

Muerte por reproducción sexual: El caso (sin resolver) de la floración de los bambúes

CAROLINA GUERREIRO^{1,✉} & ANDREA S. VEGA²

¹ Instituto de Botánica Darwinion (CONICET-ANCEFN). San Isidro, Buenos Aires, Argentina. ² Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Departamento de Recursos Naturales y Ambiente, Cátedra de Botánica General. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. Los bambúes pertenecen a la familia de los pastos (o Poaceae). Existen 1698 especies de bambúes leñosos y herbáceos distribuidos alrededor del mundo en selvas y en bosques tropicales, subtropicales y templados. En nuestro país habitan cinco géneros y 23 especies de bambúes leñosos nativos. El aspecto más desconocido de los bambúes leñosos es su fenología reproductiva. Aunque se han descrito cuatro tipos de floración principales, las especies de bambúes más interesantes son las que poseen un patrón de floración masivo y cíclico luego de un período largo de crecimiento vegetativo. Dichos eventos de floración masiva ocurren a intervalos aproximadamente regulares, y luego de ellos, los individuos que florecen, mueren. El objetivo de esta revisión es proporcionar una muestra informativa del conocimiento actual de la floración de los bambúes, con énfasis en las especies nativas de la Argentina. Al día de hoy se conoce la duración aproximada del ciclo de vida de la mayoría de las especies de bambúes leñosos de nuestro país, sobre la base de una extensa búsqueda bibliográfica y de una revisión de las colecciones de los principales herbarios nacionales e internacionales. En la mayoría de las especies, los ciclos de vida medios son múltiples de 15-16 años, y el ciclo de 30 años es el más habitual. En este trabajo se describen las principales hipótesis sobre las fuerzas evolutivas que conducen a los bambúes a florecer, producir semillas y morir de forma sincrónica. Asimismo, se discuten los factores ambientales, genéticos y la combinación de ambos, propuestos como posibles 'causas' de este atípico patrón de floración. Finalmente, se enumeran las consecuencias ambientales y sociales de este fenómeno.

[Palabras clave: ciclos de vida, consecuencias ambientales y sociales, determinantes ambientales, determinantes genéticos, sincronía reproductiva]

ABSTRACT. Death by sexual reproduction: The (unsolved) case of bamboo flowering. Bamboos belong to the grass family (or Poaceae). There are 1698 bamboo species distributed around the world in tropical, subtropical and temperate jungles and forests. In our country, there are five native genera that comprise 23 species. The least known characteristic of the woody bamboos is their flowering phenology. Four main types of flowering patterns have been described. However, the most interesting are those bamboo species that show a massive and cyclical flowering pattern, after a long period of vegetative growth. Such mass flowering events occur at roughly regular intervals and are followed by the death of the flowering individuals. The goal of this review is to provide an informative sample of the current knowledge of bamboo flowering, with an emphasis on the species native to Argentina. Currently, the approximate duration of the life cycle of most woody bamboo species in our country is known, based on a review of the collections of the most important national and international herbaria and an extensive bibliographic search. In most species, the average life cycles are multiples of 15-16 years, with a 30-year cycle being the most common. The main hypotheses about the evolutionary forces that led bamboos to flower, seed and die synchronously are described. Likewise, environmental, genetic factors and the combination of both proposed as possible 'causes' of this atypical flowering pattern of bamboos are discussed. Finally, environmental and social consequences of this phenomenon are listed.

[Keywords: environmental and social consequences, environmental determinants, genetic determinants, life cycles, reproductive synchrony]

BAMBÚES LEÑOSOS DE LA ARGENTINA

Los bambúes pertenecen a la familia de los pastos, Poaceae o gramíneas. Por sus características, los bambúes se agrupan en la subfamilia Bambusoideae, integrada por 136 géneros y 1698 especies herbáceas y leñosas (Soreng et al. 2022). La tribu Bambuseae reúne especies de bambúes leñosos tropicales y subtropicales, distribuidas en África, América, Asia y Australia. En América se encuentran desde México, a lo largo de Centroamérica y las islas del Caribe, hasta el extremo sur de Sudamérica. Los bambúes leñosos ocupan áreas extensas de selvas tropicales de la cuenca del Amazonas y el bosque atlántico de la Argentina, Brasil y Paraguay, y dominan el sotobosque de distintos tipos de bosques en toda América. También son característicos de las selvas y bosques montaños tropicales y subtropicales a lo largo de la cordillera de los Andes, extendiéndose hacia el sur en los bosques templados australes de la Argentina y Chile. Por encima de la línea de vegetación, los bambúes leñosos son el componente principal de los páramos y de los campos de altitud del sureste de Brasil (Clark et al. 2015; Judziewicz et al. 1999; Ruiz-Sánchez et al. 2021).

En el pasado, la identidad de las especies de bambúes leñosos que habitan en América del

sur fue objeto de controversia y de opiniones encontradas. En la actualidad existen tratamientos taxonómicos completos que establecen de manera fehaciente la identidad de las especies de bambúes presentes en la Argentina (Guerreiro and Vega 2019; Rúgolo 2016). En nuestro país habitan cinco géneros nativos: *Chusquea* Kunth, *Colantheia* McClure and E. W. Sm., *Guadua* Kunth, *Merostachys* Spreng. y *Rhipidoeladum* McClure. Estos géneros comprenden 23 especies (Rúgolo 2016) distribuidas en dos regiones fitogeográficas: la Región Neotropical y la Región Antártica (Cabrera 1971, 1976) (Tabla 1).

En la Región Neotropical, la presencia de bambúes leñosos se destaca en el Dominio Amazónico, en la Provincia de las Yungas y en la Provincia Paranaense. La Provincia de las Yungas, en el noroeste de la Argentina, ocupa las laderas orientales de las Sierras Subandinas, entre 400 y 3000 m s. n. m. Esta variación en altura se relaciona también con un incremento en la precipitación media anual (de 600 a 3000 mm), que, en gran medida, determina una distribución de la vegetación en pisos altitudinales. El tipo de vegetación dominante es la selva nublada con grandes árboles, lianas y epífitas, con un estrato inferior de arbustos y hierbas (Oyarzabal et al. 2018). Especies de dos géneros de bambúes leñosos habitan en el Distrito de las Selvas Montanas,

Tabla 1. Distribución geográfica de las especies de bambúes leñosos nativos de la Argentina.

Table 1. Geographical distribution of woody bamboo species native to Argentina.

Especie	Región fitogeográfica	Dominio	Provincia	Distrito
<i>Chusquea andina</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Pehuén
<i>C. argentina</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Valdiviano
<i>C. culeou</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Bosque caducifolio
<i>C. deficiens</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas
<i>C. egluma</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas
<i>C. floribunda</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas
<i>C. juergensii</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>C. lorenziana</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas
<i>C. montana</i> f. <i>montana</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Valdiviano
<i>C. quila</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Valdiviano
<i>C. ramosissima</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>C. tenella</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>C. valdiviensis</i>	Antártica	Subantártico	Subantártica	Valdiviano
<i>Colantheia rhizantha</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>Guadua chacoensis</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>G. paraguayana</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>G. tagoara</i> subsp. <i>tagoara</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>G. trinii</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>G. variegata</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>Merostachys clausenii</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>M. multiramea</i>	Neotropical	Amazónico	Paranaense	Selvas Mixtas
<i>Rhipidoeladum neumannii</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas
<i>R. racemiflorum</i>	Neotropical	Amazónico	Yungas	Selvas Montanas

caracterizadas por ser húmedas y sombrías. El género *Rhipidocladum* se encuentra representado por dos especies: *R. neumannii* Sulekic Rúgolo y L. G. Clark, y *R. racemiflorum* (Steud.) McClure, que crecen a 600-700 m s. n. m., en barrancos, generalmente apoyantes sobre la vegetación. El género *Chusquea* presenta en el distrito cuatro especies: *C. deficiens* Parodi y *C. lorentziana* Griseb., que habitan en el estrato intermedio de la selva, y *C. egluma* Guerreiro y Rúgolo, y *C. floribunda* Guerreiro y Rúgolo, que se encuentran en pastizales de neblina, por encima de 2100 m s. n. m. (Guerreiro and Rúgolo 2013; Rúgolo and Guerreiro 2016).

En la Provincia Paranaense, en el noreste de la Argentina, el tipo de vegetación predominante es la selva. Hay también bosques de albardón, bosques en galería, pastizales y matorrales de leguminosas. Esta es probablemente la provincia fitogeográfica del país con mayor riqueza específica vegetal (Oyarzabal et al. 2018). Las selvas marginales se extienden hacia el sur formando galerías a lo largo de los ríos Paraná y Uruguay, y en relación con los cursos de agua en Formosa, Chaco, Corrientes, Santa Fe y Entre Ríos. El clima cálido y húmedo presenta una temperatura media anual de 20-21 °C y precipitaciones que pueden alcanzar 2000 mm anuales. Durante los inviernos se pueden producir heladas. En el Distrito de las Selvas Mixtas habitan los bambúes leñosos, representados

por cuatro géneros: *Chusquea*, *Colantheia*, *Guadua* y *Merostachys*. *Chusquea ramosissima* Lindm., de comportamiento invasor, y *C. tenella* Nees forman densas matas apoyantes en la vegetación del sotobosque; *C. juergensii* Hack. crece a la orilla de arroyos. *Colantheia rhizantha* (Hack.) McClure es una especie poco frecuente que habita en la selva de Misiones. *Guadua chacoensis* (Rojas Acosta) Londoño y P. M. Peterson (Figura 1a), con gruesas cañas huecas y espinosas, forma matas de gran altura en la zona marginal de la selva y en el borde de ríos y arroyos. *Guadua paraguayana* Döll ocupa el estrato arbustivo, al igual que *G. trinii* (Nees) Nees ex Rupr. (Figura 1b,c), que se extiende desde Misiones hacia el sur en las selvas en galería, llegando hasta el norte de la provincia de Buenos Aires. *Guadua tagoara* (Nees) Kunth subsp. *tagoara* habita en Misiones, en áreas próximas a ríos y arroyos. *Guadua variegata* Lizarazu, endémica de Misiones, forma grandes matas y se caracteriza por sus hojas notablemente variegadas. En Misiones habitan dos especies de *Merostachys*: *M. clausenii* Munro y *M. multiramea* Hack. Se caracterizan por sus cañas huecas y apoyantes (Rúgolo and Guerreiro 2016).

En la Región Antártica, los bambúes leñosos habitan en el Dominio Subantártico, exclusivamente en la Provincia Subantártica, en tres distritos: el Distrito del Pehuén, el Distrito del Bosque Caducifolio y el Distrito Valdiviano (Cabrera 1976). El Distrito del

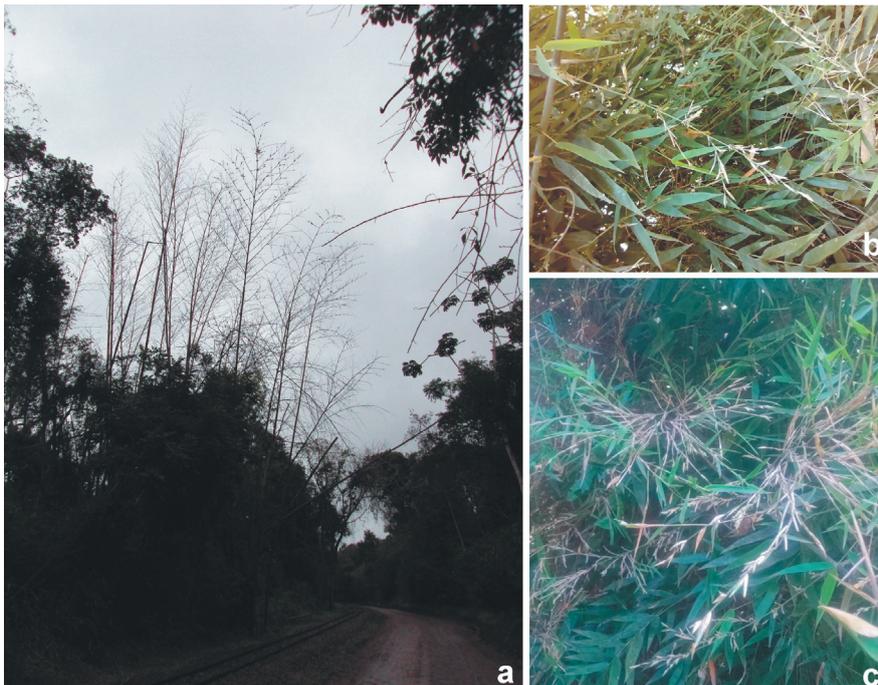


Figura 1. a) Ejemplares senescentes de *Guadua chacoensis* luego de la floración, Parque Nacional Iguazú, Misiones, julio de 2010. b y c) Ejemplares de *Guadua trinii* en floración, Parque Nacional Iguazú, Misiones, noviembre de 2021.

Figure 1. a) *Guadua chacoensis* dead clumps after flowering, Iguazú National Park, Misiones, July 2010. b and c) *Guadua trinii* flowering clumps, Iguazú National Park, Misiones, November 2021.

Pehuén se extiende por el centro-oeste de la provincia de Neuquén desde las laderas del volcán Copahue hasta el extremo occidental del Lago Lolog. El bosque de pehuén (*Araucaria araucana* [Molina] C. Koch) es la unidad vegetal predominante, asociado en parte con la lenga (*Nothofagus pumilio* [Poepp. and Endl.] Krasser). *Chusquea andina* Phil. ocupa en esa región espacios abiertos periféricos del bosque de araucaria y adopta una forma arbustiva con cañas rígidas de ramificaciones densas y breves.

El Distrito del Bosque caducifolio está caracterizado principalmente por la presencia de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. y *N. pumilio*, que asciende hasta 1800 m s. n. m. También hay bosques de *N. alpina* (Poepp. and Endl.) Oerst., *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst., *N. obliqua* (Mirb.) Oerst., *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. and Bizzarri y *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnston. (Oyarzabal et al. 2018). En estos bosques, *Chusquea culeou* E. Desv. (Figura 2) ocupa el estrato arbustivo y alcanza hasta 6-7 m de altura, con ramificaciones erectas y la porción distal péndula.

El Distrito Valdiviano, o selva pluvial templada (Oyarzabal et al. 2018), es muy reducido y se limita a una franja discontinua en Neuquén, Río Negro y Chubut, en las orillas de lagos o valles transversales que desaguan en el océano Pacífico (i.e., Brazo Blest del Lago Nahuel Huapi, Laguna Frías,



Figura 2. Ejemplares florecidos de *Chusquea culeou*, Villa Mascardi, Río Negro, enero de 2011.

Figure 2. *Chusquea culeou* flowering clumps, Villa Mascardi, Río Negro, January 2011.

Lago Futalaufquen, oeste del Lago Puelo). Presenta una precipitación media anual que puede superar los 4000 mm. La especie arbórea característica de este distrito es *N. dombeyi*. En el sotobosque domina el género *Chusquea*, que alcanza su límite más austral a los 42° S en la Argentina y aproximadamente a los 47° S en Chile. Se destacan *C. argentina* Parodi (Figura 3), *C. montana* Phil. f. *montana* y *C. valdiviensis* E. Desv. Por su parte, *Chusquea quila* Kunth ha sido hallada en forma aislada (Rúgolo and Guerreiro 2016).

La morfología compleja y el comportamiento de floración inusual que muestran la mayoría de las especies de bambúes son probablemente consecuencia de adaptaciones a los diversos hábitats que ocupan (BPG 2012). Este artículo intenta reunir todo lo que se sabe sobre el misterio no resuelto de la floración de los bambúes leñosos. Ningún trabajo por sí solo puede responder todas las preguntas relacionadas con este tema, pero el objetivo aquí es reunir el conocimiento actual de la floración de los bambúes, con énfasis en las especies nativas de la Argentina.

LA FLORACIÓN DE LOS BAMBÚES

El aspecto menos conocido de los bambúes es su fenología reproductiva. El patrón de reproducción sexual de las especies de bambúes difiere tanto en el grado o proporción de individuos florecidos como en el tiempo transcurrido entre los eventos de floración y el área en la que ocurren. Esta variabilidad va desde floraciones continuas —en las que todos los individuos florecen anual o estacionalmente sin la posterior senescencia— hasta eventos de floración masiva, en los que todos los individuos de una especie en un área determinada florecen y mueren sincrónicamente (Franklin 2004; Guerreiro 2014, 2016; Janzen 1976; Judziewicz et al. 1999; Zheng et al. 2020). Dada esta variabilidad, se describieron cuatro hábitos de floración principales (Zheng et al. 2020). La floración aislada o esporádica a intervalos irregulares involucra solo a unos pocos individuos de una o más poblaciones y no implica necesariamente la muerte de la planta (Zheng et al. 2020). La floración masiva o gregaria involucra a la mayoría de los individuos de una o varias poblaciones, que florecen sincrónicamente; estos eventos de floración masiva pueden durar varios años (Campbell 1985; Janzen 1976; Judziewicz et al. 1999; Zheng et al. 2020). Otras especies exhiben floración aislada junto con eventos de floración



Figura 3. Floración de *Chusquea argentina*. a y b) Floración masiva en Puerto Blest, Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Negro, enero de 2012. c y d) Floración de ejemplares aislados en Villa La Angostura, Neuquén, enero de 2019.

Figure 3. Flowering of *Chusquea argentina*. a and b) Massive flowering in Puerto Blest, Nahuel Huapi National Park, Río Negro, January 2012. c and d) Isolated flowering clumps in Villa La Angostura, Neuquén, January 2019.

masiva. Finalmente, la floración parcial por lo general ocurre en una distribución irregular, y el grado de floración oscila entre aislada y gregaria (Zheng et al. 2020).

Dentro del reino vegetal, el fenómeno de la floración masiva —y en algunos casos, a intervalos regulares— no es inusual, como se observa en algunas especies de Acanthaceae (Ramanayake 2006), Cycadaceae (Jones 1993) y varias especies de Dipterocarpaceae (Janzen 1976; Sakai 2002). Por otro lado, existen especies vegetales monocárpicas que poseen una estrategia de reproducción sexual que se distinguen por un único episodio reproductivo antes de la muerte. Esta característica se encuentra en varias especies de las familias Arecaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Fabaceae, Poaceae, entre otras (Kitajima and Augspurger 1989). Por lo tanto, esta característica tampoco es inusual. Sin embargo, solo ciertas especies de bambúes leñosos exhiben ambos comportamientos de floración, siendo masivos y monocárpicas.

Las especies de bambúes que muestran un patrón de floración masivo y cíclico luego de un largo período de crecimiento vegetativo son las más interesantes desde el punto de vista biológico. Los eventos de floración masiva ocurren a intervalos

aproximadamente regulares y son seguidos por la muerte de los individuos que florecen (Alam 2008; McClure 1996). La floración puede ser sincrónica y cubrir un área de gran extensión (Gielis et al. 1999; Janzen 1976). Por ejemplo, la floración masiva de *Chusquea culeou* durante la primavera-verano de 2000-2001 se extendió a lo largo de 2000 km² de bosques templados en la región andino-patagónica del sur de la Argentina y Chile (Giordano et al. 2009; Marchesini et al. 2009; Muñoz et al. 2012; Sanguinetti and García 2001). Asimismo, la floración masiva de *Chusquea valdiviense* en 1990-1992 abarcó 12000 km² en el sur de Chile (Gallardo and Mercado 1999). En ocasiones se observó una progresión geográfica del fenómeno de la floración a lo largo del rango de distribución de una especie (Alam 2008; Franklin 2004; Stern et al. 1999).

El intervalo de tiempo entre dos eventos de floración masiva en una especie determinada se considera su ciclo de vida o período de floración, y es diferente para cada especie (Alam 2008). Muchos bambúes crecen vegetativamente durante algunos años antes de florecer, mientras que otros superan los 100 años (Janzen 1976). La duración del ciclo de vida se ha determinado en muy pocas especies. El ejemplo más claro de periodicidad fue documentado por Kawamura (1927), quien

describió 7 eventos de floración masiva del bambú japonés, *Phyllostachys reticulata* (Rupr.) K. Koch., desde el año 813 a intervalos de 120 años.

Son muy pocas las personas que pudieron observar el ciclo de vida completo de un bambú, desde la germinación de la semilla hasta su floración y muerte. Parodi (1955) relata que luego de la floración masiva de *Guadua trinitii* en la zona del Delta del Río Paraná, en los años 1922-1923, se colectaron numerosas plántulas y se cultivaron en el Jardín Botánico de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, desarrollándose vigorosamente. A fines de 1952 comenzó la floración de estos individuos cultivados, que se prolongó hasta el verano de 1954; luego, las plantas murieron. Parodi (1955) afirmó: "Desde finales de 1922, cuando surgieron estas plántulas, hasta finales de 1952, cuando florecieron, transcurrieron exactamente 30 años, que es, por tanto, la longevidad de esta especie". Asimismo, Vega y Cámara Hernández (2008) reportaron la floración de ejemplares de *Guadua chacoensis* cultivados en la mencionada institución por 28 años, luego de que las plántulas fueran recolectadas en Misiones y llevadas al Jardín Botánico.

La estimación de los ciclos de floración se basa principalmente en registros de floración pasados (Alam 2008). Los especímenes de herbario pueden solucionar la falta de observaciones de campo directas, ya que actúan como testimonios valiosos para reconstruir fechas de floración (Lavoie and Lachance 2006; Pohl 1991). De esta manera, la duración del ciclo de vida de una especie de bambú leñoso se puede estimar en base a registros que dan evidencia de eventos de floración pasados, fácilmente disponibles en colecciones botánicas guardadas en los herbarios de museos, en universidades y en otras instituciones alrededor del mundo. Estos registros han constituido una herramienta muy valiosa para obtener información sobre las especies que habitan en la Argentina. En la mayoría de los casos, en los ejemplares de herbario falta información sobre la extensión de la floración, por lo que no todo registro de floración debe ser considerado una floración masiva. Se considera que una especie experimenta una floración masiva solo si se realizaron múltiples colecciones en una determinada población o existe información definitiva sobre la naturaleza de la floración, ya sea por observación directa o referencia en la literatura (Clark 1989).

Poco se sabía sobre los períodos de floración de los bambúes leñosos nativos de la Argentina. Con la información obtenida del estudio de especímenes de herbario conservados en colecciones botánicas de las instituciones más importantes de la Argentina y el mundo, además de una extensa búsqueda bibliográfica, se determinó la ocurrencia de episodios de floración masiva de bambúes leñosos en la Argentina (Guerreiro 2014, 2016). Asimismo, sobre la base de estos datos se calculó la duración del ciclo de vida de cada especie registrando los intervalos de tiempo entre los eventos de floración informados. Este método, originalmente utilizado por Kawamura (1927), consiste en el cálculo del intervalo de tiempo transcurrido entre los eventos de floración registrados en una misma área para una misma especie, esperando encontrar un intervalo recurrente. Sin embargo, cuando se trabaja con datos históricos, la falta de registros cronológicos completos es muy frecuente, lo que puede resultar en la obtención de intervalos de tiempo de muy distinta duración. En esos casos, es válido asumir que existieron otros eventos de floración intermedios que no fueron debidamente registrados, lo que conduce a la obtención de un intervalo aproximadamente regular (Guerreiro and Lizarazu 2010; Kawamura 1927; Pohl 1991). Siguiendo estos pasos fue posible reconstruir la historia de floraciones masivas de 16 especies de bambúes leñosos nativos de la Argentina, desde el siglo XIX hasta nuestros días y, así, estimar la duración del ciclo de vida de cada especie. La Tabla 2 muestra los resultados del trabajo de recopilación de datos de floración durante los últimos 10 años. Claramente, estos datos no son definitivos. La floración de los bambúes es una situación excepcional, lo que dificulta su verificación adecuada.

Cabe destacar la importancia de los registros históricos para este tipo de trabajos. Si bien la gran mayoría de los datos recopilados corresponden a eventos de floración masiva de bambúes ocurridos a lo largo del siglo XX y en la primera década del siglo actual, un pequeño porcentaje de los datos recuperados dan evidencia de eventos de floración ocurridos durante los siglos XVIII y XIX. El registro de floración más antiguo obtenido a partir de un espécimen de herbario de una especie presente en la Argentina es del año 1818, el cual se encuentra en la colección botánica del Muséum National D'Histoire Naturelle en París, Francia. Se trata de un espécimen de *Chusquea ramosissima*, colectado

Tabla 2. Ciclos de floración estimados y fecha probable del próximo evento de floración masiva de especies de bambúes leñosos nativos de la Argentina.**Table 2.** Estimated flowering cycles and approximate date of the next mass flowering event of bamboo species native to Argentina.

Especie	Ciclo de floración estimado (años)	Fecha probable de la próxima floración masiva	Referencia
<i>Chusquea argentina</i> Parodi	77	2087	Guerreiro y Rúgolo (2020)
<i>C. culeou</i> E. Desv.	62	2062	Pearson et al. (1994), Holz y Palma (2012), Guerreiro (2014)
<i>C. lorentziana</i> Griseb.	32	2036	Guerreiro (2014)
<i>C. montana</i> f. <i>montana</i> Phil.	41	2026	Guerreiro (2014)
<i>C. quila</i> Kunth	45	2037	González et al. (2002), Muñoz y González (2009), Guerreiro (2014)
<i>C. ramosissima</i> Lindm.	29	2033	Montti et al. (2011, 2014), Guerreiro (2014)
<i>C. tenella</i> Nees	16	2032	Guerreiro (2014)
<i>Guadua chacoensis</i> (Rojas) Londoño y P. M. Peterson	31	2037	Vega y Cámara Hernández (2008), Guerreiro (2014)
<i>G. paraguayana</i> Döll	38	2051	Guerreiro (2014)
<i>G. trinii</i> (Nees) Nees ex Rupr.	31	2049	Guerreiro (2014), Guerreiro et al. (2020)
<i>Merostachys clausenii</i> Munro	32	2037	Guerreiro (2014)
<i>M. multiramea</i> Hack.	32	2037	Guerreiro (2014)
<i>Rhipidocladum neumannii</i> Sulekic, Rúgolo y L. G. Clark	21	2030	Guerreiro (2014)
<i>R. racemiflorum</i> (Steud.) McClure	16	2037	Pohl (1991)

en Minas Gerais, Brasil, por Auguste de Saint-Hilaire. El registro de floración más antiguo obtenido a partir de recopilación bibliográfica da evidencia del evento de floración masiva de *Chusquea quila* en el sur de Chile en 1795 (Gunckel 1948).

A veces, las especies de bambúes pueden mostrar floración aislada de algunos individuos en el período de tiempo entre eventos de floración masiva. En esas especies, en cualquier momento es posible encontrar un individuo de una determinada población en flor. La proporción de especímenes reproductivos es baja y varía anualmente (Clark 1989; McClure 1996). Este es el caso, por ejemplo, de *Chusquea argentina* (Figura 3c,d), *C. culeou* (Guerreiro 2014, 2016) y *C. ramosissima* (Montti et al. 2011, 2014). Sin embargo, también puede ocurrir lo contrario. En ciertas ocasiones, durante un episodio de floración gregaria, unos pocos individuos pueden persistir en su estado vegetativo por razones desconocidas (Ramanayake 2006). Esto fue informado en *C. ramosissima* por Montti et al. (2011, 2014) y en *C. argentina* (Guerreiro and Rúgolo 2020). Está claro que el comportamiento de floración varía en gran medida incluso en especies relacionadas filogenéticamente (Judziewicz et al. 1999).

A ciertas especies de bambúes se las considera monocárpicas facultativas, lo

que significa que después de producir las semillas, las plantas pueden morir o reanudar su crecimiento vegetativo (Judziewicz et al. 1999). Montti et al. (2011) mostraron que no todos los individuos de *C. ramosissima* murieron después del evento reproductivo. Guerreiro (2014) reportó la floración aislada de un espécimen de *C. culeou*, que luego continuó su crecimiento vegetativo. Además, un espécimen de *G. chacoensis* floreció en el último episodio de floración gregaria de 2004-2008, pero, a diferencia de todos los demás individuos de la población, no murió. Este espécimen ahora es parte de la cohorte actual (observación personal).

En todos los lugares donde habitan los bambúes se encuentran relatos similares de floraciones masivas. Esto llevó a formular hipótesis sobre las fuerzas evolutivas que conducen a los bambúes a florecer, producir semillas y morir sincrónicamente a intervalos que se miden en décadas. Janzen (1976) hipotetizó que la floración masiva es una estrategia por la cual los bambúes saturan a sus depredadores de semillas con más semillas de las que pueden consumir, por lo que algunas logran escapar de la depredación para germinar y dar origen a una nueva generación que manifestará el mismo intervalo de crecimiento vegetativo que sus parentales, perpetuando así la sincronía. Este autor propuso que la floración masiva

en una especie es producto de la selección estabilizadora, en la que la depredación intensa de semillas durante la floración no sincrónica y la saciedad de los depredadores durante la floración sincrónica claramente favorecen la sincronía. Actualmente, esta hipótesis es muy aceptada. Además, en las plantas de floración masiva —y especialmente aquellas que son polinizadas por el viento, como la mayoría de los bambúes (Judziewicz et al. 1999) —, la sincronía también puede ser ventajosa, ya que aumenta las tasas de polinización cruzada (Koenig and Ashley 2003). La reproducción sincrónica tiene numerosas ventajas adaptativas demostradas: mayores tasas de polinización, mayor atracción de dispersores de semillas y menor depredación de semillas (Crone et al. 2011).

Campbell (1985) realizó una revisión de los ciclos de vida de 20 especies de bambúes, principalmente del sudeste asiático, aunque también incluyó datos de taxones americanos. El autor observó una concentración notable de intervalos de floración múltiplos de 15-16 años. Este patrón singular también fue observado en bambúes sudamericanos (Guerreiro 2014, 2016). En la mayoría de las especies con evidencias de floraciones masivas regulares, la duración de los ciclos de vida es múltiplo de 15-16, siendo el intervalo de ~30 años el más común (Tabla 2).

Por lo tanto, los ciclos de floración parecen estar agrupados estrechamente en números que se pueden factorizar en pequeños números primos (Goles et al. 2021). Veller et al. (2015) propusieron un modelo matemático simple para explicar la evolución de los intervalos de floraciones masivas de los bambúes. Este modelo plantea que, en una fase inicial, la sincronización en un intervalo de unos pocos años (e.g., 3 o 5) podría ocurrir de manera natural en una población de floración anual cuando se cumplen dos condiciones. Primero, las plantas que esperan más tiempo para florecer acumulan mayor cantidad de recursos energéticos para luego invertirlos en la producción de mayor cantidad de semillas (Fenner 1985). Segundo, la depredación potencial de semillas representa una proporción significativa de la producción total de semillas.

Una vez que la sincronización se ha establecido en la población, la selección estabilizadora mantendría la sincronía (Janzen 1976). Más tarde, surgirían linajes de múltiplos del intervalo inicial, los cuales

se seleccionarían y fijarían en la población siempre que se cumplan las condiciones antes mencionadas. Así, el ciclo de floración evoluciona a un múltiplo de su lapso de sincronización original. Luego, pequeñas multiplicaciones posteriores del lapso de sincronización original darían como resultado los extensos ciclos de floración que se observan en la actualidad (Veller et al. 2015).

Estimar la duración del ciclo de vida de una especie de bambú permite predecir las fechas probables de futuros eventos de floración (Tabla 2). Algunas de las predicciones planteadas en Guerreiro (2014) se han cumplido. Por ejemplo, *Chusquea tenella* floreció en 2016 en el noreste de Argentina y en el sur de Brasil (in herb.; J. I. Areta, comunicación personal; H. Keller, comunicación personal). Guerreiro et al. (2020) reportaron la floración de especímenes naturales y cultivados de *Guadua trinii* y confirmaron su período de floración.

Claramente, muchas especies de bambúes exhiben ciclos de floración regulares. Aun más interesante es que los ciclos de floración de diferentes especies parecen estar sincronizados. En múltiples oportunidades se registraron floraciones masivas simultáneas de diferentes especies. Esto fue documentado por Campbell (1985), quien notó “cierta sincronía entre especies, con una periodicidad general de ca. 30 años en el este de Asia”. Pohl (1991) registró la floración simultánea de *Rhipidocladum pittieri* (Hack.) McClure y *R. racemiflorum* en dos ocasiones, 1973 y 1989. Además, *Chusquea foliosa* L. G. Clark, *C. patens* L. G. Clark, *C. subtilis* Widmer and L. G. Clark, *C. talamancensis* Widmer and L. G. Clark y *C. tomentosa* Widmer and L. G. Clark florecieron masivamente en sincronía desde 1987 hasta 1990 (Widmer 1997, 1998). Con respecto a las especies nativas del Cono Sur, *Chusquea lorentziana*, *C. ramosissima*, *Guadua chacoensis*, *Merostachys clausenii* y *M. multiramea*, todas con ciclos de vida de ~30 años, florecieron masiva y simultáneamente en varias ocasiones durante los últimos 75 años (Guerreiro 2014). Esto puede interpretarse, según Campbell (1985), como “evidencia de una tendencia general sincrónica a escala continental”.

Está claro que la floración de los bambúes sigue siendo uno de los mayores misterios botánicos. Las fuerzas selectivas que explican el patrón de floración masiva aún son poco conocidas e, incluso, insatisfactorias para muchas de las especies de bambúes, lo cual no es sorprendente dada la enorme diversidad

de patrones de floración que presentan. La sincronía reproductiva entre los individuos de una especie es un fenómeno generalizado tanto en plantas como en animales. En general, esta sincronía coincide con una estación más favorable para la reproducción y la supervivencia de la nueva generación (Ims 1990). La floración masiva a largos intervalos exhibida por algunas especies de bambúes representa un caso extremo de tal sincronía.

HIPÓTESIS 1: DETERMINANTES AMBIENTALES

Una de las preguntas fundamentales para los investigadores es hasta qué punto los procesos biológicos están influenciados por factores externos. Evaluar qué factor ambiental da como resultado la floración de una planta se vuelve mucho más interesante y difícil cuando se trata de plantas que florecen después de un largo período vegetativo, y más aun cuando todas las plantas en un área florecen de forma simultánea, como los bambúes leñosos. La complejidad del comportamiento de la floración que muestran muchas especies ha generado discusión sobre las causas de la aparición repentina de este proceso. Los bambúes de floración masiva permanecen en estado vegetativo durante muchos años antes de, según lo definió Janzen (1976), “embarcarse en un episodio suicida de reproducción sexual”.

Ciertos factores ambientales que se dan sobre grandes extensiones, como la temperatura o el fotoperíodo, actúan como desencadenantes de mecanismos fisiológicos que activan la reproducción e inducen la floración en la mayoría de las plantas (Ramanayake 2006). Sin embargo, en los bambúes, los factores que inducen la floración todavía son inciertos. Se propusieron muchos, pero ninguno tiene aceptación general. Una de las teorías más antiguas propone la sequía como la causa de la floración masiva (Morris 1886). La coincidencia de un evento de floración de un bambú con condiciones de sequía extrema en ciertas áreas del sureste de Asia dio lugar a la idea de que tal floración es provocada por la escasez de lluvias (Gadgil and Prasad 1984). Esta coincidencia también se registró en nuestro país, en la Región Andino-Patagónica, donde habitan *Chusquea culeou* y *C. montana*, entre otros. Al analizar los conjuntos de datos climáticos anuales de las áreas donde se observaron eventos de floración masiva de estas especies, se identificó un período de

sequía severa dos años antes de los eventos de floración de cada especie (Guerreiro 2013). Según Campbell (1985), en condiciones de sequía el crecimiento declinaría y resultaría el momento óptimo para producir semillas. Además, las plántulas pueden ser más tolerantes a la sequía que la generación parental debido a las tasas de transpiración más bajas.

Sin embargo, también se registró el fenómeno contrario. Es decir, la existencia de un período de exceso de precipitaciones previo al evento de floración masiva de una especie. Esto se observó antes de los eventos de floración de *Chusquea abietifolia* Griseb. ocurridos en Jamaica en 1918 y 1948-49 (Seifríz 1920, 1950). La misma situación se registró en el noreste de la Argentina, antes de los episodios de reproducción masiva de *C. ramosissima*, *G. chacoensis* y *M. clausenii* ocurridos en la década de 1970 y en los primeros años del presente siglo (Guerreiro 2013, 2016).

En nuestro país existen datos meteorológicos en forma continua desde la década de 1960. Por lo tanto, y a pesar de que se registraron varios eventos de floración masiva de muchas especies a lo largo del siglo XX, las posibilidades de vincular los eventos de floración masiva con variables meteorológicas son acotadas debido a la falta de registros climáticos detallados y confiables a largo plazo. Esta es una limitación común en los estudios fenológicos descriptivos (Forrest and Miller-Rushing 2010).

Es natural preguntarse por qué los bambúes florecen de forma masiva y periódica, y es lógico preguntarse por qué diferentes especies de bambúes florecen al mismo tiempo una y otra vez. Si se quiere considerar un factor ambiental como posible causa de este fenómeno, se debe especular con un factor climático que actuaría cíclicamente a escala continental. Desde hace muchos años se sabe que existen patrones de variabilidad climática que actúan a escala hemisférica; es decir, su influencia se extiende en todo el hemisferio sur. El ejemplo más conocido es el fenómeno El Niño-Oscilación del Sur. Este fenómeno es un patrón climático recurrente que involucra cambios en la temperatura de la superficie del mar y en la presión atmosférica adyacente a través del Océano Pacífico ecuatorial. Este patrón oscilante es uno de los fenómenos climáticos más importantes de la Tierra debido a su capacidad para cambiar la circulación atmosférica global, que a su vez influye en la temperatura y las precipitaciones en todo el

mundo. Afecta sobre todo a América del Sur, tanto en las costas del Océano Atlántico como en las del Pacífico, provocando anomalías climáticas. La intensidad de este fenómeno se puede medir utilizando varios métodos. En los últimos años, el más empleado es el Índice de Oscilación del Sur, que se calcula en base a las diferencias de presión atmosférica observadas al nivel del mar entre la isla de Tahití y la ciudad de Darwin, en Australia (Johnson 2013; Meng et al. 2018; Trenberth 1997; Trenberth and Stepaniak 2001; Trenberth and Fasullo 2013).

Otro ejemplo de un patrón de variabilidad climática menos conocido, pero muy estudiado en los últimos años, es la Oscilación Antártica o Modo Anular del Sur. Este fenómeno se caracteriza por la alternancia a gran escala de la masa atmosférica entre la presión superficial de latitudes medias y altas. Los efectos de este fenómeno van desde diferentes aspectos del clima del hemisferio sur —incluidas las temperaturas y las precipitaciones (Bettoli et al. 2012; Silvestri and Vera 2003)— hasta la abundancia de fitoplancton y cambios en los ciclos biogeoquímicos al alterar los patrones de circulación oceánica (Butler et al. 2007; Lovenduski and Gruber 2005). Un índice objetivo que mide la intensidad de la Oscilación Antártica se define como la diferencia de la presión atmosférica media zonal al nivel del mar entre 40° S y 65° S (Gong and Wang 1999).

Un estudio reciente arroja evidencia que vincula los ciclos reproductivos supra anuales de producción masiva de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch y los fenómenos oscilatorios climáticos de grandes escalas antemencionados: El Niño-Oscilación del Sur y la Oscilación Antártica (Mundo et al. 2021). Con respecto a los bambúes, un dato interesante es la observación de valores negativos del Índice de Oscilación Antártica previos a la floración masiva y simultánea de 5 especies diferentes de bambúes leñosos en la Argentina en dos ocasiones: 1972 y 2002 (Guerreiro 2013). Por supuesto, esto es solo un dato. Estos resultados no son concluyentes, dado que los conjuntos de datos históricos y climáticos son fragmentarios. Sin embargo, se los puede considerar como indicios que describen una situación que deberá seguirse en el tiempo y tomarse en consideración en estudios futuros.

Anecdóticamente, otras posibles 'causas' ambientales de la floración de los bambúes que

se han propuesto, pero que no alcanzaron gran adhesión, son los ciclos de manchas solares, los ciclos de incendios forestales y el agotamiento de los nutrientes del suelo. En el primer caso, Suessenguth (1925 [citado en Kawamura 1927]) sugirió la existencia de una relación entre la floración y el aumento de manchas solares, y Gunckel (1948) afirmó que "el sol es la causa última de todos los fenómenos que ocurren en la naturaleza con asombrosa regularidad". Keeley y Bond (1999) plantearon la hipótesis de que la muerte masiva de bambúes después de la floración produce una carga de combustible generalizada que aumenta enormemente el riesgo de posibles incendios forestales. Esta estrategia mejora la disponibilidad de recursos para el reclutamiento de plántulas y reanuda el ciclo de sucesión para promover la subsistencia de la nueva generación. Sin embargo, no hay evidencia que apoye ninguna de estas hipótesis. Por otro lado, la hipótesis de la falta de nutrientes en el suelo como desencadenante de la floración no podría aplicarse a especies que presentan floración masiva. Es casi imposible que todos los individuos que se encuentran en un área de cientos de km² agoten de manera simultánea los recursos del suelo en el que están creciendo.

HIPÓTESIS 2: DETERMINANTES GENÉTICOS

En la literatura existen múltiples registros de especímenes de bambú que fueron recolectados de una población natural, llevados a diferentes partes del mundo, y que florecen en sincronía con la población parental, así como con individuos que se encuentran en otros lugares distantes. Por ejemplo, los especímenes de *Chusquea abietifolia* llevados desde Jamaica al Royal Botanic Gardens en Kew, Inglaterra, florecieron en 1883 y murieron en 1884-1885, al mismo tiempo que sus congéneres en las montañas de la isla caribeña (Bean 1907; Morris 1886; Seifriz 1923, 1950; Tucker 1988). Guerreiro et al. (2020) describen una situación similar al reportar la floración de especímenes de *G. trinii* (Figura 1b,c) cultivados en el Jardín Botánico Lucien Hauman de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. Hace casi 100 años, después de un episodio de floración gregaria, varias plántulas de esta especie fueron llevadas al Jardín Botánico. Desde entonces, ha estado floreciendo y muriendo cíclicamente en un período de 30-33 años. Otro ejemplo es el de *Pseudosasa japonica*

(Siebold and Zucc. Ex Steud.) Makino ex Nakai, originaria de Japón y cultivada en la Argentina, que floreció simultáneamente en África, Europa y Japón (Rúgolo de Agrasar 1991).

Al parecer, al menos en estos casos, la floración sincrónica ocurre independientemente del tamaño de la planta, la fertilidad o humedad del suelo, la exposición al sol, los factores climáticos, etc. Estos eventos de floración sincrónica en diversos ambientes indicarían que la floración no es causada por factores ambientales, sino que estaría determinada por algún tipo de 'reloj interno' típico de cada especie de bambú (Janzen 1976; Kawamura 1927; Simmonds 1980). Para explicar este fenómeno, algunos autores propusieron que existe un mecanismo endógeno de bases genéticas, relativamente inmune a las influencias ambientales, que estaría relacionado con el paso del tiempo. Este mecanismo sería independiente de la historia, del estado de la planta o de su entorno. Es decir, después de cierto tiempo, la planta experimenta una etapa de desarrollo en la que es capaz de florecer (Janzen 1976; Kawamura 1927; Simmonds 1980). Este reloj interno determinaría el momento de la floración, por ejemplo, iniciando la síntesis de hormonas cuando se alcanza un valor mínimo específico de una determinada variable.

La transición floral está controlada por una gran cantidad de genes. Se han identificado varios genes de bambúes homólogos a los de *Oryza sativa* L. y *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv., implicados en vías de floración bien conocidas, en diferentes especies de *Bambusa* Schreb., *Dendrocalamus* Nees y *Phyllostachys* Siebold y Zucc. (Biswas et al. 2016). Además, Wysocki et al. (2016) identificaron genes MADS-box expresados en varias especies de bambúes. La función de los genes MADS-box en el desarrollo de órganos florales se ha estudiado mucho utilizando especies modelo. Además, la expresión de algunos genes MADS-box puede afectar el momento de la floración (Ge et al. 2017; Shih et al. 2014). Varios artículos reportaron transcriptomas florales de diferentes especies de bambúes, extremadamente difíciles de obtener dada la infrecuencia e imprevisibilidad de la floración (Gao et al. 2014; Peng et al. 2013; Wysocki et al. 2016; Zhao et al. 2016).

La floración después de un cierto tiempo y los episodios reproductivos cíclicos regulares de muchas especies indican la existencia de

actividad genética relacionada con el tiempo (Ramanayake 2006). Sin embargo, aún no se han descubierto los mecanismos moleculares responsables de la floración relacionada con la edad. Investigaciones en varias especies de plantas perennes sugieren un papel importante de los microRNA en la permanencia en la etapa vegetativa durante mucho tiempo (Huijser and Schmid 2011). Existe una creciente evidencia de que los microRNA influyen en la capacidad de florecer, ya que su abundancia depende de la edad de la planta (Hyun et al. 2017). Con respecto a esto, se han descubierto seis microRNAs que pueden desempeñar funciones de control fundamentales en el desarrollo de las flores y en la transición floral en *Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houz. (Ge et al. 2017).

En paralelo, Gamuyao et al. (2017) demostraron que algunos de los genes que controlan el momento de la floración y el desarrollo floral están activos en la región meristemática apical de los brotes jóvenes de *Phyllostachys edulis*. La expresión de los genes relacionados con la floración en los brotes de bambú puede sugerir que estos siempre tienen el potencial de florecer. Por ello, la floración esporádica podría explicarse por la insensibilidad a las señales que inducen la floración o por la falta de una señal ambiental específica para promover la floración del bambú. La descripción general de los genes implicados en una ruta de floración específica en los bambúes aún no se ha completado. Muchos otros elementos adicionales pueden determinar el momento de la floración en última instancia (Dutta et al. 2018).

HIPÓTESIS 3: COMBINACIÓN DE FACTORES

Ya sea que se plantee la existencia de un reloj interno o la influencia del ambiente, no hay suficientes datos experimentales hasta el momento. Y la evidencia existente, para ambas posturas, sigue siendo "anecdótica y pobre, pero a la vez persuasiva" (Simmonds 1980). Por otro lado, ha surgido la idea de que estas teorías no serían opuestas, sino complementarias (Zheng et al. 2020). En muchas especies de plantas se descubrió que el estrés fisiológico que causan las perturbaciones ambientales (e.g., las sequías, el exceso de precipitaciones, la falta de nutrientes, el fuego, el daño físico, etc.) puede disparar el mecanismo interno de floración (Ramanayake 2006). Hace casi un siglo, ya se planteaba la

idea de que “cuando el bambú está cerca del momento de su reproducción, una temporada inusualmente seca (o húmeda) puede acelerar la formación de la yema floral” (Seifriz 1923). También se ha demostrado la existencia de un número de genes involucrados en integrar señales endógenas y ambientales para inducir la floración en algunas especies de plantas (Alam 2008; Hyun et al. 2017). Es posible que el umbral de estrés fisiológico requerido para inducir la floración de un bambú decrete a medida que se aproxima el momento ‘programado’ de floración. Por ello, si alguna alteración ambiental ocurriera poco antes de la floración ‘programada’, esta podría influir en el momento de la floración. Esto se puede deber a que el reloj interno podría estar ‘contando’ periodicidades ambientales, tales como la variación estacional de la temperatura o la humedad y, por lo tanto, son propensos a ‘errores de cálculo’ en el caso de irregularidades o perturbaciones ambientales (Franklin 2004). Una determinada etapa de desarrollo puede ser activada cuando el reloj interno alcanza un umbral o un estado químico o biológico en particular, y la tasa de progresión hacia dicho umbral puede depender de factores externos (e.g., la temperatura) o internos (e.g., metabólicos o químicos) (Rensing et al. 2001). En un rango de contextos evolutivos y ambientales, la selección natural podría favorecer las interacciones entre señales exógenas, endógenas y la predeterminación genética de los tiempos de desarrollo (Sakai et al. 2006). En conclusión, el alcanzar la madurez sexual es innato en cualquier especie de bambú, pero el momento en el que se alcanza puede ser sensible a influencias externas.

CONSECUENCIAS DE LAS FLORACIONES DE LOS BAMBÚES

Los bambúes son el único gran linaje de la familia Poaceae que habita en selvas tropicales y bosques templados. Hoy en día, luego de un largo proceso de diversificación y adaptación, existen más de 1698 especies de bambúes en todo el mundo, con muy diferentes hábitos y morfologías (Soreng et al. 2022). Algunas especies de bambúes pueden formar parte de la vegetación dominante en el ecosistema en el que habitan y, por lo tanto, juegan un papel biológico fundamental (Judziewicz et al. 1999; Lima et al. 2012). La respuesta integrada del ecosistema a los eventos de floración no se conoce de forma adecuada debido a la naturaleza poco frecuente y diversa de tales eventos y las complejas y múltiples

interacciones entre los procesos ecosistémicos (Montti et al. 2011).

En cualquier lugar donde los bambúes son una parte importante del sotobosque, su floración y muerte tienen un impacto notable en la estructura y la dinámica de la comunidad vegetal (Caccia et al. 2009; Campanello et al. 2007; González et al. 2002; Holz and Veblen 2006; Muñoz and González 2009; Muñoz et al. 2012). Además, muchos estudios demostraron que la floración y la muerte de los bambúes cambian sustancialmente las condiciones ambientales (e.g., aumentan la disponibilidad de luz en el sotobosque, cambian el patrón diario de temperatura y amplitud térmica, y alteran los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas forestales). Estos cambios en la disponibilidad de recursos promueven la germinación y la regeneración de las especies de árboles del dosel, al mismo tiempo que promueven el crecimiento de otras plantas del sotobosque (Austin and Marchesini 2012; Giordano et al. 2009; Marchesini et al. 2009; Montti et al. 2011). Estos estudios demostraron que estos eventos, aun siendo muy poco frecuentes, son un componente clave en la regeneración forestal de diversos ecosistemas. Sin embargo, la respuesta de la vegetación a estos eventos extraordinarios depende de las características ambientales y también de los patrones de floración de las especies involucradas (González et al. 2002; Holz and Veblen 2006).

Al mismo tiempo, la dinámica poblacional de las especies animales que obtienen alimento y refugio de los bambúes se ve alterada por completo después de un evento de floración. En todo el mundo, muchos mamíferos aprovechan los recursos alimenticios y de hábitat que brindan las especies de bambúes. El ejemplo más conocido es el de los osos panda (Nie et al. 2015, 2019). Tian et al. (2019) resaltaron la importancia de anticiparse y manejar los riesgos a largo plazo de la floración de los bambúes en relación con especies vulnerables, como el panda gigante. Entre 2020 y 2030, frente a la próxima floración de los bambúes, esta especie podría experimentar un riesgo elevado de escasez de alimento en su hábitat fragmentado, sin posibilidad de traslado a zonas circundantes. En América del Sur, varias especies de aves especialistas en bambúes sufren una fluctuación marcada en sus fuentes de hábitat y de alimento (Areta et al. 2009, 2013, 2016; Areta and Cockle 2012; Cockle and Areta 2013; Milesi et al. 2017).

En las culturas asociadas con el bambú, la floración se considera un mal presagio que provoca hambrunas, muertes masivas y desastres naturales (Ramanayake 2006). La naturaleza impredecible del evento de floración de un bambú, y la consiguiente muerte, se ha convertido en un desastre, sobre todo en el sudeste asiático. Por ejemplo: el suelo pierde su cobertura, lo que causa deslizamientos de tierra en zonas montañosas; la floración de especies de importancia económica provoca pérdidas cuantiosas en la industria del bambú; la floración en quintas, huertos y jardines familiares contamina el agua de pozos y estanques debido a la inmensa cantidad de flores caídas; los tallos senescentes tienden a colapsar sobre las casas y los cables eléctricos, y también son propensos a los incendios forestales (Janzen 1976; John and Nadgauda 2002; Ramanayake 2006; Zaitinvawra and Kanagaraj 2013).

La floración y la fructificación masiva de una especie de bambú produce grandes cantidades de semillas que quedan disponibles en el ambiente para la fauna granívora nativa, en su mayoría roedores (González and Donoso 1999). Estos disfrutan de este extraordinario suministro de alimento, lo cual provoca que aumente aceleradamente su densidad poblacional; ello desencadena un fenómeno conocido en todo el planeta, y que en América del Sur recibe el nombre de 'ratadas' (Gallardo and Mercado 1999; Jaksic and Lima 2003; Milesi et al. 2017; Murúa et al. 1996; Piudo et al. 2005; Piudo and Monteverde 2016). Las ratadas y su relación con las floraciones masivas de bambúes se documentaron en la literatura desde el 1800 (Jaksic and Lima 2003). Una vez que las semillas se agotan debido a su germinación o al consumo por la creciente cantidad de roedores, estos se trasladan a las poblaciones cercanas y consumen lo que encuentran a su paso (Gallardo and Mercado 1999; González-Canga and González 2006; John and Nadgauda 2002; Ramanayake 2006; Sridhara and Rajendran 2010; Zaitinvawra and Kanagaraj 2013). Además, algunas especies de roedores son reservorios de enfermedades emergentes que afectan a las poblaciones humanas (Jaksic and Lima 2003). Por ejemplo, en los bosques andino-patagónicos del sur de la Argentina y de Chile, el ratón de cola larga (*Oligoryzomys longicaudatus*) es de interés especial para la salud pública, ya que es el principal reservorio del Hantavirus, que causa la enfermedad conocida como Síndrome Pulmonar por Hantavirus (Piudo and Monteverde 2016).

EPÍLOGO

Los usos y aplicaciones de los bambúes leñosos son muy reconocidos en todo el mundo, incluyendo desde alimentos, biocarbón y forrajes hasta construcción y fabricación de papel, entre muchos otros. Aparte de estos usos prácticos, muchas especies de bambúes se cultivan como ornamentales. Por sus hábitos de crecimiento y sus características biológicas, los bambúes también tienen muchas aplicaciones en problemas ambientales. Se ha reportado el uso de diferentes especies de bambúes para remediar aguas contaminadas, controlar la erosión del suelo, secuestrar carbono y rehabilitar tierras en todo el globo (Alchouron et al. 2020, 2021; Paudyal et al. 2019; Soderstrom and Calderón 1979; Zhou et al. 2005).

En cualquier lugar donde el bambú sea el componente dominante de la flora, cumple un papel fundamental en el desarrollo de las sociedades humanas dado que satisface necesidades económicas, ecológicas y espirituales. Los bambúes se han convertido en un recurso que estimula la creatividad, nutre el espíritu, restaura paisajes y aporta beneficios económicos. En la Argentina, los bambúes no representan un activo importante en la actividad productiva. Su uso generalmente se restringe a las comunidades locales cercanas a los bosques de bambúes nativos. Sin embargo, podrían representar un mayor valor económico si se promoviera su cultivo y se difundieran ampliamente sus aplicaciones (Alchouron et al. 2020, 2021; Fernández et al. 2019; Panizzo et al. 2017; Zelaya et al. 2017).

La naturaleza esporádica, infrecuente y a menudo impredecible de la floración del bambú obstaculiza la investigación en el tema. Sin embargo, una observación más atenta revela que no se trata de un evento azaroso, sino que, incluso, este fenómeno tan excepcional, en algunos casos está sujeto a ciclos regulares.

Este no es un intento de explicar el proceso de floración de los bambúes o de descubrir la causa última de estos eventos masivos. Dado comprender y describir por primera vez un patrón en la naturaleza permite realizar inferencias que guían el desarrollo teórico y lideran el trabajo experimental posterior (Werner 1998), esta revisión contribuye a desarrollar un marco general de conocimiento que, eventualmente, permitirá proponer hipótesis empíricas, inductivas, susceptibles de ser puestas a prueba en el futuro.

REFERENCIAS

- Alam, M. K. 2008. Recent flowering of Muli Bamboo (*Melocanna baccifera*) in Chittagong hill tracts and rat infestation: eco-environmental aspects. International Resources Group, USAID.
- Alchouron, J., C. Navarathna, H. D. Chludil, N. B. Dewage, F. Pérez, et al. 2020. Assessing South American *Guadua chacoensis* bamboo biochar and Fe₃O₄ nanoparticle dispersed analogues for aqueous arsenic (V) remediation. *Science of the Total Environment* 706:135943. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135943>.
- Alchouron, J., C. Navarathna, P. M. Rodrigo, A. Snyder, H. D. Chludil et al. 2021. Household arsenic contaminated water treatment employing iron oxide/bamboo biochar composite: an approach to technology transfer. *Journal of Colloid and Interface Science* 587:767-779. <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2020.11.036>.
- Areta, J. I., and K. Cockle. 2012. A theoretical framework for understanding the ecology and conservation of bamboo-specialist birds. *Journal of Ornithology* 153:163-170. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0861-z>.
- Areta, J. I., A. Bodrati, and K. Cockle. 2009. Specialization on *Guadua* bamboo seeds by three bird species in the Atlantic forest of Argentina. *Biotropica* 41:66-73. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00458.x>.
- Areta, J. I., A. Bodrati, G. T. Silva, A. E. Ripp, M. Velázquez, et al. 2013. Natural history, distribution and conservation of two nomadic *Sporophila* seedeaters specializing on bamboo in the Atlantic Forest. *Condor* 115:237-252. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.120064>.
- Areta, J. I., A. Bodrati, and K. Cockle. 2016. Un panorama de las aves especialistas en bambúes de la Argentina. Pp. 221-236 *en* Z. E. Rúgolo (ed.). *Bambúes leñosos nativos y exóticos de la Argentina*. Trama S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Austin, A. T., and V. A. Marchesini. 2012. Gregarious flowering and death of understory bamboo slow litter decomposition and nitrogen turnover in a southern temperate forest in Patagonia, Argentina. *Functional Ecology* 26:265-273. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01910.x>.
- Bean, W. J. 1907. The flowering of cultivated bamboos. *Bulletin of Miscellaneous Information* 6:228-233. <https://doi.org/10.2307/4111870>.
- Bettolli, M. L., P. A. Krieger, and O. C. Penalba. 2012. Exploración de predictores climáticos de la circulación diaria de verano en el sur de Sudamérica. XI Congreso Argentino de Meteorología, Mendoza, Argentina.
- Biswas, P., S. Chakraborty, S. Dutta, A. Pal, and M. Das. 2016. Bamboo flowering from the perspective of comparative genomics and transcriptomics. *Frontiers in Plant Science* 7:1900. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01900>.
- BPG. 2012. An updated tribal and subtribal classification of the bamboos (Poaceae: Bambusoideae). *Bamboo Science and Culture: Journal of the American Bamboo Society* 25:1-10.
- Butler, A. H., D. W. J. Thompson, and K. R. Gurney. 2007. Observed relationships between the Southern Annular Mode and atmospheric carbon dioxide. *Global Biogeochemical Cycles* 21:GB4014. <https://doi.org/10.1029/2006GB002796>.
- Cabrera, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- Cabrera, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas de la Argentina. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2: 1-85.
- Caccia, F. D., E. J. Chaneton, and T. Kitzberger. 2009. Direct and indirect effects of understory bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. *Oecologia* 161:771-780. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1412-z>.
- Campanello, P. I., M. G. Gatti, A. Ares, L. Montti, and G. Goldstein. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 252:108-117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.032>.
- Campbell, J. J. N. 1985. Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. *Bamboo Science and Culture: Journal of the American Bamboo Society* 6:17-35.
- Clark, L. G. 1989. Systematics of *Chusquea* section *Swallenochloa*, section *Verticillatae*, section *Serpentes* and section *Longifoliae* (Poaceae, Bambusoideae). *Systematic Botany Monographs* 27:1-127. <https://doi.org/10.2307/25027724>.
- Clark, L. G., X. Londoño, and E. Ruiz-Sánchez. 2015. Bamboo taxonomy and habitat. Pp. 1-30 *en* W. Liese and M. Köhl (eds.). *Bamboo. The plant and its uses*. Springer, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-14133-6_1.
- Cockle, K., and J. I. Areta. 2013. Specialization on bamboo by Neotropical birds. *Condor* 115:217-220. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.120067>.
- Crone, E. E., E. J. B. McIntire, and J. Brodie. 2011. What defines mast seeding? Spatio-temporal patterns of cone production by whitebark pine. *Journal of Ecology* 99:438-444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01790.x>.
- Dutta, S., P. Biswas, S. Chakraborty, D. Mitra, A. Pal, et al. 2018. Identification, characterization and gene expression analyses of important flowering genes related to photoperiodic pathway in bamboo. *BMC Genomics* 19:190. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4571-7>.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-4844-0>.
- Fernández, P. V., V. M. Zelaya, L. Cobello, A. S. Vega, and M. Ciancia. 2019. Glucuronoarabinosylans and other cell wall polysaccharides from shoots of *Guadua chacoensis* obtained by extraction in different conditions. *Carbohydrate Polymers* 226:115313. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.115313>.
- Forrest, J., and A. J. Miller-Rushing. 2010. Towards a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B - Biological Sciences* 365:3101-3112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0145>.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01057.x>.

- Gadgil, M., and S. N. Prasad. 1984. Ecological determinants of life history evolution of two Indian bamboo species. *Biotropica* 16:161-172. <https://doi.org/10.2307/2388050>.
- Gallardo, M. H., and C. L. Mercado. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreaks in southern Chile. *Mastozoología Neotropical* 6:103-111.
- Gamuyao, R., K. Nagai, M. Ashikari, and S. Reuscher. 2017. A new outlook on sporadic flowering of bamboo. *Plant Signaling and Behaviour* 12: e1343780. <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1343780>
- Gao, J., Y. Zhang, C. Zhang, F. Qi, X. Li, et al. 2014. Characterization of the floral transcriptome of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) at different flowering developmental stages by transcriptome sequencing and RNA-seq analysis. *PLoS ONE* 9:e98910. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098910>
- Ge, W., Y. Zhang, Z. Cheng, D. Hou, X. Li, et al. 2017. Main regulatory pathways, key genes and microRNAs involved in flower formation and development of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Plant Biotechnology Journal* 15:82-96. <https://doi.org/10.1111/pbi.12593>.
- Gielis, J., P. Goetghebeur, and P. Debergh. 1999. Physiological aspects and experimental reversion of flowering in *Fargesia murielae* (Poaceae, Bambusoideae). *Systematics and Geography of Plants* 68:147-158. <https://doi.org/10.2307/3668597>.
- Giordano, C.V., R. A. Sánchez, and 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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02708.x>.
- Goles, E., I. Slapničar, and M. A. Lardies. 2021. Universal evolutionary model for periodical species. *Complexity Article ID 2976351*. <https://doi.org/10.1155/2021/2976351>.
- Gong, D., and S. Wang. 1999. Definition of Antarctic Oscillation index. *Geophysical Research Letters* 26:459-462. <https://doi.org/10.1029/1999GL900003>.
- González, M. E., and C. Donoso. 1999. Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:169-180.
- González-Cangas, Y., and M. E. González. 2006. Memoria y saber cotidiano. El florecimiento de la "quila" en el sur de Chile: De pericotes, ruinas y remedios. *Revista Austral de Ciencias Sociales* 10:75-102. <https://doi.org/10.4206/rev.austral.cienc.soc.2006.n10-06>.
- González, M. E., T. T. Veblen, C. Donoso, and L. Valeria. 2002. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in south-central Chile. *Plant Ecology* 161:59-73. <https://doi.org/10.1023/A:1020378822847>.
- Guerreiro, C. 2013. Análisis fenológico de los bambúes leñosos (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae) nativos y exóticos de América austral, con la aplicación de estudios ecológicos, sistemáticos, morfológicos y anatómicos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. Pp. 194.
- Guerreiro, C. 2014. Flowering cycles of woody bamboos native to southern South America. *Journal of Plant Research* 127:307-313. <https://doi.org/10.1007/s10265-013-0593-z>.
- Guerreiro, C. 2016. Fenología. Pp. 167-178 en Z. E. Rúgolo (ed.). *Bambúes leñosos nativos y exóticos de la Argentina*. Trama S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Guerreiro, C., and M. A. Lizarazu. 2010. Flowering of *Bambusa tuldoidea* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae) in southern South America. *Darwiniana* 48:25-31.
- Guerreiro, C., and Z. E. Rúgolo. 2013. Two new species of *Chusquea* (Poaceae, Bambuseae) from northwestern Argentina. *Systematic Botany* 38:390-397. <https://doi.org/10.1600/036364413X666778>.
- Guerreiro, C., and Z. E. Rúgolo. 2020. Un evento de floración en el género *Chusquea* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae). *Darwiniana*, nueva serie 8:576-582. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2020.82.899>.
- Guerreiro, C., and A. S. Vega. 2019. Revisión taxonómica de las especies de *Chusquea* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae) en Chile. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 104:230-243. <https://doi.org/10.3417/2019345>.
- Guerreiro, C., M. C. Peichoto, and A. S. Vega. 2020. Flowering of *Guadua trinii* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae). *Rodriguésia* 71:e03352018. <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071033>.
- Gunckel, H. 1948. La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. *Ciencia e Investigación* 4:91-95.
- Holz, A., and R. E. Palma. 2012. Floraciones de bambúes en Chile y Argentina: actual floración masiva del colihue, historia natural y riesgos asociados. *Bosque Nativo* 50:40-46.
- Holz, A., and 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. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)017\[0019:TRRTCM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)017[0019:TRRTCM]2.0.CO;2).
- Huijser, P., and M. Schmid. 2011. The control of developmental phase transitions in plants. *Development* 138:4117-4129. <https://doi.org/10.1242/dev.063511>.
- Hyun, Y., R. Richter, and G. Coupland. 2017. Competence to flower: age-controlled sensitivity to environmental cues. *Plant Physiology* 173:36-46. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01523>.
- Ims, R. A. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology and Evolution* 5:135-140. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90218-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90218-3).
- Jaksic, F. M., and M. Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28:237-251. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01271.x>.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review in Ecology and Systematics* 7:347-391. <https://doi.org/10.2307/3543171>.

- [//doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.002023](https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.002023).
- John, C. K., and R. S. Nadgauda. 2002. Bamboo flowering and famine. *Current Science* 82(3):261-262.
- Johnson, N. C. 2013. How many ENSO flavors can we distinguish? *Journal of Climate* 26:4816-4827. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00649.1>
- Jones, D. L. 1993. *Cycads of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., EEUU.
- Judziewicz, E. J., L. G. Clark LG, X. Londoño, and M. J. Stern. 1999. *American bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., EEUU.
- Kawamura, S. 1927. On the periodical flowering of the bamboo. *Japanese Journal of Botany* 3:335-342.
- Keeley, J. E., and W. J. Bond. 1999. Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis. *American Naturalist* 154:383-391. <https://doi.org/10.1086/303243>.
- Kitajima, K., and Augspurger, C. K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology* 70:1102-1114. <https://doi.org/10.2307/1941379>.
- Koenig, W. D., and M. V. Ashley. 2003. Is pollen limited? The answer is blowing in the wind. *Trends in Ecology and Evolution* 18:157-159. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00034-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00034-X).
- Lavoie, C., and D. Lanchance. 2006. A new herbarium-based method for reconstructing the phenology of plant species across large areas. *American Journal of Botany* 93:512-516. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.4.512>.
- Lima, R. A. F., D. C. Rother, A. E. Muler, I. F. Lepsch, and R. R. Rodrigues. 2012. Bamboo overabundance alters forest structure and dynamics in the Atlantic Forest hotspot. *Biological Conservation* 147:32-39. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.01.015>.
- Lovenduski, N. S., and N. Gruber. 2005. Impact of the southern annular mode on Southern Ocean circulation and biology. *Geophysical Research Letters* 32:L11603. <https://doi.org/10.1029/2005GL022727>.
- Marchesini, V. A., O. E. Sala, and A. T. Austin. 2009. Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 20:424-432. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05768.x>.
- McClure, F. A. 1996. *The bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., EEUU.
- Meng, J., J. Fan, Y. Ashkenazy, A. Bunde, and S. Havlin. 2018. Forecasting the magnitude and onset of El Niño based on climate network. *New Journal of Physics* 20:043036. <https://doi.org/10.1088/1367-2630/aabb25>.
- Milesi, F. A., M. L. Guichón, M. J. Monteverde, L. Piudo, and J. Sanguinetti. 2017. Ecological consequences of an unusual simultaneous masting of *Araucaria araucana* and *Chusquea culeou* in North-West Patagonia, Argentina. *Austral Ecology* 42:711-722. <https://doi.org/10.1111/aec.12489>.
- Montti, L., P. I. Campanello, and G. Goldstein. 2011. Flowering, die-back and recovery of a semelparous woody bamboo in the Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 37:361-368. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.04.004>.
- Montti, L., M. Villagra, P. I. Campanello, M. G. Gatti, and G. Goldstein. 2014. Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 54:36-44. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.03.004>.
- Morris, D. 1886. *Chusquea abietifolia*. *Garden Chronicles* 669(26):524.
- Mundo, I. A., J. Sanguinetti, and T. Kitzberger. 2021. Multi-centennial phase-locking between reproduction of a South American conifer and large-scale drivers of climate. *Nature Plants* 7:1560-1570. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01038-1>.
- Muñoz, A. A., and 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. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2009000200002>.
- Muñoz, A. A., M. E. González, C. Celedón, and T. T. Veblen. 2012. Respuesta inicial de la regeneración arbórea luego de la floración y muerte de *Chusquea culeou* (Poaceae) en bosques andinos del centro-sur de Chile. *Bosque* 33:153-162. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000200005>.
- Murúa, R., L. A. González, M. E. González, and C. Jofre. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* Kunth (Poaceae) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 67:37-42.
- Nie, Y., J. R. Speakman, Q. Wu, C. Zhang, Y. Hu, et al. 2015. Exceptionally low daily energy expenditure in the bamboo-eating giant panda. *Science* 349(6244):171-174. <https://doi.org/10.1126/science.aab2413>.
- Nie, Y., F. Wei, W. Zhou, Y. Hu, A. M. Senior, et al. 2019. Giant pandas are macronutritional carnivores. *Current Biology* 29:1677-1682. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.067>.
- Oyarzabal, M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, et al. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>.
- Parodi, L. R. 1955. La floración de tacuara brava (*Guadua trinii*). *Revista Argentina de Agronomía* 22:134-136.
- Panizzo, C. C., P. V. Fernández, D. Colombatto, M. Ciancia, and A. S. Vega. 2017. Anatomy, nutritional value and cell wall chemical analysis of foliage leaves in *Guadua chacoensis* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae), a promising source of forage. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 97:1349-1358. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7873>.
- Paudyal, K., S. Adhikari, S. Sharma, Y. B. Samsudin, B. R. Paudyal, et al. 2019. Framework for assessing ecosystem services from bamboo forests: Lessons from Asia and Africa. Working Paper 255. CIFOR, Bogor, Java, Indonesia. <https://doi.org/10.17528/cifor/007433>.
- Pearson, A. K., O. P. Pearson, and I. A. Gómez. 1994. Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae: Bambusoideae)

- in southern Argentina. *Vegetatio* 111:93-126. <https://doi.org/10.1007/BF00040331>.
- Peng, Z., Y. Lu, L. Li, Q. Zhao, Q. Feng, et al. 2013. The draft genome of the fast-growing non-timber forest species moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*). *Nature Genetics* 45:456-461. <https://doi.org/10.1038/ng.2569>.
- Piudo, L., and M. Monteverde. 2016. Efectos ecoepidemiológicos de la floración masiva de la caña colihue. Pp. 179-188 en Z. E. Rúgolo (ed.). *Bambúes leñosos nativos y exóticos de la Argentina*. Trama S. A., Buenos Aires, Argentina.
- Piudo, L., M. Monteverde, S. González Capria, P. Padula, and P. Carmanchahi. 2005. Distribution and abundance of sigmodontine rodents in relation to hantavirus in Neuquén, Argentina. *Journal of Vector Ecology* 30:119-125.
- Pohl, R. W. 1991. Blooming history of the Costa Rican bamboos. *Revista de Biología Tropical* 39(1):111-124.
- Ramanayake, S. M. S. D. 2006. Flowering in bamboo: An enigma! *Ceylon Journal of Sciences (Biological Sciences)* 35: 95-105.
- Rensing, L., U. Meyer-Grahe, and P. Ruoff. 2001. Biological timing and the clock metaphor: Oscillatory and hourglass mechanisms. *Chronobiology International* 18:329-369. <https://doi.org/10.1081/CBI-100103961>.
- Rúgolo de Agrasar, Z. E. 1991. La floración de *Arundinaria japonica* (Gramineae - Bambusoideae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 27:49-57.
- Rúgolo, Z. E. 2016. *Bambúes leñosos nativos y exóticos de la Argentina*. Trama S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Rúgolo, Z. E., and C. Guerreiro. 2016. Distribución de los bambúes leñosos nativos de la Argentina. Pp. 19-24 en Z. E. Rúgolo (ed.). *Bambúes leñosos nativos y exóticos de la Argentina*. Trama S. A., Buenos Aires, Argentina.
- Ruiz-Sánchez, E., C. D. Tyrrell, X. Londoño, R. P. Oliveira, and L. G. Clark. 2021. Diversity, distribution, and classification of Neotropical woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae) in the 21st century. *Botanical Sciences* 99:198-228. <https://doi.org/10.17129/botsci.2722>.
- Sakai, S. 2002. General flowering in lowland mixed dipterocarp forests of South-east Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* 75:233-247. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2002.tb01424.x>.
- Sakai, S., R. D. Harrison, K. Momose, K. Kuraji, H. Nagamasu, et al. 2006. Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *American Journal of Botany* 93:1134-1139. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.8.1134>.
- Sanguinetti, J., and L. García. 2001. Floración masiva de *Chusquea culeou* en el Parque Nacional Lanín. Eventuales consecuencias ecológicas, su vinculación con las actividades humanas y necesidad de manejo y monitoreo. Informe de la Administración de Parques Nacionales, Argentina.
- Seifriz, W. 1920. The length of the life cycle of a climbing bamboo. A striking case of sexual periodicity in *Chusquea abietifolia* Griseb. *American Journal of Botany* 7:83-94. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1920.tb05567.x>.
- Seifriz, W. 1923. Observations on the causes of gregarious flowering in plants. *American Journal of Botany* 10:93-112. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1923.tb05708.x>.
- Seifriz, W. 1950. Gregarious flowering of *Chusquea*. *Nature* 22:635-636. <https://doi.org/10.1038/165635a0>.
- Shih, M., M. Chou, J. Yue, C. Hsu, W. Chang, et al. 2014. BeMADS1 is a key to delivery MADSs into nucleus in reproductive tissues-de novo characterization of *Bambusa edulis* transcriptome and study of MADS genes in bamboo floral development. *BMC Plant Biology* 14:179. <https://doi.org/10.1186/s12871-014-0179-1>.
- Silvestri, G. E., and C. S. Vera. 2003. Antarctic Oscillation signal on precipitation anomalies over southeastern South America. *Geophysical Research Letters* 30:2115. <https://doi.org/10.1029/2003GL018277>.
- Simmonds, N. W. 1980. Monocarpy, calendars and flowering cycles in Angiosperms. *Kew Bulletin* 35:235-245. <https://doi.org/10.2307/4114566>.
- Soderstrom, T. R., and C. E. Calderón. 1979. A commentary on the bamboos. *Biotropica* 11:161-172. <https://doi.org/10.2307/2388036>.
- Soreng, R. J., P. M. Peterson, F. O. Zuloaga, K. Romaschenko, L. G. Clark, et al. 2022. G. Davidse, J. K. Teisher, et al. 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update. *Journal of Systematics and Evolution* 60:476-521. <https://doi.org/10.1111/jse.12847>.
- Sridhara, S., and Rajendran, T. P. 2010. Gregarious bamboo flowering and rodent outbreaks - An Overview. *Proceedings of the Vertebrate Pest Conference* 24:228-234. <https://doi.org/10.5070/V424110341>.
- Stern, M. J., K. Goodell, and D. K. Kennard. 1999. Local distribution of *Chusquea tomentosa* before and after a flowering event. *Biotropica* 31:365-368. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00148.x>.
- Tian, Z., X. Liu, Z. Fan, J. Liu, S. L. Pimm, et al. 2019. The next widespread bamboo flowering poses a massive risk to the giant panda. *Biological Conservation* 234:180-187. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.030>.
- Trenberth, K. E. 1997. The definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorology Society* 78:2771-2777. [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(1997\)078%3C2771:TDOENO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(1997)078%3C2771:TDOENO%3E2.0.CO;2).
- Trenberth, K. E., and D. P. Stepaniak. 2001. Indices of El Niño evolution. *Journal of Climatology* 14:1697-1701. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014%3C1697:LIOENO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014%3C1697:LIOENO%3E2.0.CO;2).
- Trenberth, K. E., and J. T. Fasullo. 2013. An apparent hiatus in global warming? *Earth's Future* 1:19-32. <https://doi.org/10.1002/2013EF000165>.
- Tucker, G. C. 1988. The genera of Bambusoideae (Gramineae) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 69:239-273. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.2394>.
- Vega, A. S., and J. Cámara Hernández. 2008. La floración de *Guadua chacoensis* (Poaceae, Bambusoideae, Bambuseae). *Revista de la Facultad de Agronomía UBA* 28:107-110.
- Veller, C., M. A. Nowak, and C. C. Davis. 2015. Extended flowering intervals of bamboos evolved by discrete multiplication. *Ecology Letters* 18:653-659. <https://doi.org/10.1111/ele.12442>.

- Werner, E. E. 1998. Ecological experiments and a research program in community ecology. Pp. 5-26 *en* W. J. Reserits and J. Bernardo (eds.). *Experimental Ecology. Issues and Perspectives*. Oxford University Press, New York, EE.UU.
- Widmer, Y. 1997. Life history of some *Chusquea* species in old-growth oak forest in Costa Rica. Pp. 17-31 *en* G. P. Chapman (ed.). *The Bamboos*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Widmer, Y. 1998. Flowering phenology of *Chusquea* bamboos with special reference to *Chusquea talamancensis* in Costa Rica. *Bamboo Science and Culture: Journal of the American Bamboo Society* 12:1-20.
- Wysocki, W. P., E. Ruiz-Sánchez, Y. Yin, and M. R. Duvall. 2016. The floral transcriptomes of four bamboo species (Bambusoideae; Poaceae): support for common ancestry among woody bamboos. *BMC Genomics* 17:384. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2707-1>.
- Zaitinwawra, D., and E. Kanagaraj. 2013. Social dynamics of bamboo flowering in Mizoram. *Social Work Journal* 4: 31-42.
- Zhao, H., L. Dong, H. Sun, L. Li, Y. Lou et al. 2016. Comprehensive analysis of multi-tissue transcriptome data and the genome wide investigation of GRAS family in *Phyllostachys edulis*. *Science Reports* 6:27640. <https://doi.org/10.1038/srep27640>.
- Zelaya, V. M., P. V. Fernández, A. S. Vega, A. I. Mantese, A. A. Federico, and M. Ciancia. 2017. Glucuronarabinoxylans as major cell walls polymers from young shoots of the woody bamboo *Phyllostachys aurea*. *Carbohydrate Polymers* 167:240-249. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2017.03.015>.
- Zheng, X., S. Lin, H. Fu, Y. Wan, and Y. Ding. 2020. The bamboo flowering cycle sheds light on flowering diversity. *Frontiers in Plant Science* 11:381. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00381>.
- Zhou, B., M. Fu, J. Xie, X. Yang, and Z. Li. 2005. Ecological functions of bamboo forest: Research and application. *Journal of Forest Research* 16:143-147. <https://doi.org/10.1007/BF02857909>.