

Efectos del tacuarembó (*Chusquea ramosissima*, Poaceae) sobre el proceso de dispersión de semillas en la Selva Misionera

ANABELLA GALLARDO, LÍA MONTTI & SUSANA PATRICIA BRAVO 


Laboratorio de Ecología Funcional, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. La dispersión de semillas mediada por mamíferos genera una distribución heterogénea de las semillas en el espacio, con mayor abundancia en aquellas áreas más utilizadas de sus territorios. A su vez, las semillas alojadas en las heces de los mamíferos sufren alta remoción y depredación. En áreas disturbadas de la Selva Misionera, *Chusquea ramosissima* (tacuarembó) genera un sotobosque cerrado, con escasa regeneración de especies arbóreas. Nuestro objetivo fue determinar si la presencia de tacuarembó dificulta las etapas de dispersión y posdispersión de semillas, y si su floración y posterior muerte revierten esta situación en el Parque Nacional Iguazú, donde muchas áreas con tacuarembó habían florecido y habían sido reemplazadas por un sotobosque más abierto de helechos y piperáceas. Para ello evaluamos la depredación de semillas por roedores por medio de la oferta de semillas con y sin heces, en ambientes con y sin tacuarembó. Además, evaluamos la abundancia de rastros de mamíferos en ambos ambientes. La presencia de tacuarembó no afectó la actividad de los roedores, quienes utilizarían las heces como señal de búsqueda para encontrar semillas. La presencia de tacuarembó sí alteraría la actividad de los mamíferos grandes, por lo que la llegada de semillas de gran tamaño estaría limitada a áreas libres de tacuarembó. Esta interrupción en la dispersión se revertiría por la floración de las cañas y por el subsiguiente cambio de composición del sotobosque.

[Palabras clave: floración cañas, depredación de semillas, remoción de semillas, uso de hábitat]

ABSTRACT. Effects of tacuarembó (*Chusquea ramosissima*, Poaceae) on seed dispersal process in Misiones Forest: Seed dispersal by mammals results spatially heterogeneous since some areas of mammals' territories that are avoided by them. Therefore, seed arrival is high in areas frequently used by the animals and negligible in the avoided areas. Besides, seeds in mammals' scats can suffer high levels of removal and predation by rodents. Disturbed areas of semi-deciduous Atlantic forest (Province of Misiones) are invaded by the native bamboo *Chusquea ramosissima* (tacuarembó), which precludes forest regeneration. Several areas invaded by tacuarembó flowered during 2001-2003 and, as individuals died after flowering events, piperaceas and ferns replaced them. Our objective was to determine whether the presence of tacuarembó disrupts the seed dispersal process during dispersal and post-dispersal phases, and if tacuarembó flowering reverts this situation in the Iguazú National Park. We evaluated removal and predation of seeds by rodents with and without scats, and in environments with and without tacuarembó. We also evaluated the abundance of big and medium mammals' signals (tracks, scats, caves) in both environments. Tacuarembó did not affect rodents' activity, and they might use mammals' scats as a signal to find seeds. Big mammals did not use areas invaded by tacuarembó, thus big seeds arrival of species dispersed by them would be restricted to areas free of invasion. Flowering of tacuarembó might revert this situation.

[Keywords: Bamboo flowering, seed predation, seed removal, habitat use]

 Lab. de Ecología Funcional, Depto. de Ecología, Genética y Evolución, Fac. de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria Pab. II, 4 piso, (1428) Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
sbravo@ege.fcen.uba.ar

Recibido: 24 de abril de 2008; Fin de arbitraje: 30 de junio de 2008; Revisión recibida: 31 de julio de 2008; Aceptado: 11 de septiembre de 2008

INTRODUCCIÓN

El proceso de dispersión de semillas comienza con la producción de una semilla y finaliza cuando el nuevo individuo logra establecerse. En bosques tropicales y subtropicales, en particular, este proceso está mediado por vertebrados (Fleming 1991; Jordano 2000). La dispersión abarca distintas etapas: predispersiva, dispersiva, posdispersiva y de establecimiento (Chambers & MacMahon 1994; Garber & Lambert 1998; Wang & Smith 2002). De la dispersión de semillas por mamíferos resulta una distribución heterogénea que depende de la frecuencia de uso de distintas zonas en sus áreas de acción, asociada principalmente a la disponibilidad de los recursos (Chapman 1988; Foerster & Vaughan 2002; Pages et al. 2005; Tweheyo & Lye 2005), pero también a factores comportamentales (Shupp et al. 2002). Por ejemplo, la distribución de semillas es más abundante en los sitios que utilizan con mayor frecuencia como letrinas, sitios de descanso y sitios de paso, y muy escasa en otras áreas (Fragoso 1997; Voysey et al. 1999; Shupp et al. 2002; Bravo 2003).

En bosques con altas densidades de cañas se ha documentado que los roedores usan de forma más frecuente estas áreas debido a que la estructura densa y la acumulación de hojarasca les brindan protección contra la depredación (Ida & Nakagoshi 1996; Sato 2000; Abe et al. 2001). Concomitantemente, en estas áreas también se ha registrado un reclutamiento escaso de renovales arbóreos (Campanello 2005) y una alta depredación de semillas durante la etapa posdispersiva (Abe et al. 2001). Esto ocasiona problemas serios en la regeneración de árboles (Abe et al. 2001; Campanello 2005). Por otro lado, la mayor parte de las semillas que los mamíferos frugívoros dispersan por endozoocoria son depositadas en densidades altas y acompañadas de grandes cantidades de materia fecal. Esto incrementa sus probabilidades de ser depredadas o removidas por otros animales (Chapman 1989; Andresen 1999; Feer 1999). Por ejemplo, los roedores acopiadores suelen tomarlas de las heces de los grandes frugívoros. Estos roedores además de ser depredadores de semillas, pueden participar

activamente en su dispersión en los casos en que las almacenan de manera dispersa en pequeños grupos enterrados en el suelo o debajo de hojarasca (Wenny 1999; Vander Wall & Longland 2004; Vander Wall et al. 2005a; Fleury & Galetti 2006). Las semillas así almacenadas tienen mayores probabilidades de sobrevivir y de germinar ya que los roedores olvidan dónde las almacenaron, germinan antes de que las recuperen, muchos individuos mueren antes de llegar a consumirlas o simplemente almacenan más de las necesarias para superar el período de escasez (Jansen et al. 2002; Vander Wall 2002; Jansen et al. 2004).

La fisonomía, la estructura y el funcionamiento de los bosques en los que crecen cañas monocárpicas pueden modificarse como consecuencia de los eventos de floración y posterior mortalidad masiva característicos de estas especies (Janzen 1976). Del mismo modo, se podrían modificar muchas de las relaciones ecológicas que se describieron anteriormente (e.g., uso diferencial del espacio, acopio de semillas, depredación de semillas). Por esta razón, se estima que la presencia de las cañas produciría un impacto fuerte sobre el proceso de dispersión de semillas, si bien su floración y el posterior recambio de vegetación podrían revertirlo. La Selva Misionera presenta, en su mayoría, un sotobosque dominado por cañas (Poaceae: Bambusoideae), entre las que *Chusquea ramosissima* Lindm. (tacuarembó) es una de las más abundantes. Esta especie manifiesta un comportamiento invasor en áreas degradadas, en especial por el aprovechamiento forestal selectivo (Campanello 2005; Campanello et al. 2007a). En estas áreas, donde el tacuarembó es abundante, se dificulta la regeneración de la vegetación de selva ya que el crecimiento de los renovales de algunas de las especies de dosel es muy limitado y los renovales de la mayoría de las especies son prácticamente nulos (Campanello 2005; Campanello et al. 2007a). Entre 2001 y 2008 se produjeron eventos de floración de tacuarembó en distintas regiones de la Provincia de Misiones. Esto alteró profundamente la dinámica del sotobosque y facilitó la colonización de otras especies (e.g., helechos y piperáceas), así como de varias es-

pecies de gramíneas, enredaderas y herbáceas (Montti, inédito).

Para otros sistemas se ha documentado que las áreas con abundancia de cañas presentan una alta remoción de semillas por parte de los roedores (Abe et al. 2001). Esto puede afectar la regeneración arbórea, tanto de manera positiva como negativa (Abe et al. 2001; Jansen et al. 2002; Vander Wall et al. 2005a). Es sabido que en la Selva Misionera son áreas con escaso reclutamiento y donde los renovales crecen de manera lenta (Campanello 2005; Campanello et al. 2007a). Sin embargo, se desconoce si el escaso reclutamiento de renovales en estas áreas se debe a una modificación del proceso de dispersión de semillas durante la etapa de arribo, etapa dispersiva propiamente dicha, durante la etapa posdispersiva por modificaciones en la dispersión secundaria/depredación, o a una modificación durante la etapa de establecimiento, donde podría haber una fuerte competencia entre las cañas y las plántulas. Aunque, obviamente, estas hipótesis no son mutuamente excluyentes, y todas pueden revertirse o modificarse de algún modo mediante la floración y la muerte de las cañas, el presente trabajo se centra en el estudio de la etapa dispersiva y posdispersiva. Al menos para las especies dispersadas por mamíferos, las modificaciones en estas etapas podrían deberse a una baja llegada de semillas debido a un escaso uso de estas áreas por parte de los dispersores primarios o por un adecuado arribo de semillas pero una alta remoción durante la etapa posdispersiva con efectos negativos sobre el reclutamiento, tal como se observa en otros sistemas.

El objetivo de este estudio fue determinar si la presencia de tacuarembó dificultaba la etapa de dispersión de semillas, y si su floración revertía esta situación. Planteamos las siguientes preguntas, ¿cambia la actividad de los roedores depredadores y/o dispersores secundarios de semillas en presencia o ausencia de tacuarembó?, ¿dificulta la presencia de tacuarembó la utilización del área por parte de otros dispersores?, ¿el área es utilizada con mayor frecuencia cuando el tacuarembó es reemplazado por otra vegetación?

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Iguazú, ubicado en el noroeste de la Provincia de Misiones, Argentina (25°31'-25°43' S y 54°08'-54°32' O). Este parque consta de aproximadamente 67000 ha de bosque nativo (Bosque Atlántico semideciduo), las cuales fueron, en gran parte, sometidas a extracción forestal antes de la creación del área protegida en 1934 (Ley 12103). El clima de la región es cálido y húmedo. Se registran temperaturas medias de 15 °C en invierno y 25 °C en verano, y la precipitación media anual es de 2000 mm (Dimitri et al. 1974). El dosel del área de estudio está dominado por *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). El sotobosque se caracteriza por la presencia de *Sorocea bonplandii* (Bailon) Burg., *Trichilia catigua* Adr. Juss. *Actinostemon concolor* (Spreng.) Muell. Arg. y *Trichilia elegans* A. Juss., entre otros árboles de pequeño porte. En las áreas donde el dosel es más abierto, el tacuarembó generalmente domina el sotobosque, y es común encontrar algunos ejemplares de *Solanum* spp. y de *Cecropya adenopus* Mart. ex Miq. (Campanello et al. 2007b).

Durante los meses de agosto y septiembre del año 2005, se trabajó en el área intangible del Parque, en cuatro sitios con alta densidad de tacuarembó vivo ("sitios con tacuarembó") y en cuatro sitios en los que el tacuarembó floreció a partir de 2001, con un pico de floración entre 2002 y 2003 ("sitios sin tacuarembó"). Estos sitios eran de gran tamaño y se encontraban ubicados a lo largo de 7 km sobre la Ruta Nacional 101, que atraviesa el Parque de Este a Oeste. Se desconoce cuál es la superficie total de las áreas cubiertas por cañas y de las áreas florecidas, ya que no es posible determinar a campo esta información dada la estructura cerrada de los cañaverales, ni se los puede identificar en fotografías aéreas o imágenes satelitales ya que quedan cubiertos por el dosel.

Los sitios con tacuarembó se caracterizan porque las cañas forman estratos muy densos de 2 a 3 m de altura. Sus tallos se ramifican varias veces y, en consecuencia, producen una cobertura que intercepta de forma notable la radiación incidente e impide la llegada de luz al sotobosque (Tabla 1). Por otro lado, los sitios sin tacuarembó, al morir la caña luego de la floración, fueron ocupados por otro tipo de vegetación (i.e., helechos, piperáceas, enredaderas y gramíneas), la que -a pesar de haber desarrollado una estructura importante- no alcanza a ser tan densa como la anterior y alcanza una altura que va desde 0.5 a 1.5 m (Tabla 1). Al momento del estudio, en ninguno de los sitios se detectó disponibilidad de semillas de tacuarembó. A diferencia de lo que ocurre en otros sistemas, y con otras especies de caña con floración masiva, las semillas de tacuarembó no se incorporaron en gran cantidad al banco de semillas, dado que una gran proporción (>90%) o bien fue depredada pre-dispersivamente por artrópodos, o eran vanas o no viables (Montti, datos no publicados).

Actividad de roedores

Para evaluar la remoción de semillas se utilizaron semillas de palmito (*Euterpe edulis* Martius) recolectadas dentro del Parque, dado que eran las semillas más abundantes en el momento en que se realizó el estudio. *E. edulis* y la palmera *Syagrus romanzoffiana* son las únicas dos especies que fructifican en invierno (Galletti et al. 1999). El palmito se encuentra fundamentalmente en las áreas más elevadas del Parque, donde se vuelve la especie dominante. Estos bosques son conocidos localmente como palmitales, aunque en áreas menos elevadas también existen individuos de esta especie, pero en densidades menores (Gatti et al. 2008). Cada palmito produce de una a cinco infrutescencias con un promedio de 300 frutos cada una. Los frutos son drupas que poseen una única semilla esférica de 14.2 ± 1.2 mm de diámetro (Pizo & Vieira 2004). Dada la abundante oferta de frutos que esta especie representa en los meses de escasez de frutos en el sistema, prácticamente todos los animales frugívoros u omnívoros de la comunidad (i.e., grandes vertebrados como los tapires hasta pequeños roedores, lagartos, aves y murciélagos) comen frutos de palmito (Reis & Kageyama 2000, Pizo & Vieira 2004). Las semillas son depredadas posdispersivamente por artrópodos (en su

Tabla 1. Caracterización microambiental de los sitios de muestreo (Montti, et al. datos no publicados). Cobertura: porcentaje de contribución de los distintos grupos vegetales a la biomasa total. Luz: porcentaje de la radiación total incidente a 0.7 m sobre el nivel del suelo. Se indican las medias y el error estándar (para cuantificar la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que llega al sotobosque se tomaron fotos hemisféricas, utilizando una cámara digital Nikon Coolpix950 y una lente ojo de pez Nikkor 8 mm montada sobre un equipo autonivelador Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Por sitio se tomaron cuatro fotos a una equidistancia de 20 m para garantizar la independencia entre las mediciones (Clark et al. 1995) y se analizaron mediante el programa Hemiview (Delta-T). Temperatura: se indican las medianas de las temperaturas máximas del verano (la temperatura del aire se registró mediante la utilización de sensores HOBO type T Onset, Computer Corp., MA, USA).

Table 1. Sampled plots' microenvironment characteristics (Montti, et al. unpublished data). Vegetation cover: Percentage contribution of different groups to total biomass; light: total radiation percentage at an altitude of 0.7 m (mean \pm SE) (estimated by four equidistant hemispheric photographs of each plot (Clark et al. 1995), photographs were taken with a Nikon Coolpix950 digital camera and a Nikkor 8mm lens on a self-level platform Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK, analysis were performed by Hemiview, Delta-T program); temperature: median maximum temperature during summer (we measure air temperature with HOBO type T Onset, Computer Corp., MA, USA).

	Sitios con tacuarembó	Sitios sin tacuarembó
Cobertura (%)		
Tacuarembó	55	5
Helechos	15	40
Piperáceas	10	25
Gramíneas	5	10
Herbáceas	5	15
Otros	10	5
Luz (%)	9 (± 0.01)	16 (± 0.02)
Temperatura (°C)	31.7	29.7

mayoría *Coccotrypes palmarum*, Scolytidae) y por roedores. Algunos de estos roedores son acopiadores (e.g., los agutíes, *Dasyprocta azarae*), abundantes en el área de estudio (Reis & Kageyama 2000, Pizo & Simão 2001).

Para el experimento se ubicaron al azar un total de 35 puntos en los sitios con tacuarembó y 36 en los sitios sin tacuarembó, con al menos 25 m de distancia entre ellos. En cada punto se ofrecieron 10 semillas embebidas en ~30 g de heces frescas de herbívoros (para simular heces naturales, que resultan en un atractor para los roedores), y 10 semillas limpias (sin heces), para simular la dispersión provocada por distintos tipos de dispersores. Los montículos fueron colocados a una distancia superior a los 10 m entre sí. Las semillas fueron ofrecidas durante 7 días consecutivos, y se registró día por medio el número de semillas manipuladas, removidas y depredadas "in situ". Se consideró *manipulación* si las semillas se encontraban desplazadas algunos centímetros de su posición original y/o si se veían rastros de manipulación en las heces; se consideró *remoción* si se registraba un menor número de semillas, y se consideró *depredación in situ* si se encontraban restos roídos de semillas. Cualquiera de estas variables (manipulación, remoción o depredación) podría ser evaluada teniendo en cuenta la proporción de semillas por punto o la proporción de puntos del experimento que eran afectados. Mientras la primera evaluación da una idea del impacto de los roedores sobre la dispersión de semillas de palmito, la segunda se relaciona con la actividad de los roedores en el área y, por lo tanto, con el impacto potencial de los roedores sobre las semillas de cualquier otra especie. Por este motivo, se realizaron las dos evaluaciones.

La proporción de semillas manipuladas y removidas en cada ambiente (con tacuarembó/sin tacuarembó) y en cada condición (limpias/con heces) fue evaluada mediante pruebas de ANOVA de dos factores. Los datos de manipulación y remoción de semillas fueron transformados con raíz cuadrada. A fin de determinar cómo había sido la remoción en el tiempo para los distintos tratamientos se realizó una prueba de ANOVA de dos factores con medidas repetidas en el tiempo y pruebas de efectos simples para definir cuál de los tratamientos era el que difería. Para evaluar la manipulación de semillas como proporción de puntos en los que se observaron semillas manipuladas, se realizó una prueba de Chi-cuadrado considerando ambientes y condición.

Actividad de mamíferos medianos y grandes

En cada una de las ocho áreas utilizadas para los experimentos se hicieron al azar dos transectas de 50 m de largo y 2 m de ancho. Se registraron todos los rastros de mamíferos que se encontraron en ellas, huellas, senderos y heces. Para identificar los rastros se contó con la colaboración de pobladores locales y una guía de identificación de mamíferos (Becker & Dalponde, 1991). La abundancia de rastros en los dos ambientes se evaluó con una Prueba de *t* de Student para muestras independientes.

RESULTADOS

Actividad de roedores

El porcentaje de semillas manipuladas por punto fue significativamente mayor cuando se ofrecieron con heces (Figura 1), pero no hubo diferencias significativas atribuibles a la presencia o ausencia de tacuarembó ($F=0.12$; $gl=1$; $P=0.73$), ni a su interacción con la presencia de heces ($F=0.23$; $gl=1$; $P=0.63$). Se observó manipulación tanto de las heces como de las semillas. En algunos casos, las heces eran disgregadas y las semillas dejadas juntas a un lado para ser acarreadas posteriormente, y se podían observar semillas que quedaban alineadas en alguna dirección a distancias variables de las heces. En otros casos, observamos semillas retiradas de una de las heces; y estas podían encontrarse completamente disgregadas, o aplastadas contra el suelo y sin semillas. Con respecto al porcentaje de puntos donde se registró manipulación, en las áreas con tacuarembó fue de 33% cuando las semillas estaban en las heces y de 20% cuando las semillas se ofrecían sin heces. En las áreas sin tacuarembó, los porcentajes fueron 26% y 12%, respectivamente. Estas diferencias en la manipulación de las semillas entre los puntos con y sin heces no dependieron de la presencia o ausencia de tacuarembó ($X^2=0.39$; $gl=1$; $P=0.53$).

La proporción de semillas removidas también fue significativamente mayor cuando se ofrecieron con heces (Figura 2) y, nuevamente, no hubo diferencias atribuibles a la presencia o ausencia de tacuarembó ($F=0.19$; $gl=1$; $P=0.66$), ni a su interacción con la presencia de heces ($F=0.04$; $gl=1$; $P=0.84$). El efecto de las heces

se perdió luego de una semana de exposición en los sitios con tacuarembó, mientras que en los sitios sin tacuarembó permaneció alto (Figura 3; Tabla 2). En los dos ambientes, el porcentaje de puntos donde se registró remoción y depredación "in situ" fue mayor cuando las semillas estaban acompañadas por heces (Tabla 3).

Actividad de mamíferos medianos y grandes

En los sitios sin tacuarembó se encontraron significativamente más rastros que en los sitios con tacuarembó ($t=2.4$; $gl=14$; $P=0.03$), en promedio, 6.6 ± 0.4 rastros por sitio en áreas sin tacuarembó y 4.5 ± 0.7 por sitio en las áreas con tacuarembó. En total, en las transectas ubicadas en el ambiente sin tacuarembó se encontró 57% de los rastros. En los dos ambientes se identificaron huellas de armadillos (*Dasypus novencintus*, *Euphractus sexcinctus*), pero sólo se encontraron huellas y heces de tapires (*Tapirus terrestris*) en las áreas sin tacuarembó. Las huellas normalmente fueron observadas a los lados de las transectas, formando caminos perpendiculares a ellas. Por el contrario, las huellas de corzuelas pardas (*Mazama americana*) en los ambientes con tacuarembó fueron

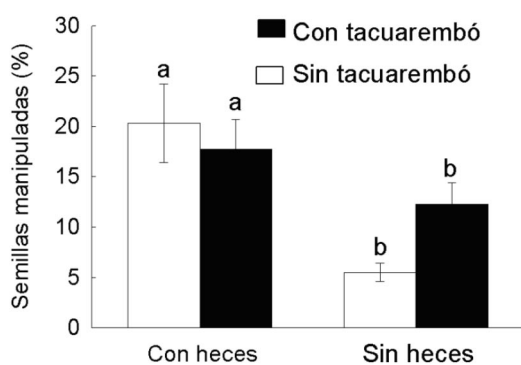


Figura 1. Proporción (promedio \pm ES) de semillas manipuladas ofrecidas con y sin heces en ambientes con y sin tacuarembó. Sin tacuarembó $n=36$; con tacuarembó $n=35$. Letras diferentes indican diferencias significativas ($F=14.72$; $gl=1$; $P=0.0001$).

Figure 1. Proportion (mean \pm SE) of seeds manipulated in habitats with and without bamboo, when seeds were offered with and without dung. Without bamboo $n=36$; with bamboo $n=35$. Different letters indicate statistical differences ($F=14.72$; $gl=1$; $P=0.0001$).

encontradas sólo sobre las transecciones que se habían abierto previamente para este estudio. En los dos ambientes, los senderos perpendiculares a las transecciones tenían estructura de túnel, por lo que se pudo estimar el tamaño máximo de los animales que los utilizaban. En los ambientes sin tacuarembó se registraron 12 senderos de ~ 40 cm de ancho \times 55 cm de alto (medianos), y tres senderos de 60 cm de

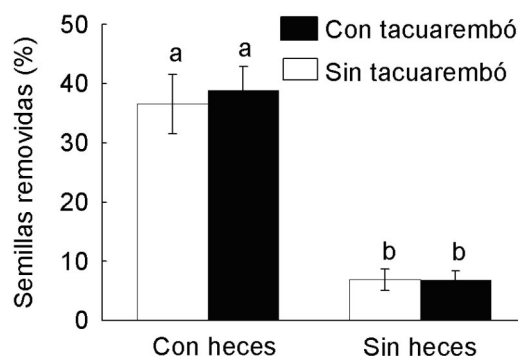


Figura 2. Proporción (promedio \pm ES) de semillas removidas en los sitios con tacuarembó y sin tacuarembó, en las distintas condiciones (con y sin heces). Letras diferentes indican diferencias significativas ($F=9.17$; $gl=1$; $P=0.00001$).

Figure 2. Proportion (mean \pm SE) of removed seeds in areas with and without bamboo, when seeds were offered with and without dung. Different letters indicate statistical differences ($F=9.17$; $gl=1$; $P=0.00001$).

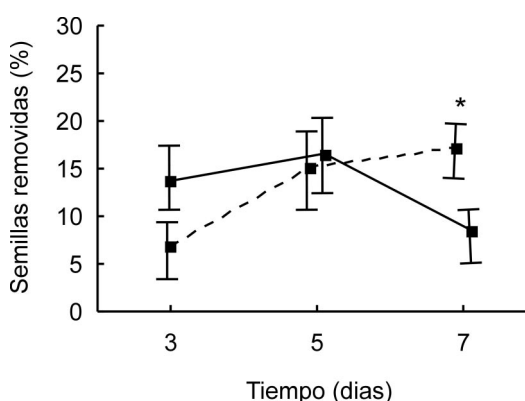


Figura 3. Proporción (promedio \pm ES) de semillas con heces removidas en el tiempo, en los ambientes con tacuarembó (línea continua) y sin tacuarembó (línea discontinua). * $P<0.05$

Figure 3. Proportion (mean \pm SE) of seeds offered with dung removed over the time period studied in areas with (solid line) and without bamboo (dashed line). * $P<0.05$

Tabla 2. Resultado del análisis de la varianza de dos factores con medidas repetidas en el tiempo para determinar variaciones temporales de la remoción de las semillas ofrecidas en las heces en los distintos ambientes, con y sin tacuarembó.

Table 2. Summary of Two-Factor Analysis of Variance with Repeated Measures on One Factor testing for temporal differences in seed removal. Seeds were offered with dung in areas with and without bamboo.

	gl	SC	F	P
Entre ambientes				
Ambiente (A)	1	0.06	0.02	0.88
Puntos (ambientes)	69	2.42		
Dentro ambientes				
Tiempo (T)	2	7.44	2.21	0.11
T x A	2	13.92	4.15	0.02
T x Puntos (ambientes)	138	3.36		

Tabla 3. Proporción de puntos del experimento en los cuales se observó remoción y depredación “in situ” de semillas, en los ambientes con y sin tacuarembó y en las dos condiciones que fueron ofrecidas con y sin heces.

Table 3. Proportion of experimental points where seed removal and “in situ” predation were recorded, in areas with and without bamboo and for seeds offered with and without dung.

	Con tacuarembó		Sin tacuarembó	
	Con heces (%)	Limpias (%)	Con heces (%)	Limpias (%)
Remoción	47	24	44	20
Predación	10	4	20	3

ancho x 70 cm de alto (grandes). En ambientes con tacuarembó se observaron nueve senderos medianos y ocho senderos de 25 cm de ancho x 30 cm de alto (chicos).

DISCUSIÓN

En contraposición a lo documentado por otros trabajos (Ida & Nakagoshi 1996; Sato 2000; Abe et al. 2001), la actividad de los roedores resultó similar en los dos ambientes. Tampoco encontramos una influencia del ambiente sobre la actividad específica de los mismos en la etapa posdispersiva del proceso

de dispersión de semillas para palmito. Por otro lado, nuestros resultados sugieren que los roedores de la Selva Misionera estarían utilizando las heces de los herbívoros como señal de búsqueda para encontrar semillas, ya que tanto la proporción de semillas manipuladas y removidas como el porcentaje de puntos con manipulación, remoción y depredación fue mayor cuando ofrecimos las semillas acompañadas de heces. Andresen (2001) obtuvo resultados similares en Amazonia, y propuso que podía tratarse de una señal olfativa generada por las heces, si bien no sería correcto descartar una señal visual ya que los montículos con heces podrían ser más visibles para los animales y, por este motivo, ser más visitados. Más allá de la señal asociada a las heces, nuestros resultados indican que la señal parece perderse al quinto día de exposición en los ambientes invadidos por tacuarembó, pero que permanecería más allá de 7 días en los ambientes sin tacuarembó. La pérdida de la señal generada por las heces podría deberse a una mayor velocidad de secado y disgregación de las heces en las áreas con tacuarembó (observación personal), donde la temperatura es mayor (Tabla 1).

En todos los casos la depredación “in situ” fue baja y la remoción siempre resultó superior. La remoción por parte de roedores acopiadores es frecuente en todos los bosques, y hay evidencia que demuestra que una gran parte de estas semillas afectan de manera importante el reclutamiento de nuevos individuos (Jansen et al. 2002, 2004; Vander Wall 2002). De esta forma, los roedores acopiadores, en general, pueden considerarse dispersores secundarios más que verdaderos depredadores (Vander Wall et al. 2005b). Si bien no sabemos cuál es el destino final de las semillas removidas en el Parque, es evidente que no podemos considerar a la remoción como sinónimo de depredación pues desconocemos en qué condiciones se acopian las semillas y qué proporción germina y se establece. Debido a su abundancia en el área, es muy probable que los agutíes sean los responsables de gran parte de la manipulación detectada en nuestros experimentos (Jansen et al. 2002), al tiempo que no podemos descartar la participación de roedores pequeños, pues cuando las semillas quedaban en línea solían estar atrapadas en pequeños obstáculos del terreno que no deberían representar un problema para un agutí.

Hasta aquí está claro que los roedores participan durante la etapa posdispersiva del proceso de dispersión de semillas en la Selva Misionera, fundamentalmente cuando las semillas son dispersadas por endozoocoria. Sin embargo, desconocemos cuál es el efecto neto sobre el reclutamiento. La presencia del tacuarembó acortaría temporalmente la actividad de los roedores, pero ¿llegan naturalmente las semillas dispersadas por endozoocoria a las áreas invadidas por el tacuarembó? En concordancia a lo encontrado en otros trabajos (Ferrari 2006; Di Bitetti 2008), la actividad de los vertebrados terrestres fue menor en aquellas áreas en las que la abundancia de tacuarembó era elevada. Los senderos que encontramos en este ambiente fueron medianos y chicos, lo que indicaría que los mamíferos que utilizarían con mayor frecuencia éstas áreas tienen un tamaño corporal menor que aquellos que se mueven dentro de los sitios sin tacuarembó. A la luz de estos resultados, los tapires, por ejemplo, evitarían los sitios con tacuarembó, ya que encontramos sus huellas sólo en los sitios sin tacuarembó. Estos mamíferos tienen áreas de acción amplias, abarcando en promedio casi 100 ha de las que recorren a diario la mayor parte (Foerster & Vaughan 2002). En esos recorridos dispersan un alto número de semillas grandes, y han sido reportados como los responsables de la dispersión de larga distancia para la palmera *Maximiliana maripa* en Brasil (Fragoso et al. 2003). Dentro del Parque serían importantes dispersores de la palmera *Zygrus ramonzofiana*, ya que frecuentemente se encuentran heces de tapir con hasta 1000 semillas de esta especie, muchas de las cuales logran germinar y establecerse (Giombini & Bravo, datos no publicados). Las huellas de corzuela parda en los sitios con tacuarembó, al ser registradas sólo sobre nuestras transectas, sugieren que los individuos de esta especie evitarían atravesar los parches con tacuarembó y sólo lo harían si encuentran caminos previamente establecidos. Si bien no hay registros acerca del papel de los ciervos en particular, en términos generales se los considera importantes depredadores de plántulas y de renovales; sin embargo, su efecto verdaderamente perjudicial ocurre sólo a densidades poblacionales elevadas (Gill & Beardall 2001). En el Parque, también actuarían como dispersores de *Z. ramonzofiana*, aunque tendrían una relevancia menor que los tapires (Sallenave, comunicación personal).

La presencia de senderos medianos y algunas huellas constituyen una señal de que los vertebrados de menor tamaño, tales como zorros (*Cerdocyon thous*, *Speothos venaticus* o *Chrysocyon brachyurus*) y agutíes, utilizarían los dos ambientes. Como se mencionara más arriba, los agutíes dispersan gran cantidad de semillas grandes (Jansen et al. 2002), si bien la dispersión es de corta distancia y entre 27% y 66% de las semillas almacenadas las toman de las heces de frugívoros mayores como los tapires (Forget & Milleron 1991; Wenny 1999). Dado que las áreas de acción de los agutíes son pequeñas (Silvius & Fragoso 2003; Beck-King et al. 1999), dentro de un parche de cañas podrían ubicarse varias áreas. Lo mismo sucede en el caso de roedores pequeños. Ya sea que los agutíes u otros roedores pequeños las depreden o dispersen en forma secundaria, se necesitaría que los dispersores primarios hicieran llegar las semillas hasta las áreas invadidas por tacuarembó para desencadenar esta cascada de interacciones, y esto es lo que estaría impedido y/o afectado (según nuestros resultados) por la presencia invasora del tacuarembó. De acuerdo con los resultados obtenidos, los roedores, entonces, sólo podrían aportar una dispersión de corta distancia o representar depredación para las semillas de los árboles adultos que se encuentren dentro de estas áreas invadidas por tacuarembó.

En resumen, la presencia de tacuarembó alteraría la actividad de los mamíferos grandes, lo que, en consecuencia, modificaría la etapa dispersiva del proceso de dispersión de semillas en la Selva Misionera, y obstaculizaría la llegada de las semillas que esos mamíferos grandes dispersan. La llegada de las semillas mediada por animales, en especial las de tamaño grande, se circunscribiría a las áreas libres de tacuarembó. La floración de las cañas y el subsiguiente cambio de composición del sotobosque revertirían esta interrupción en la dispersión. Si bien los principales dispersores secundarios y depredadores de semillas de este bosque se encontrarían presentes en los dos ambientes, la dispersión y/o la depredación durante la etapa posdispersiva serían afectadas de manera indirecta pues la mayor parte de las semillas llegarían por epizoocoria, y nuestros resultados indican que la presencia de heces son de gran importancia para atraer dispersores secundarios o depredadores en la Selva Misionera. El recambio de sotobosque luego de la floración no sólo aumentaría la

probabilidad de llegada de semillas por endozoocoria sino que mantendría la señal de atracción de las heces a los dispersores secundarios y depredadores por un período más prolongado. No sabemos cuál es el resultado final de este balance de fuerzas, es decir, si domina el efecto negativo de la depredación o el positivo de la dispersión secundaria, pues desconocemos el efecto neto de la atracción de los roedores que realizan las heces. Pero lo cierto es que estas interacciones son modificadas de forma notable por la invasión de tacuarembó, y que la llegada primaria de semillas que da lugar a esta serie de interacciones resulta disminuida de manera importante.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los estudiantes que colaboraron durante los trabajos de campo. Al resto de los integrantes del LEF y al personal de la Administración de Parques Nacionales, especialmente al CIES y a la DTRNEA, por su colaboración y ayuda permanente, y a los dos revisores anónimos que evaluaron y realizaron valiosos comentarios sobre el manuscrito. Este trabajo fue financiado parcialmente por CONICET PIP 6139/05, UBACyT X 092 y la Fundación Idea Wild.

BIBLIOGRAFÍA

- ABE, M; H MIGUCHI & T NAKASHIZUKA. 2001. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* **127**:281-286.
- ANDRESEN, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian Rain Forest. *Biotropica* **31**:145-158.
- ANDRESEN, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Michopholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *J. Trop. Ecol.* **17**:61-78.
- BECK-KING, H; O VON HELVERSEN & R BECK-KING. 1999. Home Range, Population Density, and Food Resources of Agouti paca (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: A Study Using Alternative Methods 1. *Biotropica* **31**:675-685.
- BECKER, M & JC DALPONDE. 1991. *Rastros de mamíferos silvestres brasileiros - um guia de campo*. Buarque, C; E Watanabe Kitajima; E Araújo; E de Almeida Maciel; J de Lima Acioli et al. (eds.). Editora Universidade de Brasília. 169 pp.
- BRAVO, SP. 2003. *Efecto de carayá (Alouatta caraya) en la dinámica y regeneración de las selvas de inundación del Paraná Medio*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- CAMPANELLO, PI. 2005. *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.
- CAMPANELLO, PI; MG GATTI; A ARES; L MONTTI & G GOLDSTEIN. 2007a. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *For. Ecol. Manage.* **252**:108-117.
- CAMPANELLO P; JF GARIBALDI; MG GATTI & G GOLDSTEIN. 2007b. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: host preference and tree growth. *For. Ecol. Manage.* **242**:250-259.
- CHAMBERS, JC & JA MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* **25**:263-292.
- CHAPMAN, CA. 1988. Pattern foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates* **29**:177-194.
- CHAPMAN, CA. 1989. Primate Seed Dispersal: The Fate of Seeds. *Biotropica* **21**:148-154.
- CLARK, DB; DA CLARK; PM RICH; S WEISS & SF OBERBAUER. 1995. Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Can. J. For. Res.* **26**:747-757.
- DI BITETTI, MS; A PAVIOLO; CA FERRARI; C DE ANGELO & Y DI BLANCO. 2008. Differential Responses to Hunting in Two Sympatric Species of Brocket Deer (*Mazama americana* and *Mazama nana*). *Biotropica* DOI. 10.1111/j.1744-429.2008.00413.x
- DIMITRI, MJ; C VOLKART; C AMBROSIUS & F TIBURCIO. 1974. La flora arbórea del Parque Nacional Iguazú. *Anales de Parques Nacionales* **12**:1-180.
- FEER, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seed dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.* **15**:129-142.
- FERRARI, C. 2006. *Abundancia, uso de habitat y horarios de actividad de la corzuela roja (Mazama americana) y la corzuela enana (Mazama nana) en la Selva Paranaense*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- FLEMING, TH. 1991. Fruiting plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and the ecological play. Pp. 119-144 en: Price, PW; TM. Lewinsohn; GW Fernandes & WW Benson (eds.).

- Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley & Sons, New York.
- FLEURY, M & M GALETTI. 2006. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. *Biological Conservation* **131**:1-13.
- FOERSTER, CF & C VAUGHAN. 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's Tapir in Costa Rica. *Biotropica* **34**:423-437.
- FORGET, PM & T MILLERON. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia* **87**:596-599.
- FRAGOSO, JM. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *J. Ecol.* **85**:519-529.
- FRAGOSO, JM; KM SILVIUS & JA CORREA. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees: Long-distance dispersal. *Ecology* **84**:1998-2006.
- GALETTI, M; V ZIPPARRO & LP MORELLATO. 1999. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* **5**:115-122.
- GARBER, P & JE LAMBERT. 1998. Primates as Seed Dispersers: Ecological Processes and Directions for Future Research. *Am. J. Primatol.* **45**:3-8.
- GATTI, MG; PI CAMPANELLO; LF MONTTI & G GOLDSTEIN. 2008. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest Ecology and Management* **256**:633-640.
- GILL, RMA & V BEARDALL. 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* **74**:209-218.
- IDA, H & N NAKAGOSHI. 1996. Gnawing damage by rodents to the seedlings of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate *Sasa* grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. *Ecological Research* **11**:97-103.
- JANZEN, DH. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* **7**:347-387.
- JANSEN, PAM; M BARTHOLOMEUS; F BONGERS; JA ELZINGA; J DEN OUDEN ET AL. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. Pp. 209-226 en: Levey, DJ; WR Silva & M Galetti (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing.
- JANSEN, PA; F BONGERS & L HEMERIK. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* **74**:559-589.
- JORDANO, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp 125-165 en: Fenner, M (ed.). *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing.
- PAGES, G; E LLOYD & SA SUÁREZ. 2005. The impact of goepahgy on ranging behaviour in Phayre's Leaf Monkeys (*Trachypithecus phayrei*). *Folia Primatologica* **76**:342-346.
- PIZO, MA & EM VIEIRA. 2004. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Biology* **64**:669-676.
- PIZO, MA & I SIMÃO. 2001. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. *Acta Oecologia* **22**:229-233.
- REIS, A & PY KAGEYAMA. 2000. Dispersão de sementes do palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius-Palmae). *Sellowia* **49-52**:60-92.
- SATO, T. 2000. Effects of rodent gnawing on the survival of current-year seedlings of *Quercus crispula*. *Ecological Research* **15**:335-344.
- SHUPP, EW; T MILLERON & SE RUSSO. 2002. Dissemination, limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. Pp. 19-34 en: Levey, DJ; WR Silva & M Galetti (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing.
- SILVIUS, KM & JM FRAGOSO. 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home Range Use in an Amazonian Forest: Implications for the Aggregated Distribution of Forest Trees I *Biotropica* **35**:74-83.
- TWEHEYO, M & KA LYE. 2005. Patterns of frugivory of the Budongo Forest chimpanzees, Uganda. *Afr. J. Ecol.* **43**:282-290.
- VANDER WALL, SB. 2002. Secondary dispersal of jeffrey pine seed by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, recaching and a variable environment. Pp. 193-208 en: Levey, DJ; WR Silva & M Galetti (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing.
- VANDER WALL, SB & WS LONGLAND. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecol. and Evol.* **19**(3):155-161.
- VANDER WALL, SB; KM KUHN & JR GWOREK. 2005a. Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. *Oecologia* **145**:1432-1939.
- VANDER WALL, SB; KM KUHN & JR GWOREK. 2005b. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* **86**:801-806.
- VOYSEY, BC; KE McDONALD; ME ROGERS; CEG TUTIN & RJ PARNELL. 1999. Gorillas and seed dispersal in the Lopé Reserve, Gabon. II: Survival and growth of seedling. *J. Trop. Ecol.* **5**:39-60.
- WANG, BC & TB SMITH. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* **17**:379-385.
- WENNY, DG. 1999. Two -stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. Kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* **15**:481-496.