliaceae	2	0	T
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Sapotaceae	2	0	T
<i>Euterpe edulis</i>	Arecaceae	2	1	T
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	1	3	T
<i>Allophylus guaraniticus</i>	Sapindaceae	1	3	T
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Myrtaceae	1	7	T
<i>Inga verna</i>	Fabaceae	1	0	I/T
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Sapindaceae	1	2	T/I
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	Laureaceae	1	0	T
<i>Ocotea puberula</i>	Laureaceae	0	2	T
<i>Pilocarpus pennatifolius</i>	Rutaceae	0	2	T

<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Euphorbiaceae	0	1	I
<i>Trichilia pallida</i>	Meliaceae	0	3	T
<i>Jacaratia spinosa</i>	Caricaceae	0	1	NT
<i>Sp.1</i>	Myrtaceae	0	3	-
<i>Sp.2</i>	Lauraceae	0	1	-
<i>Sp.3</i>	Fabaceae	1	0	-
<i>Sp.4</i>	-	0	1	-
<i>Sp.5</i>	-	0	1	-
<i>Sp.6</i>	-	1	0	-
Total		133	108	

Tabla VI.4 Porcentaje (%) de individuos establecidos post-floración pertenecientes a los distintos grupos ecológicos en parcelas control y florecidas durante el año 2004 y 2005. Sólo se utilizaron las especies que pudieron ser clasificadas.

Grupo ecológico	2004		2005	
	C	F	C	F
Tolerante	61,67	62,63	71,79	65,38
Intermedia	4,51	4,63	4,27	3,84
No tolerante	26,31	26,85	23,93	23,08

*Las especies no identificadas no fueron tenidas en cuenta para la clasificación por lo cual no se suma un 100% en los porcentajes por tratamiento en la mayoría de los casos.

VI.4 Discusión

Son numerosos los factores que regulan la regeneración de especies arbóreas. Entre los más comunes encontramos a los vinculados con las relaciones planta-animal (Dirzo & Miranda, 1990; Asquith et al., 1997; Caccia & Ballaré, 1998; Ito & Hino, 2005; Darabat et al., 2007), la presencia de disturbios (Denslow, 1985; Veblen et al., 2004), la disponibilidad de recursos (Clark et al., 1993; Condit et al., 1996) y la presencia de especies del sotobosque con alta capacidad competitiva (Maguire & Forman, 1983; Geoges & Bazzaz, 1999). Sin embargo, los bambúes también pueden ser considerados en muchos bosques un factor importante a la hora de evaluar la regeneración (Veblen 1985; Donoso, 1993; Stern, 1995; Widmer, 1997; Montagnini et al., 1998; Guilherme,

2004; Oliveira, 2000; González et al., 2002; Martins et al., 2004; Griscom & Ashton, 2003; Campanello et al., 2007a; Rother et al., 2009; Muñoz & González, 2009). Incluso, los eventos de floración que experimentan muchas de estas especies incentivarían la regeneración (Nakahisuka & Numata, 1982; Taylor & Qin, 1992; Taylor et al., 1995; Makita, 1995; Martins et al., 2004; Marchesini et al., en prensa). A lo largo de este capítulo se observó que en el BAs, la regeneración arbórea y la dinámica de las especies del sotobosque experimentaron algunos cambios demográficos, luego de la floración y muerte de *C. ramosissima*. Sin embargo, ésta no parecería ser un factor determinante en el establecimiento de nuevos renovales de especies arbóreas y su efecto positivo estaría restringido a un corto período de tiempo.

La abundancia de renovales arbóreos >30cm de altura (establecidos antes del evento de floración) encontrados en el área de estudio (12.200 y 11.200 individuos por ha para las parcelas control y florecidas, respectivamente) fue relativamente baja en comparación a otros bosques de Misiones. En áreas con aprovechamiento forestal y suelos poco profundos como la Reserva de la empresa forestal Alto Paraná S.A (colindante al Parque Provincial Urugua-í) y la Reserva Forestal de Uso Múltiple Guaraní (dentro de la Reserva de Biósfera Yabotí) se encontraron aproximadamente 18.566 y 23.672 renovales por ha. respectivamente (Bulfe et al., 2003; Campanello, 2004). Posiblemente la baja abundancia de renovales observadas en este estudio se deba a que se trabajó en parcelas de menos de 1 ha. establecidas en áreas dominadas por bambú.

La floración de *C. ramosissima* no ocasionó cambios en la riqueza y abundancia de renovales arbóreos y predominaron en ambos casos especies sombra-tolerantes (como *Nectandra megapotamica* y *Sorocea bomplandii*). Contrario a lo esperado no se

encontraron renovales de especies pioneras típicas (*Cecropia sp.*, *Alchornea sp.*, *Cestrum sp.*, *Trema sp.*, *Solanun sp.*) en los sitios florecidos. Según Martins et al., (2004) el éxito de las especies de diferentes grupos ecológicos luego de la floración del bambú depende del tamaño de los claros ocasionados por dicho evento. En concordancia con estos autores la respuesta a los cambios en la composición de especies luego de la floración estuvo dominada por especies sombra-tolerante debido a que los claros generados por la muerte del bambú fueron en general de pequeño tamaño. Otros autores (Tabarelli & Mantovani, 2000) sugieren además que los bambúes competirían en los claros excluyendo a las especies pioneras, reduciendo así la riqueza de este grupo de plantas.

Al igual que lo observado en otros bosques (González et al., 2002; Holz & Veblen, 2006; Raffaele et al., 2007), la pérdida de la cobertura del bambú *C. ramosissima* favoreció el crecimiento acelerado de la regeneración avanzada (renovales establecidos >30cm) y disminuyó las tasa de mortalidad durante los primeros años de estudio. Si bien dicho crecimiento fue positivo en los grupos ecológicos evaluados, las especies no-tolerantes a la sombra respondieron de forma más notoria a este cambio en comparación a las especies sombra-tolerantes. El favorable crecimiento de las especies arbóreas en ausencia de la cobertura de bambú podría ser consecuencia del mayor incremento de la radiación solar en el sotobosque (capítulo V), cambios en la calidad de la misma (Giordano et al., 2009) y/o a una reducción del daño físico, efecto que también fue observado en otros ecosistemas (Griscom & Asthon, 2003; Silveira, 2005; Lima, 2007).

Sin embargo, y contrario a lo esperado, en el BAs la respuesta positiva en la regeneración se observó durante un corto período de tiempo. En el segundo año de

estudio no se registraron diferencias en el crecimiento, daño y mortalidad entre sitios con bambú vivo y ausente por floración. Este resultado podría ser reflejo de la disminución en la disponibilidad de recursos (radiación) debido al crecimiento de las bambúseas (capítulo IV) y al de otras especies no arbóreas del sotobosque, como por ejemplo helechos, los cuales al igual que el bambú podrían funcionar como un “filtro ecológico” que afecte negativamente el crecimiento y germinación de los renovales arbóreos (George & Bazzaz, 1999). Incluso, un posible aumento de la herbivoría sobre los renovales en los sitios libres de bambú podría sumar otro factor negativo en el crecimiento de los renovales a largo plazo (Raffaele et al., 2007). La re-colonización de los sitios nuevamente por el bambú, parecería ser el escenario más plausible en este bosque (capítulo IV), como así también en bosques templados donde las especies del género *Chusquea* son comunes (Muñoz & González, 2009).

Algunos autores (Nakashisuka & Numata, 1982; Taylor & Qin, 1992; Taylor et al., 1995; Abe et al., 2001; Giordano et al., 2009; Marchesini et al., en prensa) sugieren que la floración y muerte del bambú permite una regeneración sincrónica de las especies del dosel y propicia su germinación. En el BAs, al igual que en otros bosques (González et al., 2002; Holz & Veblen, 2006; Raffaele et al., 2007; Nuñez & González, 2009) la floración y muerte del bambú *C. ramosissima* no indujo un pulso de nuevo establecimiento de especies arbóreas. El escaso establecimiento post-floración podría ser consecuencia no sólo de la rápida ocupación del sitio por nuevas plántulas de *C. ramosissima* y otras especies del sotobosque, sino también de la persistente broza producida por la muerte del bambú. La abundante hojarasca (broza) del bambú tiene una tasa de descomposición lenta (capítulo V) y podría constituir un sustrato poco adecuado para la germinación de plántulas por impedimento físico (Tanake, 1998) o por un posible efecto alelopático (Rios et al., 2006).

En el BAs, la regeneración arbórea luego de un evento de floración y muerte de *C. ramosissima* parecería estar influenciada no sólo por la ausencia del bambú, sino también por la combinación de otros factores como la regeneración de otras especies del sotobosque (este capítulo), la radiación solar que llega al suelo (capítulo V), la recolonización del bambú (capítulo IV) y por la dispersión y depredación de semillas de especies arbóreas (Gallardo et al., 2008). De esta manera, es poco factible que la floración de *C. ramosissima* por si sola determine la sucesión y regeneración del bosque por especies leñosas. Esto apoyaría al modelo postulado por Lusk (2001) y al presentado al inicio de esta tesis (capítulo I; Figura I.1), donde se postula que los episodios de floración y muerte del bambú podrían constituir una oportunidad para el re-establecimiento de las especies del dosel, pero solo cuando ocurren determinadas condiciones.

VI.5 Conclusiones

Para el área de estudio, la ausencia temporal de bambú por causa de su floración y muerte tuvo un profundo efecto en la dinámica del sotobosque facilitando la colonización de otras especies tales como helechos, piperáceas, gramíneas, enredaderas y herbáceas. Estos grupos de plantas aparentemente podrían estar afectando también la disponibilidad de los recursos y produciendo efectos negativos sobre la regeneración arbórea. Motivo por el cual el efecto positivo observado en la regeneración avanzada (crecimiento de los individuos establecidos previos a la floración > 30 cm) fue evidente sólo en el corto plazo y tampoco favoreció el establecimiento post-floración. Este evento de floración no fue por lo tanto un factor determinante en la regeneración arbórea del BAs durante el tiempo de estudio.

Capítulo VII Conclusiones generales

Las bambúseas son el único grupo de gramíneas arborescentes distribuidas en todo el planeta. Hoy en día, luego de un largo proceso de diversificación y adaptación presentan un gran número de especies con diversos hábitos y morfologías. Sin embargo, el hecho más sorprendente es que estas plantas representan a uno de los pocos grupos de monocotiledóneas que compiten con los árboles en ecosistemas boscosos. A diferencia del resto de las gramíneas, los bambúes parecen haber evolucionado en los bosques (Judziewicz et al., 1999) donde actualmente ocupan grandes áreas (Nelson, 1994; Judziewicz et al., 1999) e influyen fuertemente en la dinámica de los mismos (Veblen, 1982; Oliveira, 2000; Tabarelli & Mantovani, 2000; Griscom & Ashton, 2003, 2006; Wang et al., 2007; Campanello et al., 2007a).

A lo largo del continente americano existen diversas áreas ocupadas por bambúes lejos de la influencia humana (Nelson, 1994; Judziewicz et al., 1999) pero también muchas otras que se encuentran asociadas a bosques con disturbios de carácter antrópico. En particular, dos causas de origen natural que explicarían el origen de estas formaciones han sido discutidas en la literatura. Una argumenta que son los disturbios naturales a gran escala los responsables de la presencia del bambú (Stern, 1995; Kelly & Bond, 1999), mientras que la otra lo adjudica a la caída de árboles y a la capacidad del bambú para perpetuarse y suprimir la regeneración de las otras especies vegetales (Griscom & Ashton, 2003; 2006). Sin embargo, ambos fenómenos podrían estar actuando conjuntamente y a diferentes escalas. En América son cada vez más fuertes las evidencias que avalan la presencia de algunos géneros (e.g. *Guadua*) previo a la

llegada del hombre, en áreas actualmente dominadas por bambú (Judziewicz et al., 1999; Piperno, 1997; Oliver et al., 2009); pero la actividad humana aparentemente ha contribuido a su expansión (Judziewicz et al., 1999; Campanello, 2004; Oliver et al., 2009).

Los bambúes leñosos tienen un importante crecimiento vegetativo que les ayuda a colonizar grandes áreas (Nelson, 1994; Smith, 2000) y un característico comportamiento reproductivo sexual. Muchas de las especies presentan ciclos de vida largos, que culminan con un único evento de reproducción sexual masivo y sincronizado (Janzen, 1976; Gadgil & Prasad, 1984). Estos eventos de floración han sido estudiados desde diferentes perspectivas. Mientras que algunos investigadores tratan de describir los patrones de floración y explicar sus causas (Janzen, 1976; Pearson et al., 1994; Taylor & Qin, 1998; Keeley & Bond, 1999; Franklin, 2004), otros han evaluado las consecuencias de estos eventos en el ecosistema (Taylor et al., 1995; Abe et al., 2001; Gonzáles et al., 2002; Taylor et al., 2004; Martins et al., 2005; Abe et al., 2005; Holz & Veblen, 2006; Muñoz & González, 2009; Marchesini et al., en prensa). La mayoría de éstos últimos sin embargo, fueron realizados en bosques templados o en el sudeste asiático, razón por la cual la floración de bambúes neotropicales plantea todavía muchas incógnitas.

El bambú leñoso *Chusquea ramosissima* es la especie con la mayor distribución dentro del género, al extenderse por el centro-norte y este de Brasil, el noreste de Argentina, este de Paraguay y norte de Uruguay (Clark, com.pers.; Judziewicz et al., 1999). En el Bosque Atlántico semideciduo de Argentina su presencia se considera indicadora de disturbios y se ha estudiado el impacto negativo de esta especie en la regeneración de árboles y en la cicatrización de los claros (Placci & Giorgis, 1993; Campanello, 2004;

Placci & Di Bitteti, 2006; Campanello et al., 2009), incluso, se han evaluado técnicas de manejo, como la remoción manual, para controlar su expansión y favorecer la recuperación de los bosques (Burkart, 1999; Campanello, 2004). Sin embargo, y a pesar de ser *C. ramosissima* una especie con un rol fundamental en la dinámica y productividad de este ecosistema, nada se conocía sobre su biología y ecología general y los cambios que experimentaba el ecosistema cuando desaparece naturalmente como consecuencia de su floración y muerte.

Conocer las principales características de historia de vida asociadas al éxito de las especies constituye una herramienta fundamental a la hora de evaluar y/o prevenir los potenciales efectos de estas especies en el ecosistema. Más aún cuando dichas especies tienen un efecto negativo en la biodiversidad del ecosistema al invadir y monopolizar los espacios ocupados originalmente por otras especies. Algunas características de historia de vida de las plantas, como la tasa de crecimiento relativo, la capacidad de aclimatación en ambientes cambiantes (plasticidad), la alta tasa de fotosíntesis, la capacidad reproductiva (e.g., tiempo de maduración y tamaño de la camada), entre otros, son buenos predictores del éxito de las especies colonizadoras (Begon et al., 1986).

¿Cuáles son las características ecofisiológicas que le confieren éxito a *C. ramosissima*?, ¿Es *C. ramosissima* capaz de modificar sus atributos morfológicos y fisiológicos cuando las condiciones ambientales cambian?, ¿Cuál es su patrón de floración?, ¿Cada cuántos años florece?, ¿En qué medida se modifican las condiciones ambientales frente a un evento de floración de esta especie?, ¿Es la floración y muerte de *C. ramosissima* una oportunidad para la regeneración de las especies arbóreas?, en definitiva ¿Qué efectos y consecuencias trae su floración y muerte en la dinámica del bosque Atlántico?. Son

algunos de los interrogantes que se ha buscado responder a lo largo de esta tesis para poder comprender el comportamiento de *C. ramosissima* y su rol en la dinámica del ecosistema. Para ello fue necesario realizar actividades multidisciplinarias y emplear variadas metodologías que incluyeron estudios anatómicos y fisiológicos, hasta muestreos en parcelas permanentes en el campo.

Las respuestas obtenidas han contribuido al conocimiento biológico general de una de las especies más abundantes del Bosque Atlántico semideciduo. Han permitido conocer por primera vez las consecuencias de la floración de *C. ramosissima* desde una perspectiva integrada, teniendo en cuenta tanto los cambios ambientales como los cambios en la dinámica de las poblaciones vegetales del bosque. Pero por sobre todo, esta tesis constituye una herramienta importante a la hora de comprender y discutir los procesos que actúan en la dinámica de estos bosques ya que demuestra la importancia de las bambúseas y las consecuencias de sus floraciones.

Características biológicas de la especie

Debido a la particular naturaleza de los bambúes y a la infrecuente disponibilidad de flores y frutos, en la literatura general se le ha dado mucha importancia a los estudios descriptivos sobre estructuras morfológicas (i.e., rizomas, culmos, complementos de rama y hojas). Sin embargo, como ha sido demostrado en estas y otras investigaciones (Grosser & Liese 1971, 1973; Calderón & Soderstrom, 1973; Campbell & Barkworth, 1987; Ellis, 1986; Liese 1998; Liese & Grosser, 2000; Vieira et al., 2002; Rúgolo & Rodríguez, 2002; Oliveira et al., 2008) los estudios anatómicos pueden ayudar a la hora de identificar especies o interpretar hábitos y respuestas fisiológicas. En esta tesis se realizó una descripción completa de las características anatómicas de *C.*

ramosissima y se las comparó con otra especie estrechamente relacionada y presente en el área de estudio: *C. tenella* (capítulo II).

Este estudio permitió observar también que *C. ramosissima* tiene características anatómicas que complementan la fisiología de la especie y le otorgan ventajas a la hora de competir en condiciones ambientales cambiantes. Ejemplo de ello son: las hojas amfiestomáticas que se vinculan con la presencia del tejido clorofiliano en ambas caras de las hojas, las hojas delgadas, y la presencia de células translúcidas (que facilitan la penetración de la luz en el mesófilo) que componen un conjunto de atributos foliares que ayudan a maximizar las tasas fotosintéticas en un ambiente donde la radiación solar es un recurso limitante.

En el capítulo III se corroboró la hipótesis de que *C. ramosissima* tiene una gran plasticidad morfológica y fisiológica en relación a cambios en la radiación solar que recibe. Frente a una mayor radiación solar, esta especie incrementa el número de órganos involucrados en la captación de luz (área foliar total, largo de culmos), la capacidad fotosintética, y atributos fisiológicos relacionados como la conductividad hidráulica, la conductancia estomática y la tasa neta de asimilación (TNA), entre otros, lo que resulta finalmente en plantas con alta tasa de crecimiento relativo (TCR).

Las hojas de *C. ramosissima* permanecen en la planta durante todo el año, con lo cual esta especie puede asimilar carbono durante las distintas estaciones del año, incluso, durante la época de menor crecimiento para las otras especies (invierno). Durante esta época además las bajas temperaturas ocasionan que varios árboles (entre 20 a 50%) pierdan las hojas lo que a su vez incrementa la radiación solar en el sotobosque, favoreciendo así el desarrollo de *C. ramosissima*.

Algunos estudios (Lei & Koike, 1998; Motomura et al., 2008; Saha et al., 2009; Ely, 2009) muestran que a pesar de sus altas tasas de crecimiento, los bambúes presentan tasas de fotosíntesis relativamente bajas en comparación a otras especies. En este trabajo se evidenció que esos valores no son tan bajos como se consideraba al ponerlos en un contexto integrado de toda la planta. Las tasas fotosintéticas observadas en este trabajo explican el rápido crecimiento observado en esta y otras especies del género *Chusquea*. Estas tasas fotosintéticas, junto a una rápida elongación de los culmos (que le permiten alcanzar mejores condiciones de luz) y un eficiente sistema de conducción de agua (con capacidad para revertir embolismos (Saha et al., 2009)), confieren ventajas competitivas importantes a los bambúes que habitan ambientes altamente dinámicos y donde la luz es un recurso limitante. En síntesis, se puede decir que la capacidad de aclimatación a diferentes condiciones lumínicas y sus características morfológicas y anatómicas aunadas a la estrecha integración fisiológica que existiría entre los ramets de un mismo genet (Li et al., 2000; Saitoh et al., 2002) son atributos importantes que permiten explicar la capacidad para colonizar claros y áreas disturbadas de *C. ramosissima* y otros bambúes nativos.

Reproducción sexual: implicancias en el ecosistema

De todos los aspectos posibles a estudiar sobre las bambúseas, sin duda la floración es la característica que más ha llamado la atención de los investigadores. No obstante, la mayoría de esos estudios se concentran en especies con hábitos gregarios. La "floración gregaria" al igual que la "floración continua" presentan los puntos extremos de un gradiente continuo de comportamientos ecológicos y fisiológicos, y el patrón asincrónico de floración observado en *C. ramosissima* (capítulo IV) se localizaría en algún lugar intermedio de ese gradiente de patrones espacio-temporales de floración.

La floración no sólo significa la muerte del bambú es también el comienzo de una nueva generación de plántulas, que si bien presentaron una alta tasa de mortalidad durante sus primeros estadios, muchas lograron establecerse permitiendo que *C. ramosissima* re-colonice los sitios donde floreció y murió. Siendo esta re-colonización no sólo producto de las nuevas generaciones, y sino también resultado del patrón de floración, en el cual culmos vivos y muertos coexisten al mismo tiempo. La floración asincrónica conferiría, por lo tanto, una ventaja ecológica para la especie al mantener cierta cobertura de bambú en los claros y sitios disturbados en extensas áreas durante el período de floración (capítulo IV).

La floración del bambú produjo en el sotobosque un aumento en los niveles de radiación solar y cambios en el patrón diario de temperatura y de amplitud térmica diaria, pero no ocasionó cambios en la disponibilidad de agua. La hojarasca de baja calidad y lenta tasa de descomposición tampoco modificó el contenido de nutrientes del suelo como se esperaba (capítulo V). Los cambios ocasionados por la muerte de *C. ramosissima*, no obstante, estuvieron restringidos a un período de pocos años luego de la floración y muerte del bambú.

Luego de este evento de floración, las especies del sotobosque y los renovales arbóreos experimentaron algunos cambios en las dinámicas poblacionales (capítulo VI). Por ejemplo, durante los primeros años además del bambú, que como ya vimos produce prole a partir de la germinación de las semillas, otras especies del sotobosque, como helechos o piperáceas, ocuparon rápidamente el área liberada. En los renovales arbóreos establecidos (i.e., regeneración avanzada) se registró una disminución en el daño y mortalidad y un incremento en el crecimiento (diámetro y altura) debido, probablemente, al aumento de la radiación en el sotobosque (capítulo

V). Sin embargo, y contrariamente a lo esperado, no se observaron cambios en la riqueza, abundancia y establecimiento de renovales arbóreos post-floración (capítulo VI). Incluso, el efecto positivo observado en el crecimiento de los renovales establecidos, al igual que los cambios en las variables ambientales, fue evidente sólo a corto plazo (capítulo VI y V respectivamente). Esto podría ser consecuencia del crecimiento de otras especies no arbóreas del sotobosque, las cuales también podrían funcionar como un “filtro ecológico” (capítulo VI), y por la re-colonización del área por parte del bambú mismo (capítulo IV). Aunque la regeneración avanzada se favoreció durante un breve período de tiempo, la floración y muerte de *C. ramosissima* no sería un determinante por sí solo de la regeneración arbórea en el BAs. No hay de esta manera evidencias que apoyen la hipótesis original de que la floración favorecería la recuperación de la estructura y dinámica del bosque.

Luego de evaluar los resultados de éste y otros trabajos desarrollados (Abe, 2002; Muñoz & González, 2009), el escenario más plausible sugiere que las bambúseas monocárpicas vuelven a ser dominantes luego de un evento de la floración. Sin embargo, es importante destacar que las consecuencias ecológicas de estos infrecuentes eventos dependen de las características del ecosistema, la especie de bambú, el patrón de floración y la escala temporal y espacial del estudio. Por estos motivos, al extrapolar estos resultados a otros ecosistemas es necesario hacerlo de forma cautelosa y con un conocimiento previo del sistema y la biología de la especie de bambú presente.

Perspectivas futuras de investigación

No cabe duda que *C. ramosissima* tiene una gran importancia ecológica en el BAs ya que su presencia afecta la composición y regeneración de especies del dosel

(Campanello, 2004; este trabajo). El desarrollo de esta tesis resultó no sólo en nuevos conocimientos sobre esta especie sino también sobre las características del ambiente estudiado y demuestra que el BAs es un ecosistema ideal para profundizar sobre el rol y la importancia de los bambúes en la dinámica de los bosques. Cabe aclarar que todavía hoy existen especies de bambúes (tanto leñosas como herbáceas) dentro del BAs que permanecen sin ser determinadas y/o de las cuales tampoco se conocen sus características ecológicas básicas.

Al finalizar esta tesis todavía existen numerosas preguntas y potenciales líneas de investigación. Falta todavía comprender el potencial de reproducción clonal en genets adultos y el aporte del rizoma al mismo; como así también conocer la arquitectura, distribución y el tamaño final que puede alcanzar un individuo de esta especie. Tampoco se sabe de qué manera *C. ramosissima* estaría evitando o mitigando la predación en un ambiente con gran abundancia de herbívoros. Son escasos también los trabajos que vinculan la floración de *C. ramosissima* con la interacción y dinámica de poblaciones animales (ver Gallardo et al., 2008; Areta et al., 2009). Tampoco existen trabajos que evalúen la dispersión de semillas de este bambú, temática muy importante que contribuiría a explicar su colonización en áreas extensas y la amplia distribución actual de esta y otras especies de bambúes.

Muchas especies de *Chusquea* habitan zonas donde predominan las bajas temperaturas. *Chusquea ramosissima*, en cambio, domina un área de clima subtropical pero donde las temperaturas congelantes son posibles, e incluso se vio que afectan el patrón de distribución de algunas especies nativas (Gatti, 2005). Por lo tanto, evaluar la tolerancia a condiciones ambientales extremas, como las bajas temperaturas también podría ser importante a la hora de explicar el éxito de esta especie de bambú.

Dado que los eventos de floración de esta especie han sido escasamente registrados, muy poco se sabe sobre la biología de las plántulas de *C. ramosissima*. Si bien en este trabajo se evaluaron aspectos importantes sobre la dinámica y comportamiento de las nuevas poblaciones, deberían realizarse estudios a más largo plazo para ver la evolución de estas nuevas generaciones. Es posible también que muchos otros cambios provocados por la muerte de *C. ramosissima* puedan recién observarse cuando hayan transcurrido algunos años más luego de la floración.

De todas las posibles investigaciones futuras, una de las más interesantes y que involucra aspectos a nivel evolutivo consiste en explicar la ausencia (o pérdida) de un patrón de floración masivo en esta especie. Resolver esta incógnita requerirá de la re-evaluación de las múltiples hipótesis vigentes sobre causas de floraciones masivas, estudios genéticos que permitan verificar si existe hibridación de *C. ramosissima* con otras especies, ya que se ha postulado que las bambúseas pueden presentar altas tasas de hibridación (Kelchner & Clark, 1997), lo cual constituye un aporte muy importante para comprender la biología de las especies y sus ciclos de floración. El género *Chusquea* es uno de los géneros más complejos y fascinantes de la subfamilia Bambusoideae. La rápida diversificación experimentada por los ancestros de este grupo resultó en una gran diversidad de especies adaptadas a innumerables ambientes, desde cálidas y húmedas selvas a nivel del mar hasta los fríos y soleados páramos andinos. Futuros estudios que colaboren en determinar las características de historia de vida comunes entre las especies del género ayudará a explicar su éxito regional y a comprender mejor la filogenia del mismo.

ANEXOS

Anexo 2.1. Resumen de las características anatómicas mas relevantes observadas en *Chusquea ramosissima* y *Chusquea tenella*.

	<i>C. ramosissima</i>	<i>C. tenella</i>
Hoja		
Forma	linear, ondulada	linear, ondulada
Bordes	redondeados	redondeados y aciculares
Cél. epidérmicas	CE, CB, ST, MIP, CS	CE, CB, ST, MIP, CS, Esp, Pap
Cél. silíceas	verticales y horizontales	verticales y horizontales
Estomas	amfiestomáticos	amfiestomáticos
Cél. buliformes	infladas, grupos de 3-4 en forma de abanico	traslúcidas, desarrolladas, forman grupos de 3 células
Cél. armadas	2 filas en lado adaxial, 1 en abaxial	2 filas en lado adaxial, 1 en abaxial
Cél. fusoides	traslúcidas, largas y delgadas	traslúcidas, aciculares y delgadas
Haces vasculares	1º, 2º y 3º orden	1º y 2º orden
Quilla	2 HV de 1º orden	2 HV de 1º orden
Vainas de HV	2 extensiones biseriadas	extensiones hacia la zona adaxial
Disposición	5 a 7	5 a 9
Localización	abaxial	abaxial
Espacio intervenal	+ de 5 células	+ de 5 células

Continuación Anexo 2.1

	Forma	involuta, leves ondulaciones	involuta
	Cél. epidérmicas	CE,CS, Mip, Map Esp.	CE,CS, Mip, Map, Esp, Pap.
	Mesófilo	homogéneo	homogéneo
Vaina de la hoja	Parénquima	isodiamétrico, sin espacio intercelular	isodiamétrico, sin espacio intercelular
	Fibras de los HV	discontinúo, subepidérmico en cara abaxial	continúo en cara abaxial; discontinuo en cara adaxial
	HV	1° y 2° orden	1° y 2° orden
	Vaina de los HV	2 vainas completas	2 vainas incompletas
	Forma	cilíndrico, macizo	cilíndrico, y semi-macizo
	Cutícula	gruesa	gruesa
	Cél. epidérmicas	lignificada, Esp, Map, Mip CE, CS, ST.	lignificada, Esp, Map, Mip CE, CS
Culmo	Córtex	exodermis y 3-4 filas de células parenquimáticas sin fibras	exodermis y 1 fila de células parenquimáticas con fibras
	Vaina amielífera	ausente	presente
	Periciclo	no	8 filas de células y pequeños grupos de fibras

Continuación Anexo 2.1

	Región de transición	HV de 1° orden de tipo IV	HV de 1° orden de tipo IV
	Región central	HV de 1° orden de tipo IV	hueca. HV con fibras
Raíz	Cél. epidérmicas	CE, pelos radicales largos	CE, pelos radicales largos
	Córtex externo	exodermis 1 fila células cuadradas y 3 de células parenquimáticas	exodermis 1 fila células cuadradas y 3 de células parenquimáticas
	Córtex interno	17 filas de células parenquimáticas, la última sin espacios intercelulares	11 filas de células parenquimáticas, la última sin espacios intercelulares. cavidades aeríferas
	Endodermis	paredes internas engrosadas en forma de U	paredes internas engrosadas en forma de U
	Periciclo	+ de 5 filas de células	3-5 filas de células
	Arcos metaxilema	+ de 20 vasos en 2 arcos	+ de 15 vasos en 1 arco
	Médula	Homogéneo y poco espacio intercelular	Homogéneo y poco espacio intercelular

CE: célula epidérmica, CB: célula buliforme, CS: célula silicea, CA: célula armada, CF: célula fusolde, Mip: micro-pelo, Map: macro-pelo, Esp: espina, Pap: papila, ST: estoma, HV: haces vasculares.

Anexo 3.1 Valores promedios de las variables ambientales medidas en parcelas con baja disponibilidad de luz (sotobosque) y con alta disponibilidad (claros) en el área de la Reserva del Parque Nacional Iguazú (Villagra, datos no publicados).

Variable	Sotobosque	Claro
% Radiación solar	10±1	31±2
Temperatura del aire máxima diaria (°C)	28,6±0,3	30,8±0,5
Temperatura del aire mínima diaria(°C)	20,9±0,3	20,7±0,3
N-NO ₃ en suelo (ppm)	6,1±1,7	6,4±2,2
P en suelo (ppm)	3,8±0,4	3,0±0,3

Anexo 4.1. Registros de eventos de floración de *Chusquea ramosissima* obtenidos de material de herbario, literatura, entrevistas e información personal (OP). Las iniciales indican el estado reproductivo sexual del espécimen de herbario: F, florecido; S, con semilla; Pl, plántula. La última fila indica la procedencia del material de herbario: CIES, Centro de Investigaciones Subtropicales; D, Darwinion; LP, La Plata; L, Instituto M. Lillo; IB, Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE); NYBG, New York Botanical Garden; TRP, Topicos web display.

APSA: Alto Paraná S.A.; PNI: Parque Nacional Iguazú; RBY: Reserva de Biosfera Yabotí.

Localidad	Fecha	Estado	Fuentes
Río Grande do Sul, Brasil.	1893	F	Dutra
Puerto Esperanza, Misiones, Argentina.	1907	F	LP
Río Grande do Sul, Brasil.	1916	F/S	Dutra
Río Grande do Sul, S.L, Brasil.	1916	F	D
Alto Paraná Paraguayenses.	1937	F	D
Leandro N. Alem, Misiones, Argentina.	1940	F	LP
Puerto Iguazú, Misiones, Argentina	1944	F	L
Puerto Rico, Misiones, Argentina.	1945	F	L
Candelaria, Misiones, Argentina	1945	F	L
Cataratas del Iguazú, Misiones, Argentina.	1945	F	L
Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.	1945	F	L
San Ignacio, Misiones, Argentina.	1945	F	L
Puerto Rico, Misiones, Argentina.	1945	F/S	D
Puerto Santo Pipo, Misiones, Argentina.	1946	F	L
Mártires, Misiones, Argentina.	1947	F	L
Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.	1947	F	L
La Plantadora, Misiones, Argentina.	1947	F	L
Balsa Naucanguazú, Misiones, Argentina.	1948	F	L
Río Grande do Sul, Prope Caí, Brasil	1949	F	D
Río Grande do Sul, Brasil.	1964	Pl	D
Terra Boa, Brasil.	1969	F	NYBG
San Antonio, Misiones, Argentina.	1969	F	IB
PNI, Misiones, Argentina.	1972	F	IB
Itaipú Brasil.	1980	F	TRP
Ea. Santa Rita, Corrientes, Argentina.	1987	F	IB

San Antonio, Misiones, Argentina.	1969	F	IB
PNI, Misiones, Argentina.	1972	F	IB
Itaipú Brasil.	1980	F	TRP
Ea. Santa Rita, Corrientes, Argentina.	1987	F	IB
Paraná, Brasil.	1994	F	NYBG
PNI, Misiones, Argentina.	1995	F	IB
PNI, Misiones, Argentina.	1996	F/S	CIES
Bahía Vitória da Conquista, Brasil.	1996	F	NYBG
PNI, Misiones, Argentina.	1997	F	D
San Pedro, Misiones, Argentina.	2001	F	IB
Guaraní, Misiones, Argentina.	2001	F	IB
PNI, Misiones, Argentina.	2002 -2009	F/S/ PI	PO
La Elina, APSA, Misiones, Argentina.	2001-2005	F/S/ PI	PO
Perobal I, San Jorge, APSA, Misiones, Argentina.	2004-2009	F/S/ PI	PO
Pozo Azul, Misiones, Argentina.	2005	S/ PI	PO
Esmeralda RBY, Misiones, Argentina.	2005	F/S	PO
Campo Los Palmitos, APSA, Misiones, Argentina.	2008	PI	PO

APSA: Alto Paraná S.A.; PNI: Parque Nacional Iguazú; RBY: Reserva de Biosfera Yabotí.

Anexo 5.1. Calidad de la broza vegetal de *Chusquea ramosissima* y *Sorocea bompanii*. Composición química (% peso seco). MO: materia orgánica. C: carbono.

Tipo de hojarasca	Humedad	MO	C	Azúcar	Hemicelulosa	Lignina
Hojas bambú	9,91	64,1	32	14,9	53,4	14,98
Hojas <i>Sorocea sp</i>	9,10	75,9	37,9	13,1	58,0	13,07
Ramas de Bambú	9,78	81,8	40,9	46,4	32,4	18,3
Culmos de bambú	11,2	94,3	47,2	32,1	54,1	13,6

Anexos fotográficos



Foto 3.1. a) Plantas de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella* en vivero. b) Planta marcada e identificada con rótulo metálico y estaca en campo. c y d) *C. ramosissima*. e y f) *C. tenella*.

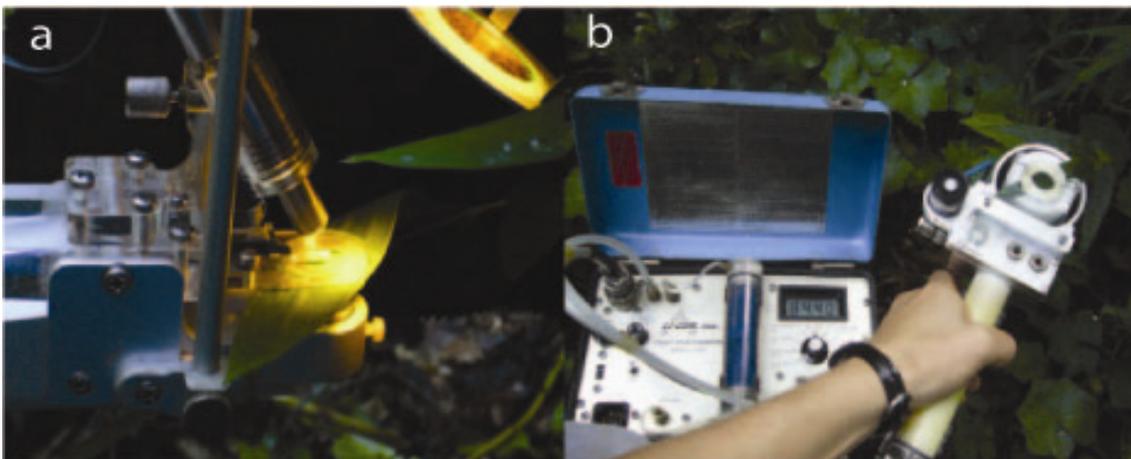


Foto 3.2. a) Mediciones de la tasa de transporte de electrones mediante la utilización de un equipo de cinética de fluorescencia modulada, MiniPam (Walz, Effeltrich, Germany) y b) mediciones de conductancia estomática mediante el uso de un porómetro de estado estacionario portátil (LiCorLI-1600, Lincoln NE, USA) en plantas de *Chusquea ramosissima* y *C. tenella*.



Foto 4.1. a y b) Rama fértil con numerosas con flores (inflorescencias) de *Chusquea ramosissima* (foto 4.1a P. Campanello), c) espiga de semillas, d) ramas fértiles con numerosas espigas, e) espigas en escala, f) semillas y escala de fondo.



Foto 4.2. Plántulas de *C. ramosissima* pertenecientes a distintas cohortes (la flecha indican los señaldores de diferente color que determinan la edad de la cohorte).



Foto 4.3. a) Plántula de *Chusquea ramosissima* desenterrada a las pocas semanas de emergencia. b, c y d) Distintos tamaños de las plántulas de *C. ramosissima* germinadas durante el evento de floración ocurrido en el PNI. e, f) Desarrollo radicular de las plántulas de *C. ramosissima* de 12 meses de edad.



Foto 5.1. a) Perfil del un suelo típico en el área de estudio. b) Calicata realizada en las parcelas de trabajo y detalle de los distintos horizontes (Hz) del suelo; flecha rosa indica el Hz A, flecha naranja el Hz B₁ y flecha fucsia el Hz B₂



Foto 6.1. a) Fisonomía de una parcela control típica con abundancia de bambú. b) parcela florecida, se observa a *C. ramosissima* en plena floración c) parcela florecida donde tiempo después se observa el reemplazo del bambú por otras especies del sotobosque.

Bibliografía

- Abe M, J Izaki, H Miguchi, T Masaki, A Makita y T Nakashizuka. 2002. The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 565-574.
- Abe M, H Miguchi, A Honda, A Makita y T Nakashizuka. 2005. Short-term changes affecting regeneration of *Fagus crenata* after the simultaneous death of *Sasa kurilensis*. *Journal of Vegetation Science* 16: 49-56.
- Abe M, H Miguchi y T Nakashizuka. 2001. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gaps, and predatory rodents on the beech regeneration. *Oecologia* 127:281-286.
- Ackerly D D. 1996. Canopy structure and dynamics: Integrating of growth process in tropical pioneering trees. Pp 619-658 en *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (S Mulkey *et al.* eds.). Chapman y Hall. USA.
- Ackerly D D y P B Reich. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrast. *American Journal of Botany* 86, 1272-1281.
- Agata W, S Hakoshama, y Y Kawamitsu. 1985. Influence of light intensity, temperature, and humidity on photosynthesis and transpiration of *Sasa niponica* & *Arundinaria pygmea*. *Botany Magazine Tokio* 98:125-135.
- Anderson J M y M J Swift. 1983. Decomposition in tropical forests. Pp. 287–309 en: *Tropical Rain Forest Ecology and Management* (S L Sutton *et al.* eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Areta J I, A Bodratti y K. Cockle. 2009. Specialization on *Guadua* Bamboo Seeds by Three Bird Species in the Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica* 41: 66-73
- Asquith N M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. Pp 377-406 en *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (M. R. Guariguata y G. H. Katan eds.) Ediciones Lur, Cartago, Costa Rica.
- Atkin O K, B Botman y H Lambers. 1996. The causes of inherently slow growth in alpine plants: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa* species. *Functional Ecology* 10: 698-707.
- Austin A T y P Vitousek. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawaii. *Journal of Ecology* 88: 129-138.
- Barth C, G H Krause y K Winter. 2001. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. *Plant, Cell and Environment* 24: 163-176.
- Begon M, C R Townsen y J L Harper. 1986. *Ecology from individuals to ecosystem*. Blackwell Publishing Ltd. USA.

- Bellairs S M, C D Franklin y N Hogarth. 2008. A tropical, gregariously semelparous bamboo shows no seed dormancy. *Biotropica* 40: 28-31.
- Bhon H L. 1993. *Química del Suelo*. Ed. Limusa, S.A. Grupo Noriega Editores. México.
- Binkley D, Y Son y D W Valentine. 2000. Do forest receive occult input of nitrogen? *Ecosystem* 3:321-331.
- Binkley D y P Vitousek. 1989. Soil nutrient availability. 75-86Pp en *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation* (R W Pearcy et al. eds.) Chapman & Hall. Londres, UK.
- Bodratti A y K Cockle. 2006. Habitat, distribution and conservation of Atlantic forest birds in Argentina: Notes on nine rare or threatened species. *Ornitología Neotropical* 17: 243-258
- Brandis D. 1907. Remarks on the structure of bamboo leaves. *Linnaen Society London Series* 2(7): 69-92.
- Bystriakova, N., Kapos, V. & Lysenko, I. 2004. Bamboo Biodiversity. UNEP-WCMC/INBAR. URL: http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP_WCMC_bio_series/19.htm
- Brodribb T J y T S Feild. 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforest. *Plant, Cell and Environment* 23: 1381-1388.
- Brodribb T J, N M Holbrook y M V Gutierrez. 2002. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell and Environment* 25: 1435-1444.
- Brouat C y D McKey. 2001. Leaf-stem allometry, hollow stems, and the evolution of caulinary domatia in myrmecophytes. *New Phytologist* 151: 391-406.
- Bucci S J, G Goldstein, F C Meinzer, A C Franco, P Campanello y F G Scholz. 2005. Mechanism contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19: 296-304.
- Bulfe N M L. 2008. Dinamica de clareiras originadas de exploração seletiva de una floresta estacional semidecidual na Provincia de Misiones, Nordeste da Argentina. MSc. diss Universidade Federal do Paraná, Brasil.
- Bulfe N M L, L E Rivero, B I Eibl, P M Mac Donagh y T Takeshi. 2003. Efectos del arrastre de madera en cosecha selectiva sobre la regeneración natural de un bosque neotropical en Misiones, Argentina. X Jornadas Técnicas. Facultad de Ciencias Forestales, Eldorado, Misiones, Argentina.
- Burkart R. 1999. Conservación de la biodiversidad en bosques naturales productivos del subtrópico argentino Pp 131-173 en *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica*. Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (eds.), Eudeba, Centro de Estudios Avanzados, Universidad de Buenos Aires,
- Cabrera A L y A Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC. USA.

- Caccia F D y C L Ballaré. 1998. Effects of tree cover, understory vegetation and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal Forest Research* 28:683-692.
- Calderón C E y T R Soderstrom. 1973. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily Bambusoideae based on the genus *Maclurolyra*. *Smithsonian Contribution to Botany* N° 11. Smithsonian Institution Press, USA.
- Calderón C E y T R Soderstrom. 1980. The genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American continent: keys and comments. *Smithsonian contributions to Botany*, N° 44. Smithsonian Institution press, USA.
- Campanello P. 2004. Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la Selva Misionera: efectos de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema producidos por la invasión de lianas y bambúseas. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Campanello P I, M G Gatti, A Ares, L Montti y G Goldstein. 2007a. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 252:108-117.
- Campanello P I, J F Garibaldi, M G Gatti y G Goldstein. 2007b. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250-259.
- Campanello P I; L Montti, G Goldstein y P Mac Donagh. 2009. Reduced impact logging and post-harvesting forest management in the Atlantic Forest: Alternative approaches to enhance canopy tree growth and regeneration and to reduce the impact of invasive species. Pp 39-59 en *Forest Management*.(S P Grossberg ed.) Nova Science
- Campbell J J N. 1985. Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. *Bamboo, Science & Culture* 6:1-4.
- Campos A C y Labouriau L G. 1969. Corpos silicosos de gramíneas dos cerrados II. *Pesquisas Agropecuarias Brasileiras* 4: 143-151.
- Carpinetti B. 2010. El Parque Nacional Iguazú: Desafíos y oportunidades para la conservación de la selva paranaense de Argentina. Pp 11-20 en *Parque Nacional Iguazú, Conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina* (B Carpinetti et al. eds) Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.
- Chapin F S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review in Ecology and Systematic* 11: 223–260.
- Chazdon R L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. Pp 1-63 en *Advances in Ecological Research* (A Macfadyen *et al.* eds.). Academic Press, London, UK.
- Chazdon R L y N Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.

- Chazdon R L, R W Pearcy, D W Lee y N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses to contrasting light environments. Pp 5-55 en *Tropical Plant Ecophysiology* (S Mulkey *et al.* eds.) Chapman & Hall, USA.
- Christanty L, D Mailly y J P Kimmins. 1997. Without bamboo, the land dies: A conceptual model of the biogeochemical rol of bamboo in an Indonesian agroforestry system *Forest Ecology and Management* 91: 83-91.
- Clark D A, Clark D B, R Sandoval y M V Castro. 1995. Edaphic and human effects on landscape scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Clark D B, D A Clark, P M Rich, S Weiss y S F Oberbauer. 1995. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Clark L G. 1997. Diversity, biogeography and evolution of Chusquea. Pp 33-44 en *The bamboos* (G P Chapman ed.) Academic Press, London, UK.
- Clark L y X Londoño. 1991. New species and new sections of *Rhipidocladum* (Poacea: Bambusoideae). *American Journal of Botany* 78(9):1260-1279.
- Cochard H, F W Ewers y M T Tyree. 1994. Water relations of a tropical vine like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolisms. *Journal of Experimental Botany* 45: 1085-1089.
- Cordell S, G Goldstein, F C Meinzer y P Vitousek. 2001. Regulation of leaf life-span and nutrient use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence in Hawaii. *Oecologia* 127: 198-206.
- Cuevas E y E Medina. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems II. Fe root growth, nutrient availability, and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76:222-235.
- Deka H K y R R Mishra. 1982. Decomposition of bamboo (*Dendrocalamus hamiltonii* Nees.) leaf litter in relation to age of jhum fallows in Northeast India. *Plant and Soil* 68: 151-159.
- Deka R N, M Wairiu, P W Mtakwa, C E Mullins, E M Veenendaal y J Towned. 1995. Use and accuracy of the filter paper technique for measurement of soil matrix potential. *European Journal of Soil Sciences* 46: 233-238.
- De Angelo C. 2009. El paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- De López L, G A Píccolo, R A Rosell y O S Heredia. 1996. Sustentabilidad del fósforo en un suelo rojo laterítico. Informe Técnico No. 65. INTA. Cerro Azul, Misiones, Argentina.
- Denslow, J S. 1987. Tropical treefall gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 431-451.
- Denslow J S y G S Hartshorn. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. Pp 120-127 en *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L A McDade ed.). University of Chicago Press, Chicago.

- Devoto F y M Rothkugel. 1936. Informe sobre los bosques del Parque Nacional Iguazú. Ext. Boletín del Ministerio de. Agricultura de la Nación 37(1-4): 1-99.
- Ding Y L y Y Zhao. 1994. Studies on the comparative anatomy of bamboo leaves and its significance for bamboo systematic taxonomy. Journal of Nanjing Forestry University 18(3): 1-6.
- Donoso C, M Hernandez y C Navarro. 1993. Valores de producción de semilla y hojarasca de diferentes especies del tipo forestal siempreverde de la costa de Valdivia obtenidos durante un período de 10 años. Bosque 14: 65-84.
- Duchafour P. 1984. Manual de Edafología. Masson S.A. Barcelona.
- Durand L Z y G Goldstein. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. Oecologia 126: 345-354.
- Dutra J. 1938. Bambúseas de Rio Grande do Sud. Revista Sudamericana de Botanica 5: 145-52.
- Ek R C. 1997. Botanical diversity in the tropical rain forest of Guyana. PhD Thesis Utrecht University, Holanda.
- Ellis R. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae I: the leaf blade as viewed in transversal section. Bothalia, 12(1): 65-109.
- Ellis R. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae II: the epidermis as seen in surface view. Bothalia, 12 (4):641-617.
- Ellis R. 1987. A Review of comparative leaf blade anatomy in the systematic of the Poaceae: the past twenty-five years. Pp 3-10 en Grass Systematic and Evolution (T R Soderstrom *et al.* eds.). Smithsonian Institution Press. Washington D.C. USA.
- Ely F. 2009. Respuesta ecofisiológica y diversidad genética en Chusquea (Bambusoideae, Poaceae) de la Cordillera de Mérida. Tesis Doctoral. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Embaye K, W Weih, S Ledin y L Christersson. 2005. Biomass and nutrient distribution in highlands bamboo forest in southwest Ethiopia: implications for management. Forest Ecology and Management 204: 159-169.
- Eno C F. 1960. Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. Soil Soil Science Society of America. 24:277-279.
- Fernández R; A Lupi; N Pahr y J Elizaul. 1998. Silvicultura sostenible. Efectos de técnicas de establecimiento post-tala rasa sobre el crecimiento inicial del *Eucalyptus grandis* hill. ex maiden en el noreste argentino. Primer Congreso Latinoamericano IUFRO. Actas en disco compacto. Valdivia. Chile.
- Fetcher N; S F Oberbauer y R L Chazdon. 1994. Physiological ecology of plants at La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest (L McDade *et al.* eds.). University of Chicago Press, Chicago, USA.

- Franco A C y U Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356-365.
- Franklin D C. 2004. Synchrony and asynchrony: Observations and hypotheses for the flowering wave in a long-lived semelparous bamboo. *Journal of Biogeography* 31: 773–786.
- Gadgil M y S N Prasad. 1984. Ecological determinants of life history evolution of two Indian bamboo species. *Biotropica* 16: 161-172.
- Gagnon P R y W J Platt. 2008. Multiple disturbances accelerate clonal growth in a potential monodominant bamboo. *Ecology* 89: 612-618
- Gagnon P R, W J Platt y E B Moser. 2007. Response of a native bamboo (*Arundinaria gigantea* Walt.) Muhl. in a wind-disturbed forest. *Forest Ecology and Management* 241: 288-294.
- Galindo-Leal C y I Gusmao Camara. 2003. The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Island Press, Washington, United States.
- Gallardo M H, C L Mercado. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreaks in southern Chile. *Mastozoología Neotropical* 6(2):103-111.
- Gallardo A, L Montti, y S Bravo. 2008. Efecto de la floración del tacuarembó (*Chusquea ramosissima*) sobre la dispersión y predación de semillas de palmito (*Euterpe edulis*) en el Bosque Misionero. *Ecología Austral* 18: 347-356.
- Gatti M G. 2005. Ecofisiología de una palmera arbórea (*Euterpe edulis*) del Bosque Atlántico: crecimiento, fotosíntesis, arquitectura hidráulica y resistencia a las bajas temperaturas. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Gatti M G, P I Campanello, L Montt y G Goldstein. 2008. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Northeast Argentina. *Forest Ecology and Management*. 256: 633-640.
- George L O y F A Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-845.
- Gielis P, P Goetghebeur, P Debergh. 1999. Physiological Aspects and Experimental Reversion of Flowering in *Fargesia murielae* (Poaceae, Bambusoideae). *Systematics and Geography of Plants* 68: 147-158.
- Giordano C V; R A Sanchez y A T Austin. 2009. Gregarious bamboo flowering opens a window of opportunity for regeneration in a temperate forest of Patagonia. *New Phytologist* 181: 880–889.
- Givnish T J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- Givnish T J. 2002. On the adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703-743.

- Goldstein G, F C Meinzer y J L Andrade. 2002. El flujo de agua en los árboles del dosel: mecanismos y patrones. Pp. 251-270 en *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (M R Guariguata y G H Katan eds.). Ediciones Lur, Cartago, Costa Rica.
- González M E y C Donoso. 1999. Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poacea: Bambusoideae) posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 169-180.
- González M E, T T Veblen, C Donoso y L Valeria. 2002. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus* dominated forest after bamboo diedback in South-Central Chile. *Plant Ecology* 161: 59-73.
- Gratani L; M F Crescente, L Varone, G Fabrin y E Digiulio. 2008. Growth pattern and photosynthetic activity of different bamboo species growing in the Botanical Garden of Rome. *Flora* 203: 77-84.
- Gratzer G, P B Rai y G Glatzel. 1999. The influence of the bamboo *Yushania microphylla* on regeneration of *Abies densa* in central Bhutan. *Canadian Journal of Forest Research* 29(10): 1518-1527.
- Griscom B W y P M S Ashton. 2003. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management* 175:445-454.
- Griscom B W y P M S Ashton. 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 22, 587-597.
- Grosser D y W Liese. 1971. On the anatomy of Asian bamboo with especial reference to their vascular bundles. *Wood Science and Technology*. 5: 290-312.
- Grosser D y W Liese. 1973. Present status and problems of bamboo classification. *Journal of Arnold Arboret*. 54: 293-308.
- Guariguata M R y R Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. Pp. 591-623 en *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (M R Guariguata y G H Katan eds.). Ediciones Lur, Cartago, Costa Rica.
- Guilherme F A G; A T Oliveira-Filho, V Appolinário y E Bearzoti. 2004. Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of tropical semideciduous forest in South-Eastern Brazil. *Plant Ecology* 174: 19-36.
- Harmon M, K J Nadelhoffer y J M Blair. 1999. Chapter 11 en *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research*. (G Philip Robertson *et al.* eds.). Oxford University Press. Oxford, UK.
- Hart S C, J M Stark, E A Davidson y M K Firestone. 1994. Nitrogen Mineralization, Immobilization and Nitrification. Microbiological and Biochemical Properties. Pp 985-1018 en *Methods of Soil Analysis*. Soil Science Society of America. Madison, USA.
- Herrera C M, P Jordano, J Guitian y A Traveset. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.

- Holz A y T T Veblen. 2006. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine Nothofagus forest in the southern Andes. *Journal of Vegetation Science* 17: 19-28.
- Holz S C y G Placci. 2003. Las raíces socioeconómicas de la pérdida de biodiversidad. Pp 207-226 en *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook* (C Galindo-Leal y I Gusmao Camara eds.). Island Press, Washington, USA.
- Holz S. 2007. Patrones de cambio durante la recuperación de la vegetación en campos agropecuarios abandonados del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Hopkins W G. 1995. *Introduction to plant physiology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Hori Y, S Kawarasaki y T Kobayashi. 1998. Plasticity of C/F ratio of aerial parts and its ecological significance of a bamboo grass, *Pleiblastus chino*. *Journal of the Japanese Forestry Society* 80: 165-169.
- Horn S P y L G Clark. 1992. Pollen viability in *Chusquea subtessellata* (Poaceae: Bambusoideae). *Biotropica* 24: 577-579.
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29(1):151-154
- Instituto de Botánica Darwinion. Catálogo de plantas vasculares de la república Argentina II. <http://www2.darwin.edu.ar/Publicaciones/CatalogoVascII/CatalogoVascII.asp>.
- Iriondo M y D Kröhling. 1997. The tropical loess. Pp. 61-77 en: *Proceedings of the 30th International Geological Congress*, vol. 21. International Union of Geological Sciences, Beijing, China.
- Iriondo M y D Kröhling. 2004. The parent material as the dominant factor in Holocene pedogenesis in the Uruguay River basin. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 21(1): 175-184.
- Isagi Y, K Shimada, H Kushima, N Tanaka, A Nagao, T Ishikawa, H Onodera y S Watanabe. 2004. Clonal structure and flowering traits of a bamboo (*Phyllostachys pubescens* (Mazel) Ohwi) stand grown from a simultaneous flowering as revealed by AFLP analysis. *Molecular Ecology* 13: 2017-2021.
- Ishii H T, T Kobayashi, S Uemura, K Takahashi, Y T Hanba, A Sumida y T Hara. 2008. Removal of understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) induces changes in water-relations characteristics of overstory *Betula ermanii* trees. *Journal of Forest Research* 13: 101-109.
- Janzen D H. 1976. Why bamboo wait so long to flower? *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-91.
- Jensen W A. 1962. *Botanical Histochemistry: Principles and Practice*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.USA.
- Johansen D A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw Hill Book Company Inc, New York. USA.

- Judziewicz E J, L G Clark, X Londoño y M J Stern. 1999. American Bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington. USA.
- Keeley J E y W J Bond. 1999. Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis. *American Naturalist* 154: 383–391.
- Kelchner S A y L G Clark. 1997. Molecular Evolution and Phylogenetic Utility of the Chloroplast rpl16 Intron in *Chusquea* and the Bambusoideae (Poaceae). *Molecular Phylogenteics and Evolution*. 8(3): 385–397.
- Keller H A. 2001. Etnobotánica de los guaraníes que habitan la selva misionera. Disponible en <http://www.unne.edu.ar/Web/cyt/cyt/2001/6-Biologicas/B-008.pdf>.
- Keller H A. 2003. Mythical origin of *Chusquea ramosissima* (Poaceae), the ancient knife of the Guaranis. *Economic Botany* 57(4):461-471.
- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9:465–470.
- Kelly D, D E Hart y R B Allen. 2001. Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology*: 82: 117-126.
- Kikuzawa K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf life-span of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138:1250–1263.
- Kikuzawa K. 1995. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73:158–163.
- Killingbeck K T. 1996. Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77: 1716-1727.
- King D A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*. 81: 948–957.
- Kitzberger T, E J Chaneton y F Caccia. 2007. Indirect effects of prey swamping: differential seed predation during a bamboo masting event. *Ecology* 88: 2541–2554.
- Kobayashi T; H Muraoka y K Shimano. 2000. Photosynthesis and Biomass Allocation of Beech (*Fagus crenata*) and Dwarf-bamboo (*Sasa kurilensis*) in Response to Contrasting Light Regimes in a Japan Sea-type Beech Forest. *Journal of Forest Research*. 5:103-107.
- Koenig W D y M V Ashley. 2003. Is pollen limited? The answer is blowin' in the wind. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 157–159.
- Kolar C S y Lodge D M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199–204.
- Koyama N y Y Ogawa. 1993. Growth characteristics of Nezasa dwarf-bamboo (*Pleiolblastus variegatus* Makino). 1. Photosynthesis and utilization of stored nitrogen. *Grassland Science* 39: 28-35.
- Krater A W. 1997. Bamboo specialization by amazonian birds. *Biotropica* 29: 100-110.
- Kumar R, M Pal y U V S Teotia. 2002. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence in four species of bamboo. *Journal of Bamboo and Rattan* 1(4): 341-349.

- Lei T y T Koike. 1998. Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in northern Japan. *International Journal of Plant Science* 159: 812-820.
- Li R, M J A Werger, H de Kroon, H J During y Z C Zhong. 2000. Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens*. *Plant Biology* 2: 437-446.
- Lichte M y H Behling. 1999. Dry and cold climatic conditions in the formation of the present landscape in Southeastern Brazil. An interdisciplinary approach to a controversially discussed topic. *Zeitschrift fur Geomorphologie* 43 (3): 341-358.
- Liese W. 1980. Anatomy of Bamboo. Pp 165-172 en *Bamboo Research in Asia and its Products*. (Glessard y A Chovirard eds.). Proceedings of a workshop held Singapore.
- Liese W. 1998. The anatomy of bamboo culms. INBAR Technical Report No. 18. International Network for Bamboo and Rattan, Beijing. China.
- Liese W y D Grosser. 2000. An expanded typology for the vascular bundles of bamboo culms. Pp 121-134 en *Proceedings of the Bamboo International Symposium*, Thailand.
- Ligier H D, H R Matteio H L Polo y J R Rosso. 1990. Provincia de Misiones. Pp 111-154 en: *Atlas de suelos de la República Argentina*, Tomo II. Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, INTA, Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Buenos Aires, Argentina.
- Ligier H D. 1999. Caracterización geomorfológica y edáfica de la provincia de Misiones. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Lima LIMA, RAF., 2007. Regime de distúrbio e dinâmica da regeneração natural na Floresta Pluvial Atlântica Submontana. Piracicaba: ESALQ-USP. 233p. Dissertação de Mestrado
- Lodge D J, W H McDowell y C P McSwiney. 1994. The importance of nutrient pluses in tropical forest. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 384-387.
- Londoño X y P M Peterson. 1992 *Guadua chacoensis* (Poaceae: Bambuseae), its taxonomic identity, morphology and affinities. *Novon* 2: 41-47.
- Londoño, X, G Camayo, N Riaño y Y Lopez. 2003. Caracterización anatómica del culmo de *Guadua angustifolia* Kunth (Poaceae: Bambusoideae). *Bamboo, Science and Culture: The Journal of the American Bamboo Society* 16(1): 18-31.
- Lusk C K. 2001. When is a gap not a gap? Light levels and leaf area index in bamboo-filled gaps in a Chilean rain forest. *Gayana Botánica* 58: 25-30.
- Makino T y K Shibata. 1991. On *Sasa* a new genus of Bambusaceae and its affinities. *Botanical Magazine Tokio* 15: 18-31.
- Makita A. 1998. The significance of the mode of clonal growth in the life history of bamboo. *Plant Species Biology* 13: 85-92.
- Makita A. 1992. Survivorship of monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research* 7: 245-254.

- Makita A, H Makita y A Nishiwaki. 1995. Mass flowering of *Sasa kurilensis* to the south of Lake Towada, northern Japan, in 1995. *Bamboo J* 13: 34-41.
- Maguire D A y T Forman. 1983. Herb covers effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology* 64: 1367-1380.
- Mann H B y D R Whitney. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematic and Statistic* 18: 50-60.
- Marchesini V. 2006. Consecuencias ecológicas de la floración masiva del bambú *Chusquea Culeou* (Poaceae: Bambusoideae) en un bosque templado del sur argentino. MSc. Tesis. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires.
- Marchesini V A, O E Sala y A T Austin. En prensa. Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*.
- Marks P L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystem. *Ecological Monograph* 44:73-88.
- Marod D, U Kutintara, H Tanaka y T Nakashizuka. 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology* 161:41-57.
- Martins S V, Jr R Colletti, R Ribeiro Rodrigues y S Gandolfi. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 172: 121-131.
- Mc Naughton S J y J L Tarvants. 1983. Grass leaf solidification: natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 80: 790-791.
- Metcalfe C R. 1960. *Anatomy of Monocotyledons 1. Gramíneas*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Montagnini F, B Eibl, L Szczipanski y R Rios. 1998. Tree Regeneration and species diversity following conventional and uniform spacing methods of selective cutting in a subtropical humid forest reserve. *Biotropica* 30: 349-361.
- Montti L; M Fernandez Honaine, M L Osterrieth y D Graciano Ribeiro. 2009. Phytolith analysis of *Chusquea ramosissima* Lindm. (Poaceae: Bambusoideae) and associated soils. *Quaternary International* 193: 80-89.
- Montti L, P I Campanello, M G Gatti, M Villagra y G Goldstein. 2010. Los bambúes: ecología y rol en la dinámica y funcionamiento del bosque. Pp 181-196 en *Parque Nacional Iguazú, Conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina* (B Carpinetti *et al.* eds.). Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.
- Morras H, L Moretti, G Piccolo y W Zech. En prensa. Genesis of subtropical soils with stony horizons in NE Argentina: Autochthony and polygenesis. *Quaternary international*.
- Mostacedo, B y T Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Proyecto BOLFOP. Santa Cruz, Bolivia.

- Motomura H, K Hikosaka y M Suzuki. 2008. Relationships Between Photosynthetic Activity and Silica Accumulation with Ages of Leaf in *Sasa veitchii* (Poaceae, Bambusoideae). *Annals of Botany* 101: 463-468.
- Myers N; R A Mittermeier, C G Mittermeier; G A B da Fonseca y J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Muñoz A A y M E González. 2009. Patrones de regeneración arbórea en claros a una década de la floración y muerte masiva de *Chusquea quila* (Poaceae) en un remanente de bosque antiguo del valle central en el centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 185-198.
- Nadelhoffer N J, J D Aber y J M Melillo. 1983. Leaf litter production and soil organic matter dynamics along a nitrogen-availability gradient in southern Wisconsin. *Canadian Journal of Forest Research* 13:12-21.
- Nakashizuka T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* 69:169-175
- Nakashizuka T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research* 3: 21-35.
- Nakashizuka T y M Numata. 1982. Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*, Japan. *Journal of Ecology* 32: 57-67.
- Narukawa Y y S Yamamoto. 2002. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *Forest Ecology and Management* 163:61-70.
- Nascimento M T y J Proctor. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 387-395.
- Nelson B W y Amaral I L. 1994. Destructive wind effects detected in TM images of the Amazon Basin. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*. 30 (7a): 339-345.
- Ndufa J, K Shepherd, R Buresh y B Jhama. 1999. Nutrient uptake and growth of young trees in a P-deficient soil: tree species and phosphorus effects. *Forest Ecology and Management* 122: 231-241.
- Niklas K. 1998. Modes of Mechanical Failure of Hollow, Septate Items. *Annals of Botany* 81: 11-21.
- Ohrnberger D. 1999. *The Bamboos of the World*. Elsevier B.V. Amsterdam. Holanda.
- Oliveira A C A. 2000. Efeitos do bambu *Guadua weberbaueri* Pilger sobre a fisionomia e estrutura de uma floresta no sudoeste da Amazônia. Msc Tesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas. Manaus, Brasil.
- Oliveira R P, H M Longhi Wagner y K Batista Leite. 2008. A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia de *Raddia* Bertol. (Poaceae: Bambusoideae). *Acta Botânica Brasileira* 22(1): 1-19.

- Oliveira Filho A T y M A L Fontes. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Olivier J, T Otto, M Roddaz, P O Antoine, X Londoño y L G Clark. 2009. First macrofossil evidence of a pre-Holocene thorny bamboo cf. *Guadua* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduiniae) in south-western Amazonia (Madre de Dios, Peru). *Review of Palaeobotany and Palynology* 153: 1-7.
- Olmos F. 1996. Satiation or deception?: Mast-seeding *Chusquea* bamboos, birds and rats in the Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Biología* 56: 391-401.
- Oshima Y. 1962. Ecological studies of *Sasa* communities V. Influence of light intensity, snow depth and temperature upon the development of *Sasa kurilensis* community. *Botany Magazine. Tokio* 75: 43-48.
- Olson J S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Parodi L R. 1955. La floración de la tacuara brava (*Guadua trinitii*). *Revista Argentina de Agronomía* 22: 134-136.
- Pastor J, J D Aber, C A McClaugherty y J M Melillo. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65:256-268.
- Pearson A K, O P Pearson y I A Gomez. 1994. Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae: Bambusoideae) in Southern Argentina. *Vegetatio* 111: 93-126.
- Pennington R T, D E Prado y C A Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27(2): 261-273.
- Piperno D R. 1997. Phytoliths and microscopic charcoal from LEG 155: a vegetational and fire history of the Amazon basin during the last 75 K.Y. Pp. 411-418. en *Proceedings of the Ocean Drilling Program* (R D Flood *et al.* eds.). Scientific Results. USA.
- Placci L G y P A Giorgis. 1993. Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú. Argentina. Pp. 123-138 en *Actas de VII Jornadas técnicas de ecosistemas forestales nativos: usos, manejo y conservación*,. Eldorado, Misiones, Argentina.
- Placci L G y M. Di Bitetti. 2006. Situación ambiental en la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná (Selva Paranaense). Pp 197-209 en *La situación ambiental Argentina 2005* (A Brown *et al.* eds). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Prado D E y P E Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dryseasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Raechal L J y J D Curtis. 1990. Root anatomy of the Bambusoideae (Poaceae). *American Journal of Botany* 77(4): 475-482.
- Raffaele E, T Kitzberger y T T Veblen. 2007. Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in Patagonia *Nothofagus* forests. *Journal of Vegetation Science* 18: 371-378.

- Raghubanshi A. S. 1994. Effect of bamboo harvest on dynamics of nutrient pools, N mineralization, and microbial biomass in soil. *Biology of Fertile Soils* 18:137-142.
- Rao K S y P S Ramakrishnan. 1989. Role of bamboo in nutrient conservation during secondary succession following slash and burn agriculture (Jhum) in Northeast India. *Journal of Applied Ecology*. 26: 625–634.
- Rascher U, M. Liebig y U. Lüttge. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameter obtained with portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment* 23: 1397-1405.
- Reich P B, M B Walters y D S Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365–392.
- Reich P B, M B Walters y D S Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 94:13730–13734.
- Renno S A. 1985. A survey of leaf blade anatomy in grasses V. The bamboos allies. *Kew Bulletin* 40(3): 509-535.
- Richardson D M, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD y West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- Riggi J y N Riggi. 1964. Meteorización de basaltos en Misiones. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 19(1): 57–70.
- Ríos C, M Rosales, R Sosa, S Torres y P Van Danne. 2006. Bambúes con marcados efectos alelopáticos. *Biología Vegetal* 6(2): 119-125.
- Robertson G P, P Sollins, B Ellis y K Lajtha. 1999. Exchangeable ions, pH, and cation exchange capacity. Pp 106-114 en *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research* (G P Robertson *et al.* eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Rother D C. 2006. Chuva de sementes e estabelecimento de plantulas em ambientes com bambus na Mata Atlântica. Msc Tesis Universidade Estadual Paulista Rio Claro, Brasil.
- Rother D C, R R Rodrigues y M Pizo. 2009. Effects of bamboo stand on seed rain and seed limitation in rainforest. *Forest Ecology and Management* 257: 885-892.
- Rúgolo de Agrasar Z y F Rodríguez. 2002. Cauline anatomy of native woody bamboos in Argentina and neighbouring areas: epidermis. *Botanical Journal of Linnean Society* 138: 45-55.
- Saha S, M N Holbrook, L Montti, G Goldstein y G K Cardinot. 2009. Water relations of *Chusquea ramossissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu National Park. *Plant Physiology* 149: 1992-1999.
- Saitoh T, K Seiwa y A Nishiwaki. 2002. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. *Journal of Ecology* 90: 78–85.
- Sanesi G. 1965. I souli di Misiones. *Accademia Italiana di Scienze Forestali*. Roma Italia.

- Sanguinetti J y L García. 2001. Floración masiva de *Chusquea culeou* en el Parque Nacional Lanín. Eventuales consecuencias ecológicas, su vinculación con las actividades humanas y necesidades de manejo y monitoreo. San Martín de los Andes, Argentina: Informe Técnico de Parque Nacional Lanín. Administración de Parque Nacionales. Buenos Aires, Argentina.
- Scatena F N. 1995. Relative scale of time and effectiveness of watershed process in a tropical montane rainforest of Puerto Rico. *Geophysical Monographs* 98: 103-111.
- Scatena F N. 2002. El Bosque Neotropical desde una perspectiva jerárquica. Pp. 23-42 en *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (M. R. Guariguata y G. H. Katan eds.) Ediciones Lur, Cartago, Costa Rica.
- Scheleisinger W H. 1997. *Biogeochemistry an analysis of global change*. Academic Press. San Diego, USA.
- Schnitzer S A y W P Carson. 2000. Have we forgotten the forest because of the trees? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 375–376.
- Scholz F G. 2006. *Biofísica del transporte de agua en el sistema suelo-planta: redistribucion, resistencias y capacitancias hidraulicas*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Shanmughavel P y K Francis. 1997. Balance and turnover of nutrients in a bomboo plantation (*Bambusa bambos*) of different ages. *Biology and Fertility of Soils* 25: 69 -74.
- Silveira M. 2001. *A Floresta aberta com bamboo no sudoeste da Amazonia: Padroes e Processos em multiplas escalas*. Tesis Doctoral. Instituto de Ciências Biológicas Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasil.
- Singh A N y J S Singh. 1999. Biomass, net primary production and impact of bamboo plantation on soil redevelopment in a dry tropical region. *Forest Ecology and Management* 119: 195-207.
- Smith M. 2000. Efeito de perturbações sobre a abundância, biomassa e arquitetura de *Guadua weberbaueri* Pilg. (Poaceae – Bambusoideae) em uma floresta dominada por bambu no Sudoeste da Amazônia. Msc Tesis Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. Universidade do Amazonas, Brasil.
- Soderstrom T R y C E Calderon. 1974. Primitive forest grasses and the evolution of bambusoideae. *Biotropica* 6: 141–153.
- Soderstrom T R, K W Hilu, C S Campbell y M E Barkworth. 1987. *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington. USA.
- Soderstrom T R y P R Ellis. 1988. The woody bamboo (Poaceae: Bambusoideae) of Sri Lanka: a morphological anatomical study. *Smithsonian Contribution to Botany* 72: 75.
- Soderstrom T R y R P Ellis. 1999. The position of bamboo genera and allies in system of grass classification. pp. 225-238 in T.R. Soderstrom et al. (eds.), *Grass systematics and evolution*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.

- Soil Survey Staff. 1996. Keys to Soil Taxonomy. Seventh edition. United States Department of Agriculture, Washington D.C., USA.
- Soil Taxonomy. 1999. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Second Edition. United States Department of Agriculture-Natural Resources Conservation Service. USA.
- Speck T, H C Spatz, D Vogellehner. 1990. Contributions to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces. *Acta Botanica* 103: 111–122.
- Srur M, F Gatti, V Benesovsky, J Herrera R Melzew y M Camposano. 2010. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. Pp 99-118 en *Parque Nacional Iguazú, Conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina* (B Carpinetti *et al.* eds.): Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.
- Stephenson A G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematic* 12:253–279.
- Stern M J. 1995. Vegetation recovery on earthquake-triggered landslide sites in the Ecuadorian Andes. Pp 207–220 en *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests: proceedings of the neotropical montane forest biodiversity and conservation symposium*, (S Churchill *et al.* eds.). New York Botanical Garden, New York, USA.
- Swift M J, O M Heal y J M Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell, Oxford. Oxford, UK.
- Swift M J y J M Anderson. 1989. Decomposition. Pp 547–569 en *Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World 14B* (H Lieth y M S A Wergereds.). Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Tabarelli M y W Mantovani. 1997a. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 57–66.
- Tabarelli M. y W Mantovani. 1997b. Ocupação de clareiras naturais na floresta na Serra da Cantareira – SP. *Naturalia*. 22:89–102.
- Tabarelli M y W Mantovani. 1999. Colonização de clareiras naturais na floresta Atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasiler de Botanica* 20: 57–66.
- Tabarelli M y W Mantovani. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149-155.
- Takahashi M, H Furusawa, H Limtong, P Sunanthapongsuk, V Marod y S. Panuthai. 2007. Soil nutrient status after bamboo flowering and death in a seasonal tropical forest in western Thailand. *Ecological Research* 22: 160–164.
- Takahashi K, S Uemura, J I Suzuki y T Hara. 2003. Effects of understory dwarf bamboo removal on soil water and the growth of overstory trees in a dense secondary *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Ecological Research* 18:767-774.

- Tanake N. 1998. Tree invasion into patchy dwarf-bamboo thickets within a climax beech-fir forest in Japan. Pp en Diversity and pattern in plant communities (J J During *et al.* eds.). Academic Publishing, La Haya, Holanda.
- Taylor A H y Z Qin. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies*-*Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*. 76: 1204–1218.
- Taylor A H, D G Reid, Z Qin y H Jiunchu. 1991. Spatial Patterns and Environmental associates of bamboo (*Bashania fangiana* Yi) after mass flowering in southwestern China. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 118 Vol. 3.
- Taylor A H y Z Qin. 1992. Tree regeneration after bamboo die-back in Chinese *Abies*-*Betula* forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 253–260.
- Taylor A H y Z Qin. 1993. Bamboo regeneration after flowering in the Wolong giant panda reserve, China. *Biological Conservation* 63: 231-234.
- Taylor A H, Z Qin y J Liu. 1995. Tree regeneration in an *Abies faxoniana* forest after bamboo die-off, Wang Lang Natural Reserve. China. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 2034–2039.
- Taylor A H, Z Qin y J Liu. 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio* 124: 25-38.
- Taylor A H, H Jinyan y Z Shiqiang. 2004. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management* 200: 347-360.
- Thipatthi S K y K P Singh. 1992. Abiotic and litter quality control during the decomposition of different plant parts in dry tropical bamboo savanna in India. *Pedobiologia* 36: 241-246.
- Thipatthi S K. 2006. The effects of understorey dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) removal on soil fertility in a *Betula ermanii* forest of northern Japan. *Ecological Research* 21: 315-320.
- Thompson K, Hodgson JG y Rich TCG. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18: 390–402.
- Van Dam O. 2001. Forest filled with gaps. The effect of gap size on microclimate, water and nutrient cycling. A study in Guyana. Ph.D. Thesis, Utrecht University.
- Veblen, T.T. 1982. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understorey of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 109:474-487.
- Vallarades F y R W Pearcy. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25: 749–759
- Vieira R C, D M S Gomes, I S Sarahyba y R C O Arruda. 2002. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. *Brazilian Journal of Biology*. 62(4B): 907-922.

- Veblen T T. 1982. Growth patterns of *Chusquea* bamboo in the understory of Chilean Nothofagus forest and their influence in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 109: 474-487.
- Veblen T T, C Donoso, T Kitzberger y A J Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and southern Argentinean Nothofagus forests. Pp 293-353 en *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* (T T Veblen *et al.* eds.). Yale University Press, New Haven, USA.
- Villar R y J Merino. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytologist* 151: 213–226.
- Vogt K A, C C Grier y D J Vogt. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above and below ground detritus of world forests. *Advances in Ecology Research* 15: 303–347.
- Wang W, S B Frankling y C Cirtain. 2007. Seed germination and seedling growth in the arrow bamboo *Fargesia qinlingensis*. *Ecological Research* 22: 467-474.
- Wenyao L, J E D Fox y Z Xu. 2000. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, southwest China. *Ecological Research* 15: 435–447.
- White P S y S T A Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp 3-13 en *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (S T A Pickett y P S White eds.). Academic Press, USA.
- Whitmore T C. 1990. *An introduction to tropical rainforests*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Widmer Y. 1997. Life history of some *Chusquea* species in old-growth oak forest en Costa Rica. Pp en *The Bamboos*. (G P Chapman ed.) Academia Press, London, UK.
- Widmer Y. 1998. Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in old-growth oak forests in Costa Rica. *Biotropica* 30: 400-415.
- Williams K, C B Fiedl y H A Mooney. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *The American Naturalist* 133: 198–211.
- Wilcoxon F. 1945. Individual comparison by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1:80–83.
- Wong K M. 1991. The growth architecture and ecology of some tropical bamboos. *Journal of the American Bamboo Society* 8: 43-58.
- Young K R. 1991. Natural History of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. *Biotropica* 23 Vol.4 Part.b.
- Zhang W y L Clark. 2000. Phylogeny and classification of the Bambusoidea (Poacea). Pp 35-42 en *Grasses: Systematic and Evolution* (S W L Jacobs y J Everet eds.). CSIRO, Melbourne Australia.
- Zimmerman M H y A A Jeje. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Canadian Journal of Botany* 59: 1882-1892.