



Universidade Federal de São Carlos

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos
Naturais**

Aspectos da história de vida de
Guadua tagoara (Nees) Kunth
(Poaceae: Bambuseae) na Serra dos
Órgãos, RJ.

Gilberto Terra Ribeiro Alves

São Carlos - SP

Maio de 2007

Universidade Federal de São Carlos

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos
Naturais - PPGERN**

Aspectos da história de vida de
Guadua tagoara (Nees) Kunth
(Poaceae:Bambuseae) na Serra dos
Órgãos, RJ.

Gilberto Terra Ribeiro Alves

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia & Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Dra. Dalva Maria da Silva Matos.

São Carlos - SP

Maio de 2007

**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da
Biblioteca Comunitária da UFSCar**

A474ah

Alves, Gilberto Terra Ribeiro.

Aspectos da história de vida de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth (Poaceae:Bambuseae) na Serra dos Órgãos, RJ / Gilberto Terra Ribeiro Alves. -- São Carlos : UFSCar, 2010. 111 f.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2007.

1. Ecologia. 2. História de vida. 3. Ecologia populacional. 4. Mata Atlântica. I. Título.

CDD: 574.5 (20^a)

Gilberto Terra Ribeiro Alves

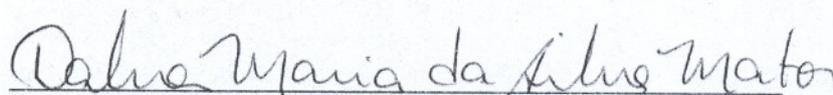
**Aspectos da história de vida de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth
(Poaceae: Bambuseae) na Serra dos Órgãos, RJ**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 30 de maio de 2007

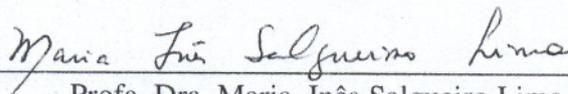
BANCA EXAMINADORA

Presidente



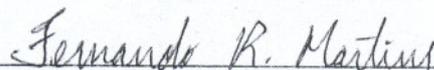
Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos
(Orientadora)

1º Examinador



Profa. Dra. Maria Inês Salgueiro Lima
PPG-ERN/UFSCar

2º Examinador



Prof. Dr. Fernando Roberto Martins
UNICAMP/Campinas-SP

Dedico este trabalho à Luiza, minha querida esposa e eterna namorada, pelo seu amor,
sua amizade e sua coragem.



Colmo de *Guadua tagoara* durante a fase de alongamento. Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ.

AGRADECIMENTOS

Antes de mais nada, agradeço especialmente à minha família pelo incondicional apoio durante toda a minha vida, apesar de todas as dificuldades minhas e deles. Nada faz e nem fará sentido para mim sem o amor e carinho que nós compartilhamos e multiplicamos.

Aos amigos e colaboradores Marcello Guerreiro, Adriana Manhães, Maíra Morokawa e Maria Joana, pela participação intensa neste projeto, e pelo saudável convívio nos momentos de trabalho e lazer.

Aos amigos César Pardo, Carol Neri, Marcelo Leite e Carlos Casali pelo auxílio nas viagens a campo. Ao César eu agradeço especialmente pelos ensinamentos sobre a Serra dos Órgãos e sobre os “nomes das plantas”.

Aos companheiros de república, e agora amigos do peito, Cléo Leite, Júlio Novaes, Moe, Pedro Ortolano e “Dona” Lays. Aos também amigos Patrícia Vitali, Manoel “*fat head*”, Paula Novaes, Rodrigo, Igor Aurélio e “Marcão”.

A todos os funcionários do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, em especial ao Castelo, à Cecília e ao “Gringo”.

Aos funcionários e professores do Departamento de Botânica da UFSCar, principalmente ao Casali, “Dona” Ofélia e “Dona” Inês, pelo carinho e simpatia contagiantes.

Aos pesquisadores Alfredo Fantini (UFSC), Bruce Nelson (INPA), Ghilleen Prance (Kew Garden), Oscar Hidalgo - López, Ana Paula Gonçalves (UNICAMP), Walter Liese, Tarciso Filgueiras (IBGE), Lynn Clark (Iowa University) e Marcelo Fonseca (Puc-Rio), pelos comentários e conversas sobre o fantástico mundo dos bambus.

Ao taxonomista de Bambusoideae Sérgio Sarahyba (IBAMA), pela confirmação da identidade de *Guadua tagoara*.

Ao Dr. Marco Mello e à Dra. Maria Inês, ambos da UFSCar, pela contribuição em minha banca de qualificação. Aos dois eu agradeço duplamente; ao Marco pelas fotos das cariopses e à profa. Inês pela participação também na minha banca de minha defesa.

Ao PPGERN pela oportunidade do curso de mestrado, e ao CNPq, pela bolsa de estudos.

Aos integrantes de minha banca de defesa, os quais eu reitero minhas desculpas pelo atraso na entrega deste documento.

À Dra. Dalva Matos, principalmente pela paciência, tolerância, e pelo estabelecimento de limites para minha natureza especulativa.

SUMÁRIO

Lista de figuras.....	8
Lista de tabelas.....	10
Resumo.....	12
Abstract.....	13

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL.....	15
Classificação, origem e distribuição geográfica dos bambus.....	16
As histórias de vida dos bambus	19
Arquitetura e desenvolvimento	19
Fenologia reprodutiva.....	28
As florestas dominadas por <i>Guadua</i> spp.....	29
OBJETIVO GERAL.....	31
ABORDAGEM.....	31
ÁREA DE ESTUDOS.....	32
Relevo, solos e hidrografia.....	32
Clima.....	35
Vegetação.....	36
<i>Guadua tagoara</i> (Nees) Kunth	36

CAPÍTULO 2

O FIM E O RECOMEÇO: FRUTIFICAÇÃO MACIÇA, MONOCARPIA E REGENERAÇÃO EM <i>Guadua tagoara</i>	38
Introdução	38
Materiais & métodos	41
Resultados	45

Discussão	56
Conclusões	64
 CAPÍTULO 3	
DESENVOLVIMENTO E PLASTICIDADE MORFOLÓGICA DOS COLMOS DE GENETAS ADULTOS DE <i>Guadua tigoara</i>	
	66
Introdução.....	66
Materiais & métodos.....	68
Resultados	72
Discussão	81
Conclusões	88
 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	
	89
Diversidade intra e infraespecífica e especiação em <i>G. tigoara</i>	89
A regeneração de espécies arbóreas e a monocarpia de <i>G. tigoara</i>	93
Distúrbios e a tendência ao gregarismo em <i>G. tigoara</i>	94
Sobre a necessidade de ações de manejo.....	95
 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	
	99
 ANEXO.....	
	109

Lista de Figuras

CAPÍTULO 1

Figura 1. Distribuição geográfica e relacionamentos filogenéticos dos bambus lenhosos (Bambuseae: Bambusoideae: Poaceae). (a) Cladograma de Poaceae, com ênfase nos bambus e gramíneas basais (Anomochloae, Phareae e Streptochaeteae). (b) distribuição geográfica dos bambus lenhosos; Fontes: (a) Extraído de *Judziewicz et al.* (1999). (b) web site: <http://www.eeob.iastate.edu/research/bamboo/maps/world-total-woody.gif>;

Figura 2. Arquitetura e forma de crescimento dos bambus lenhosos. (a) A estrutura básica do corpo de um bambu lenhoso, com os dois grandes grupos de rizomas: (a.1) rizoma paquimórfico (a.2) rizoma leptomórfico; (b) diagrama de uma seção longitudinal de um colmo ainda broto, mostrando estágios de crescimento e zonas de crescimento intercalar. Áreas pontilhadas representam regiões de diferenciação ativa e crescimento de tecidos; áreas não pontilhadas são tecidos maduros. Fonte: Modificado de McClure (1966; Fig. 1 e Fig. 56).

Figura 3. Padrões de ramificação e tipos de rizoma em bambus lenhosos. (A) Padrão de ramificação simpodial; (B) padrão de ramificação monopodial; (C) paquimórfico com espaçador (“pescoço” *sensu* McClure 1966) curto (simpodial); (D) paquimórfico com espaçador longo (simpodial); (E) leptomórfico simples com colmos solitários (monopodial); (F) leptomórfico entoucerante (anfipodial) e (G) anfimórfico (anfipodial). Adaptado de *Judziewicz et al.* (1999).

Figura 4. Sistema rizomático (coluna da esquerda) e padrões de distribuição espacial dos colmos (coluna da direita) em bambus lenhosos. De cima para baixo, os sistemas rizomáticos são: leptomórfico, paquimórfico e misto. Pontos pretos e linhas tracejadas na coluna da direita indicam colmos (rametas) mortos e touceiras (genetas), respectivamente. Fonte: Makita (1998).

Figura 5. Alguns tipos de ramos e hábitos de bambus lenhosos. Ramos: (a) *Phyllostachys dulcis*; (b) *Arundinaria gigantea*; (c) *Bambusa rutila*; (d) *Arthrostilidium harmonicum*; (e) *Chusquea* aff. *scandens*; (f) *Eremocaulon aureofimbriatum*; (g) *Guadua longifolia*. Hábitos: (a) colmos eretos em touceira densa; (b) Colmos eretos e arqueados no ápice, em touceira densa; (c) escalador ou escandente; (d) entrelaçado; (e) decumbente. Fonte: <http://www.eeob.iastate.edu/research/bamboo/characters/>.

Figura 6. Área de estudos: Parque Nacional da Serra dos Órgãos.

Figura 7. Diagrama climático para Teresópolis, RJ. Dados da estação meteorológica de Teresópolis. Fonte: Bernardes (1952).

CAPÍTULO 2

Figura 1. Frutificação maciça e monocarpia em *G. tagoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Detalhe da inflorescência indeterminada. Notar espinhos nos entrenós; (b) detalhe da pseudoespigueta, com os seis estames expostos; sem o estigma evidente; (c) e (d) taquarais senescentes. Fotos tiradas entre maio e dezembro de 2004. Autor: Gilberto Terra.

Figura 2. Regeneração por sementes em *G. tagoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Propágulos: (a.1) Cariopses envolvidas pelas brácteas (gluma e lema) e presas às ráquis; (a.2) Detalhe das cariopses com e sem brácteas, nas faces abaxial, adaxial e lateral (sentido esquerda para direita); (b) plântulas recém-germinadas, com os colmos primários. Autor: Gilberto Terra.

Figura 3. Formação e colonização das clareiras formadas pela senescência dos taquarais pós-reprodutivos de *G. tagoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Dossel formado por colmos e ramos senescentes, após a dispersão das sementes; (b) interior de um taquaral senescente, após a queda dos ramos; (c) clareira em processo avançado de colonização pelos genetas jovens de *G. tagoara*. Autor: Gilberto Terra.

Figura 4. Plântulas de *G. tagoara* crescendo distantes do taquaral de origem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) plântulas crescendo em banco de areia do córrego Beija-Flor; (b) plântulas crescendo na beirada estrada principal do PARNASO. Fotos de Outubro de 2004. Autor: Gilberto Terra.

Figura 5. Distribuição de frequência do diâmetro de colmos da coorte de 2004 de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ (n = 557).

Figura 6. Ramificações de primeira ordem (a) e espinho no ramo primário (b) de um geneta jovem (coorte de 2004) de *G. tagoara*, Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra.

CAPÍTULO 3

Figura 1. Temperatura média e precipitação pluviométrica acumulada em Teresópolis, RJ, durante o período de estudos (agosto de 2005 a maio de 2006). Dados da estação meteorológica de Teresópolis.

Figura 2. Taxas de crescimento em altura (m/mês) com os respectivos erros padrões para *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ, nos meses de inverno (◆) e verão (■). Apenas os dois primeiros meses diferem estatisticamente pelo teste t ($\alpha = 5\%$; n = 30).

Figura 3. Velocidade de mudança de estágio de desenvolvimento para *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos órgãos, Teresópolis, RJ. (A): colmos de inverno; (B): colmos de verão. O eixo “y” representa o percentual de colmos (n = 30 para cada grupo de colmos).

Figura 4. Desvio de obstáculo em broto de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra.

Figura 5. Variações observadas no ângulo de inclinação do ramo primário em *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Ramos do terço médio de colmos jovens e adultos. (a): Ângulo mais comumente observado em colmos eretos na base; (b): Colmo inclinado a cerca de 75°; (c): Colmo paralelo ao solo; (d): Crescimento reiterativo traumático, com o ramo primário paralelo ao colmo.

Figura 6. Danos físicos aos colmos de *G. tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Alguns tipos de perfurações ;(b) entrenós mordidos e abertos pelo macaco-prego (*Cebus xanthosternos* Wied-Newwied). Autor: Gilberto Terra.

Figura 7. Ramificações não reiterativas em *G. tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Ramo basal dos colmos adultos; (b) múltiplos ramos originados no terço médio de colmos adultos. Autor: Gilberto Terra.

Figura 8. Espinhos em forma de garra, em uma inflorescência de *G. tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra

Figura 9. Sistema rizomático paquimórfico com espaçador longo em *G. tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Espaçador na superfície do solo, em um colmo adulto vivo; (b) Base de um colmo adulto morto, mostrando a ramificação do rizoma. Reparar nos colmos de genetas jovens de *G. tagoara* (coorte de 2004) no primeiro plano.

Lista de Tabelas

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Sincronia reprodutiva de *Guadua tagoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ.

Tabela 2. Densidade, altura e número de folhas em plântulas de *G. tagoara* com cerca de 5 meses de idade, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Sementes produzidas em 2005 (n= 847).

Tabela 3: Características estruturais dos genetas jovens de *G. tagoara* no PARNASO. Coortes de 2004 e 2005.

Tabela 4. Características morfológicas e herbivoria foliar dos colmos das coortes de 2004 e 2005 de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ.

Tabela 5: Registros reprodutivos não repetidos em um mesmo ano, e seus respectivos intervalos, para *G. tagoara*.

Tabela 6: Ciclos de vida e intervalos de florescimento (I.F.) das espécies de *Guadua* sob comparação, e seus respectivos taxa infraespecíficos.

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Medidas morfométricas dos colmos (brotos) da coorte adulta de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, selecionados para o estudo do crescimento em altura na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Colmos do inverno e do verão (n = 30).

ANEXO: Registros de coletas de *Guadua tagoara*.

RESUMO

Guadua tigoara (Nees) Kunth é um bambu de grande porte nativo da Floresta Atlântica, de hábito semi escandente, rizoma paquimórfico e dotado de espinhos para fixação nas árvores. Atualmente este bambu é considerado uma espécie invasiva em áreas de florestas secundárias, onde suas populações supostamente estariam em expansão. O objetivo geral deste estudo, desenvolvido no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), RJ, foi investigar a história de vida de *Guadua tigoara* sob duas perspectivas: (a) conhecer a base ecológica do seu suposto potencial invasivo e (b) discuti-la no contexto teórico da ecologia e evolução das plantas *mast seeding*. Esta dissertação baseou-se principalmente em três momentos do ciclo vital de *G. tigoara*, abordados nas escalas de taquaral, geneta e rameta: frutificação maciça seguida de morte parental (monocarpia), regeneração por sementes e desenvolvimento dos genetas adultos. Os aspectos estudados em sua história de vida foram: frutificação maciça, monocarpia, regeneração por sementes, sincronia e intervalo reprodutivos, desenvolvimento, plasticidade morfológica e diversidade intra e infra - específica. Pelo menos no PARNASO, o ciclo de vida de *G. tigoara* é estritamente monocárpico, e sua regeneração por sementes ocorreu principalmente no interior dos taquarais senescentes. O florescimento foi assíncrono em escala populacional, mas marcadamente sincrônico dentro dos taquarais. O ano de 2004 concentrou a maior parte dos taquarais reprodutivos, sugerindo para esta região um padrão conhecido como distribuição do florescimento. O gregarismo espacial de *G. tigoara* parece associado à sincronia reprodutiva intra taquaral, e a vantagem seletiva da monocarpia parece ser a criação de sítios de regeneração para a coorte seguinte. O mesmo parece valer para outras espécies monocárpicas de *Guadua* com tendência ao gregarismo. Não foi possível estabelecer um intervalo reprodutivo para *G. tigoara*, mas quatro possíveis padrões de florescimento foram propostos para sua história de vida. Embora os genetas adultos possuam espaçadores (pescoços) longos, nas coortes de 2004 e 2005 o rizoma não apresentou esta característica. A ramificação dos colmos ocorreu antes da ramificação do rizoma, e o surgimento dos espinhos ocorreu a partir do segundo ano de vida destes genetas. Estas coortes diferiram entre si em termos estruturais, com exceção do número de colmos vivos por geneta, e apresentaram características interpretadas aqui como adaptações à regeneração no interior dos taquarais ou em outras clareiras. A plasticidade morfológica representada por distintos padrões de ramificação, pelo crescimento reiterativo e pelo desvio de obstáculos durante o alongamento foi observada nos colmos de genetas adultos. O crescimento reiterativo também foi observado nos colmos das coortes de 2004 e 2005, nas quais também foram observados colmos articulados e a presença de raízes nos nós aéreos. Tanto nas coortes jovens quanto nos genetas adultos foram observadas perfurações nos colmos e a presença de invertebrados em seu interior, inclusive nos entrenós preenchidos com água. A sazonalidade climática não restringe o desenvolvimento de *G. tigoara*, mas o potencializa na época mais chuvosa do ano. Os genetas adultos deste bambu parecem crescer durante todo o ano no PARNASO. A plasticidade morfológica observada nos seus colmos pode ser considerada como um comportamento forrageador por espaço e luz no dossel da floresta. *G. tigoara* possui grande potencial de crescimento oportunista, o qual pode se expressar nas escalas de rametas e genetas, e pode ser considerado um parasita estrutural de árvores. A plasticidade morfológica, o potencial de crescimento clonal e a integração das estratégias falangeal e guerrilheira parecem ser aspectos-chave da sua história de vida e da sua expansão e dominância em florestas secundárias. Os resultados deste estudo dão suporte à hipótese de que a expansão de *G. tigoara* em florestas secundárias seja facilitada por atividades antrópicas que alterem a estrutura da floresta. Eu sugiro que o ciclo de distúrbios auto-perpetuante proposto para explicar a formação e expansão das florestas dominadas por *Guadua* spp. na Amazônia também deve atuar nas florestas dominadas por *G. tigoara*, mas nesse caso as ações antrópicas parecem ter grande relevância na origem e expansão da dominância. A partir dos conhecimentos obtidos sobre a história de vida de *G. tigoara*, foram discutidas algumas possíveis causas da sua diversidade intra e infraespecífica, e algumas possíveis relações entre o seu ciclo de vida e a dinâmica florestal. A necessidade e a viabilidade do manejo de suas populações também foram discutidas.

Palavras-chave: Bambu, crescimento clonal, frutificação em massa, monocarpia, plasticidade morfológica.

ABSTRACT

Guadua tagoara (Nees) Kunth is a large sized bamboo native of the Brazilian Atlantic Rain Forest, with a semi-scandent habitat, pachymorphic rhizome and thorns for fixation on trees. Nowadays this bamboo is considered an invasive species in secondary forests, where its populations are supposedly in expansion. The general objective of this study, developed in Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), RJ, was to investigate the life history of *G. tagoara* from two perspectives: (a) to know the ecological basis of its supposed invasive potential and (b) to discuss it in the context of theoretical ecology and evolution of mast seeding plants. This dissertation was based primarily on three moments of the *G. tagoara* life cycle, studied in the scales of clump, genet and ramet. The investigated aspects of its life history were: mast seeding followed by parental death (monocarpy), regeneration from seed, synchrony and reproductive interval, development, morphological plasticity and intra and infra-specific diversity. At least at PARNASO, the life cycle of *G. tagoara* is strictly monocarpic, its regeneration from seeds occurred mainly in the interior of the senescent clumps. The majority of reproductive events were concentrated in 2004, suggesting a pattern known as flowering distribution for this region. The spatial gregarism of *G. tagoara* seems to be associated to the intra-clump reproductive synchrony, and the selective advantage of monocarpy seems to be the creation of regeneration sites for the following cohort. The same seems to be valid for other monocarpic species of *Guadua* with a tendency for gregarism. It was not possible to establish a reproductive interval for *G. tagoara*, but four possible flowering patterns were proposed for its life history. Although the adult genets have long spacers (necks), the rhizomes in the 2004 and 2006 cohorts did not present this character. Culm ramification occurred before rhizome ramification, and the thorns appeared just in the second year of the young genets. These cohorts (2004 and 2005) differed among them in structural characters, except in the number of living culms per genet, and presented characteristics here considered to be adaptations for the regeneration inside the clumps or other kinds of gaps. The morphological plasticity presented by the different patterns of ramification, by the reiterative growth and by the deviance from obstacles during elongation was observed in the culms of adult genets. The reiterative growth was also seen in the 2004 and 2005 cohorts, as well as articulated culms and the presence of invertebrates in their interior, including the internodes filled with water. Climatic seasonality doesn't restrict the growth of *G. tagoara*, but it is potentialized in the rainy season. Adult genets of this bamboo seem to grow during the whole year in PARNASO. Morphological plasticity observed in their culms can be considered a foraging behavior searching for light and space in the canopy. *G. tagoara* also has a large opportunistic growing behavior, expressed in ramets and genets, and can be considered a structural parasite of trees. Morphological elasticity, potential for clonal growth and integration of phalanx and guerilla strategies seem to be key aspects of its life history and its expansion and dominance in secondary forests. The results of this study support the hypothesis that the expansion of *G. tagoara* in secondary forests is facilitated by activities altering the structure of the forest. I suggest that the self-perpetuating disturbance cycle proposed to explain the formation and expansion of forests dominated by *Guadua* spp. in the Amazon forest must also act in the *G. tagoara* dominated forests, but in this latter case the anthropogenic activities seem to be very important for the origin and expansion of dominance. Some possible causes of its intra and infraspecific diversity of *G. tagoara* were discussed, based on the knowledge acquired about its life history, as well as some possible relations between its life cycle and the forest dynamics. The need and viability of the management of its populations were also discussed.

Keywords: Bamboo, clonal growth, mast seeding, monocarpy, morphological plasticity.

“Some things take time. After giving birth, female gorillas typically don’t engage in sexual activity for three or four years. Nymphs of the so-called periodical cicadas (*Magicicada septendecim*, *M. cassini*, and *M. septendecula*) live underground for seventeen years and then, in a sudden burst of activity, abandon their subterranean existence to mature into adults, reproduce, and die. While both of these examples are intriguing, they are unexceptional when compared to *Phyllostachys bambusoides*, a species of bamboo that has the metronomic distinction of flowering and setting seeds every 120 years.”

Stephen Jay Gould, “Of Bamboos, Cicadas, and the Economy of Adam Smith,” in *Ever Since Darwin* (New York: W. W. Norton, 1977), pp. 97–102. Extraído de Day, M. (2005). *The Journal of Religion*, p. 58-82

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

Entre as angiospermas, as gramíneas (Poaceae) provavelmente ocupam a maior diversidade de habitats, e possuem o maior número de representantes espalhados pela Terra (Soderstrom & Calderón 1974). As vegetações formadas pelos grupos de gramíneas herbáceas conhecidas como gramas são chamadas, em termos gerais, de *grasslands* (campos), e podem ser encontradas em todos os continentes, sob diversos nomes específicos. Nestes campos, as espécies dominantes normalmente são gramíneas perenes, associadas com várias outras espécies herbáceas anuais ou perenes, principalmente das famílias Asteraceae e Fabaceae (Soderstrom & Calderón 1974; Numata 1979a). Estas vegetações campestres caracterizadas por gramíneas cobrem cerca de 30% da superfície da Terra (Chapman 1990).

Outra grande linhagem de Poaceae, anteriormente conhecida como “gramíneas bambusóides” (Soderstrom & Calderón 1974, 1979; Calderón & Soderstrom 1980), é encontrada principalmente em habitats mais sombreados e úmidos, em associação com plantas lenhosas. Estas plantas lenhosas podem ser as árvores gigantes de florestas tropicais, subtropicais ou temperadas, ou árvores pequenas e retorcidas do cerrado brasileiro, ou ainda os arbustos nos frios e úmidos *páramos* andinos, a mais de 4000 m de altitude (Soderstróm & Calderón 1974).

À luz da moderna sistemática, estas “gramíneas bambusóides” atualmente representam clados com histórias evolutivas bem distintas. Entre estas espécies, um pequeno grupo formado por plantas herbáceas de sub-bosques (subfamílias Anomochloae e Pharoideae) agora é considerado o grupo mais basal entre as Poaceae. A outra parte, maior em número de espécies e mais complexa em morfologia, histórias de vida e distribuição geográfica, compõe a subfamília Bambusoideae, ou bambus verdadeiros (Judziewicz *et al.* 1999; Kellogg 2001). Tal qual ocorreu com as gramas, um grande grupo de espécies entre estas gramíneas florestais é popularmente conhecido por um nome quase universal, embora com variações em locais e culturas diferentes. A palavra bambu traz à mente uma imagem fiel da arquitetura desta planta, da mesma forma que ocorre com a palavra grama, árvore ou palmeira.

Embora o uso dos bambus pelo homem remonte a tempos imemoriais (McClure 1966; Farrelly 1984; Hidalgo 2003), para a ciência este grupo de plantas ainda é cercado de mistérios (Janzen 1976; John & Nadgauda 2001; Jong & Klinkhamer 2005). Como será apresentado brevemente neste capítulo, e discutido em mais detalhes para *Guadua tagoara* nos capítulos seguintes, ainda que os bambus sejam plantas principalmente florestais, suas histórias de vida são marcadamente diferentes daquelas da maioria das plantas com as quais naturalmente coexistem. Por normalmente determinarem a estrutura e a dinâmica da floresta, as árvores são o grupo de plantas para as quais estas diferenças são mais importantes. A manifestação e as implicações destas diferenças podem ser percebidas em aspectos da história de vida de *G. tagoara*, e compõem a essência desta dissertação.

Classificação, origem e distribuição geográfica dos bambus

O que se conhece popularmente e no mundo todo como bambu é para a taxonomia vegetal o grupo de gramíneas (Poaceae) pertencente à tribo Bambuseae, subfamília Bambusoideae (Judziewicz *et al.* 1999; Kellogg 2001). Informalmente conhecidos como bambus lenhosos ou gramíneas arbóreas, pela lignificação de seus colmos e hábito arborescente, respectivamente, estas plantas sempre formaram a base do conceito de bambu (Calderón & Soderstrom 1980; Clark 1997). Os bambus lenhosos são considerados como um dos grupos de plantas mais importantes para o homem, tanto em tempos históricos quanto na atualidade (McClure 1966; Farrelly 1984; Soderstrom & Calderón 1979; Judziewicz *et al.* 1999; Hidalgo 2003).

A subfamília Bambusoideae, ou bambus verdadeiros, é um táxon monofilético e também é composta pela tribo Olyreae, conhecida informalmente como bambus herbáceos (Judziewicz *et al.* 1999 Kellogg 200). Os bambus herbáceos (Olyreae) são um grupo irmão dos bambus lenhosos (Bambuseae), e juntos formam um clado estreitamente relacionado ao grupo do arroz (Oryzoideae) e das gramas azuis (Pooideae). Os bambus lenhosos são divididos em um bem definido clado de clima temperado e em um não tão bem definido clado de clima tropical (Judziewicz *et al.* 1999). A Figura 1a apresenta uma hipótese filogenética para o posicionamento dos bambus na família Poaceae, a partir de análises morfológicas e moleculares.

As gramíneas primitivas foram habitantes de florestas tropicais ou subtropicais no hemisfério sul, e provavelmente coexistiram com os dinossauros (Linder 1987 *apud* Judziewicz *et al.* 1999). Os grupos mais basais de Poaceae, assim como os bambus

verdadeiros, também são plantas essencialmente florestais (Soderstrom & Calderón 1974; Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999; Kellogg 2001). Após uma grande radiação adaptativa no terciário, as gramíneas se diversificaram bastante. A maioria das linhagens desta família irradiou para habitats mais abertos (Kellogg 2001). Os bambus, entretanto, retornaram para as florestas, ou nunca saíram delas (Clark 1997). Segundo Clark (1997), os primeiros bambus surgiram provavelmente em florestas tropicais de terras baixas no hemisfério sul. Não se sabe quando houve a divergência entre os bambus herbáceos e lenhosos, mas especula-se que isto tenha ocorrido cedo na evolução destas linhagens (Clark 1997; Judziewicz *et al.* 1999).

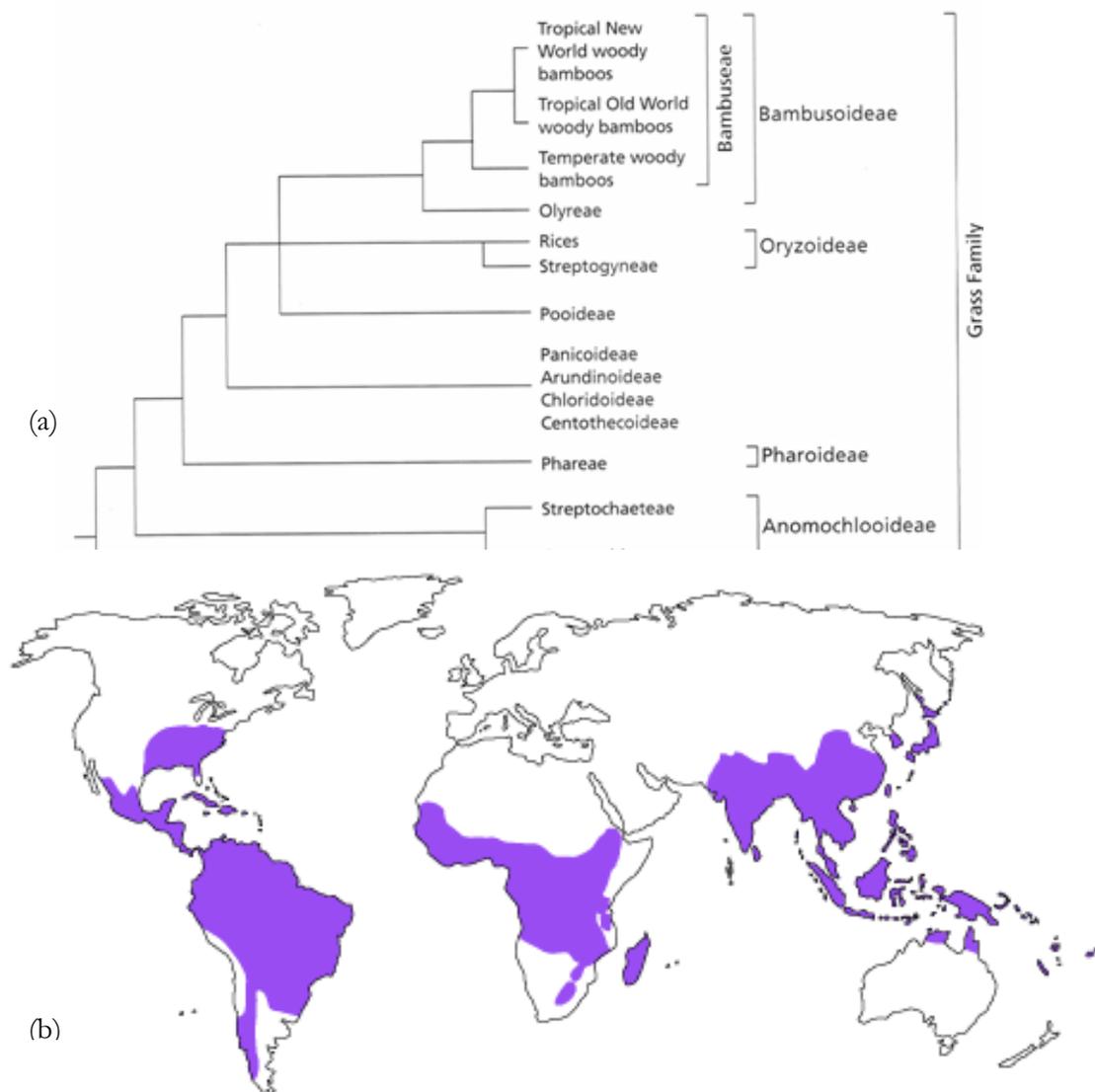


Figura 1. Distribuição geográfica e relacionamentos filogenéticos dos bambus lenhosos (Poaceae: Bamboiseae: Bambuseae). (a) Cladograma de Poaceae, com ênfase nos bambus e gramíneas basais (Anomochloaeae, Phareae e Streptochoaeteae). (b) distribuição geográfica dos bambus lenhosos; Fontes: (a) Extraído de Judziewicz *et al.* (1999). (b) *web site:* <http://www.eeob.iastate.edu/research/bamboo/maps/world-total-woody.gif>

Os bambus herbáceos ocorrem principalmente no Novo Mundo, com apenas dois representantes no Velho Mundo. Juntos, os bambus lenhosos e herbáceos somam cerca de 90 gêneros e 1200 espécies, das quais cerca de 1.100 (92 %) são de bambus lenhosos (Judziewicz *et al.* 1999). Daqui para frente, esta dissertação tratará exclusivamente de questões ecológicas e evolutivas relacionadas aos bambus lenhosos, aos quais eu me refiro na maioria das vezes apenas como bambus.

Os bambus ocorrem naturalmente em todos os continentes, exceto a Europa (Soderstrom & Calderón 1979), e distribuem-se entre 46 °N e 47 °S, e do nível do mar até 4.300 m (Fig. 1b; Judziewicz *et al.* 1999). No velho mundo os bambus estão presentes em florestas tropicais e subtropicais, decíduas e sempre verdes, e em florestas de monções, no sudeste da Ásia, África, Madagascar e norte da Austrália. Algumas espécies (ex. *Sasa* spp.) ocorrem também em habitats abertos, como campos. O centro de diversidade no Paleotrópico se situa nas florestas temperadas e tropicais sempre verdes do sudeste da Ásia. Na África e na Austrália a diversidade é baixa (Bystriakova *et al.* 2003, 2004). Dos 60 a 70 gêneros de bambus conhecidos, apenas *Arundinaria* tem representantes no Novo e Velho Mundo (Judziewicz *et al.* 1999).

Embora a riqueza de bambus seja maior na região temperada da Ásia, os bambus americanos são estrutural e evolutivamente muito mais diversificados do que os asiáticos, e ocorrem em uma variedade muito maior de ambientes (McClure 1973; Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999). No continente americano, os bambus têm a maior expressão da sua diversidade nas diferentes unidades fitogeográficas da Floresta Atlântica brasileira, especialmente entre os estados da Bahia e Espírito Santo (Judziewicz *et al.* 1999; Bystriakova *et al.* 2004). O Brasil possui a maior diversidade de bambus do Novo Mundo, com 89 % dos gêneros e 65 % das espécies conhecidas para esta região. Entre as 232 espécies de bambus do Brasil, 174 (75%) são consideradas endêmicas (Filgueiras & Gonçalves 2004), e muitas delas são espécies raras e ameaçadas, algumas das quais incluídas na “Lista Vermelha” da IUCN (Bystriakova *et al.* 2004). A mesma situação crítica ocorre em todo o continente americano, onde cerca de 200 espécies de bambus têm menos que 20.000 km² de vegetação nativa remanescente na sua área de distribuição geográfica (*op cit.*).

As histórias de vida dos bambus

A história de vida de um organismo envolve aspectos como o seu padrão de crescimento, diferenciação, armazenamento e reprodução, e reflete a sua filogenia e circunstâncias ecológicas recentes (Crawley 1997; Begon *et al.* 2006). Como já comentado, as florestas são o local de origem e o hábitat atual da maioria dos bambus. Por este motivo, suas histórias de vida têm que ser compreendidas neste contexto (Widmer 1997; Judziewicz *et al.* 1999), assim como se faz com as plantas arbóreas para as florestas (Whitmore 1989; Hubbell 2005), ou com as gramas para os campos (Numata 1979). Por possuírem importantes implicações para a ecologia e evolução dos bambus, sua arquitetura, desenvolvimento e fenologia reprodutiva serão apresentados neste capítulo. Serão enfatizados a arquitetura e o desenvolvimento, pois o Capítulo 2 contempla uma revisão sobre a fenologia reprodutiva.

Arquitetura e desenvolvimento

A arquitetura básica de um bambu é obviamente modular e consiste principalmente em um sistema ramificado de eixos segmentados, diferenciados em rizomas, colmos e ramos. Cada eixo segmentado é um ramo de outro eixo segmentado. Não há um tronco central ou um eixo principal nestas plantas, e os rizomas podem ser divididos em dois grandes grupos: leptomórficos e paquimórficos (Fig. 2a; McClure 1966). A estrutura segmentada dos eixos é determinada pela disposição alternada de nós e entrenós, que por sua vez são a expressão direta da atividade fisiológica periódica envolvida no alongamento dos entrenós. Esta atividade fisiológica periódica, chamada de crescimento intercalar por Porterfield (1930 *apud* McClure 1966), é responsável pelo alongamento de todos os eixos segmentados dos bambus (Fig 2b; McClure 1966; Liese 1998; Judziewicz *et al.* 1999; Shanmughavel & Francis 2001).

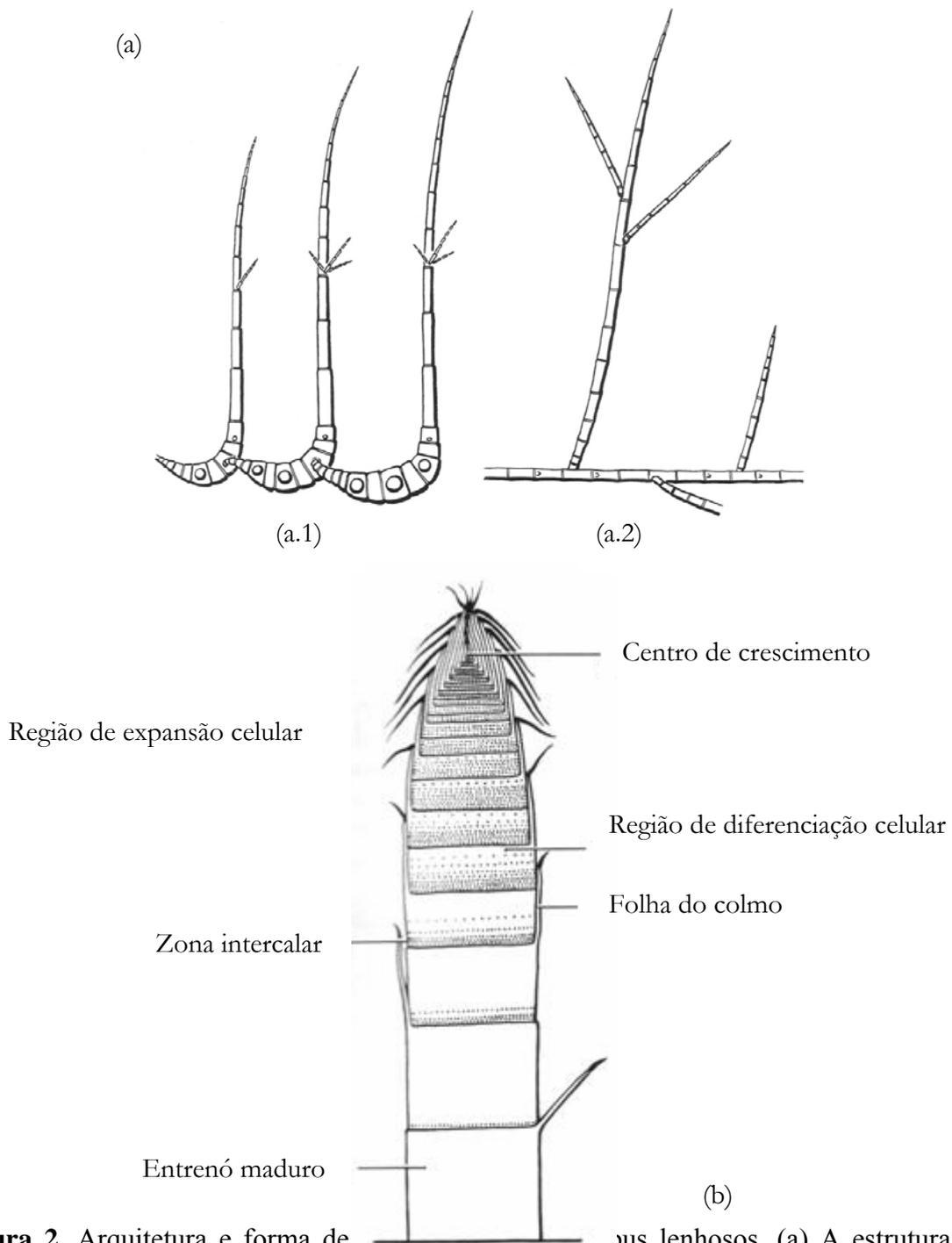


Figura 2. Arquitetura e forma de culmos lenhosos. (a) A estrutura básica do corpo de um bambu lenhoso, com os dois grandes grupos de rizomas: (a.1) rizoma paucimórfico (a.2) rizoma leptomórfico; (b) diagrama de uma seção longitudinal de um colmo ainda broto, mostrando estágios de crescimento e zonas de crescimento intercalar. Áreas pontilhadas representam regiões de diferenciação ativa e crescimento de tecidos; áreas não pontilhadas são tecidos maduros. Fonte: Modificado de McClure (1966; Fig. 1 e Fig. 56).

Estes dois modelos arquiteturais básicos dos bambus (Fig. 2 a,b) podem ser

observados em uma grande amplitude de tamanhos. Algumas das maiores espécies, como *Dendrocalamus giganteus*, podem ter colmos com até 40 m de altura e 30 cm de diâmetro. Por outro lado, *Arthrostylydium sarmentosum* tem colmos com o diâmetro semelhante a um pequeno pincel, e folhas com uma largura de apenas 3 mm (Soderstrom & Calderón 1979; John & Nadgauda 2001), e a planta inteira de *Arundinaria pygmaea* possui cerca de 30 cm de altura (Makita 1998). Além da grande amplitude no tamanho, há importantes variações nestes dois modelos arquiteturais básicos, especialmente nos padrões de ramificação do rizoma e dos colmos.

Os bambus são plantas clonais longevas cujas unidades vegetativas (ou rametas) são produzidas principalmente pelos meristemas do rizoma (Gadgil & Prasad 1984; Stapleton 1998; Makita 1998; Saitoh *et al.* 2002). O sistema rizomático dos bambus, formado principalmente por eixos subterrâneos, é ao mesmo tempo a fundação estrutural, o principal órgão de reserva e o local de origem de seus colmos, e por isso determina o hábito, a forma de crescimento e a ocupação de espaço por estas plantas. Em outras palavras, o desenvolvimento dos bambus é primariamente determinado pela atividade do sistema rizomático (McClure 1966; Stapleton 1998; Judziewicz *et al.* 1999; Shanmughavel & Francis 2001). A partir dos dois padrões básicos de ramificação descritos por McClure (1966), Judziewicz *et al.* (1999) descreveram cinco categorias de rizomas (Fig. 3).

Além do padrão de ramificação e origem dos colmos, as cinco categorias de rizoma (Fig. 3) diferem no comprimento do espaçador (ou pescoço, *sensu* McClure 1966). Esta estrutura tem capital importância ecológica para os bambus, e pode ser encontrada em diversos tamanhos e circunstâncias ecológicas (Stapleton 1998; Judziewicz *et al.* 1999). Além disso, há grandes variações no comprimento dos espaçadores inclusive em um mesmo gênero (ex: *Guadua*) (Judziewicz *et al.* 1999). Os espaçadores longos e ocos de *Yushania* são entendidos como uma adaptação a um ambiente sazonalmente alagado (Stapleton 1998), enquanto os espaçadores de até 12 m de comprimento em *Guadua sarcocarpa* habilitam esta espécie a ocupar grandes áreas na floresta, formando grandes clones (Smith 2000). O mesmo ocorre com *G. weberbaueri*, embora com espaçadores mais curtos. Neste bambu os espaçadores emergem à superfície, e desviam de obstáculos como raízes e troncos (Silveira 2005). Até os chamados “bambus anões” podem ter espaçadores muito compridos. O rizoma paquimórfico de *Sasa senanensis* permite que o geneta ocupe até 300 m lineares no sub bosque (Suyama *et al.* 2000). De maneira geral, os rizomas leptomórficos são

encontrados em espécies de climas temperados, e os rizomas paquimórficos em espécies tropicais (McClure 1966; Judziewicz *et al.* 1999)

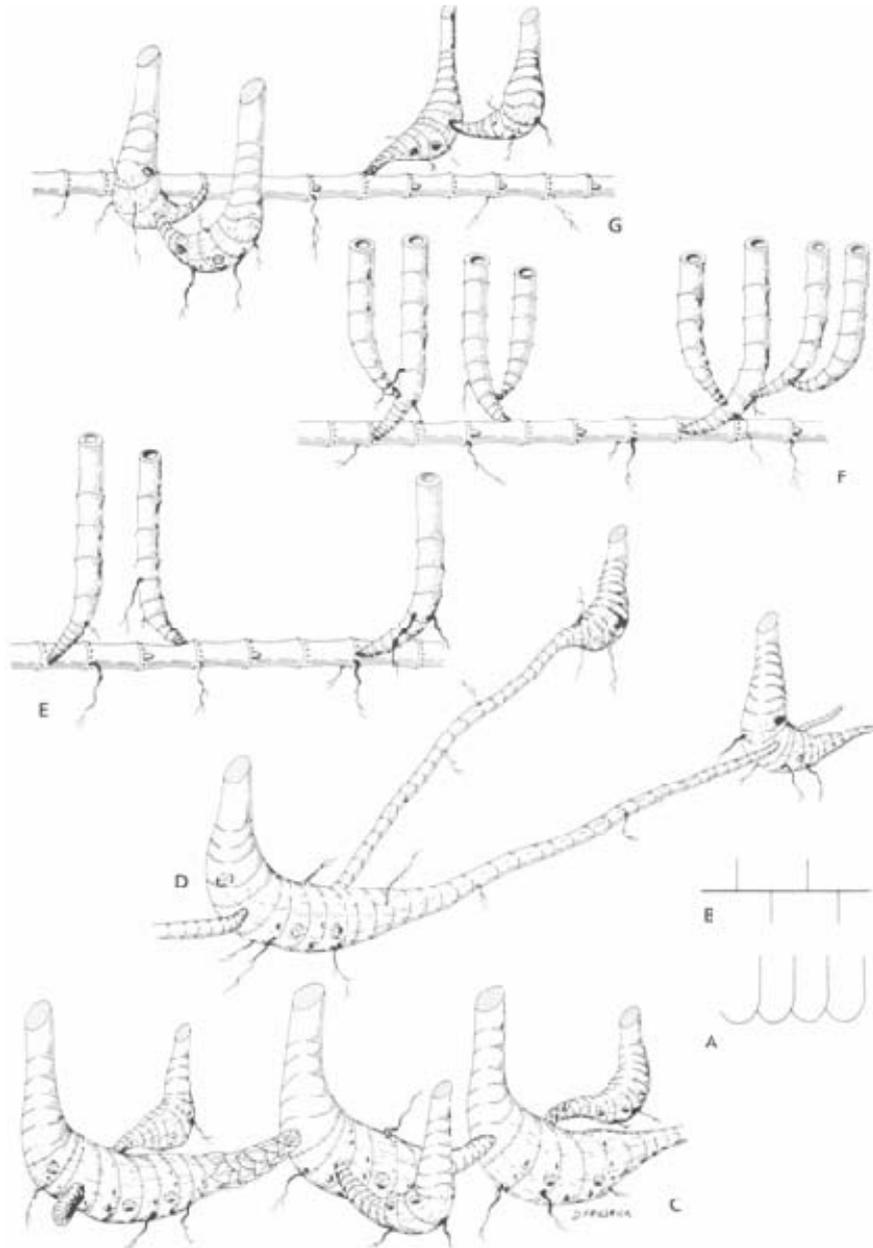


Figura 3. Padrões de ramificação e tipos de rizoma em bambus lenhosos. (A) Padrão de ramificação simpodial; (B) padrão de ramificação monopodial; (C) paquimórfico com espaçador (“pescoço” *sensu* McClure 1966) curto (simpodial); (D) paquimórfico com espaçador longo (simpodial); (E) leptomórfico simples com colmos solitários (monopodial); (F) leptomórfico entoucerante (anfipodial) e (G) anfimórfico (anfipodial). Adaptado de Judziewicz *et al.* (1999).

Então, além de ser a fundação estrutural dos bambus (McClure 1966), o sistema rizomático controla quando e onde os colmos se desenvolvem, e desta forma determina o padrão de distribuição espacial de rametas dentro de genetas e de genetas em

populações (Fig. 4; Makita 1998).

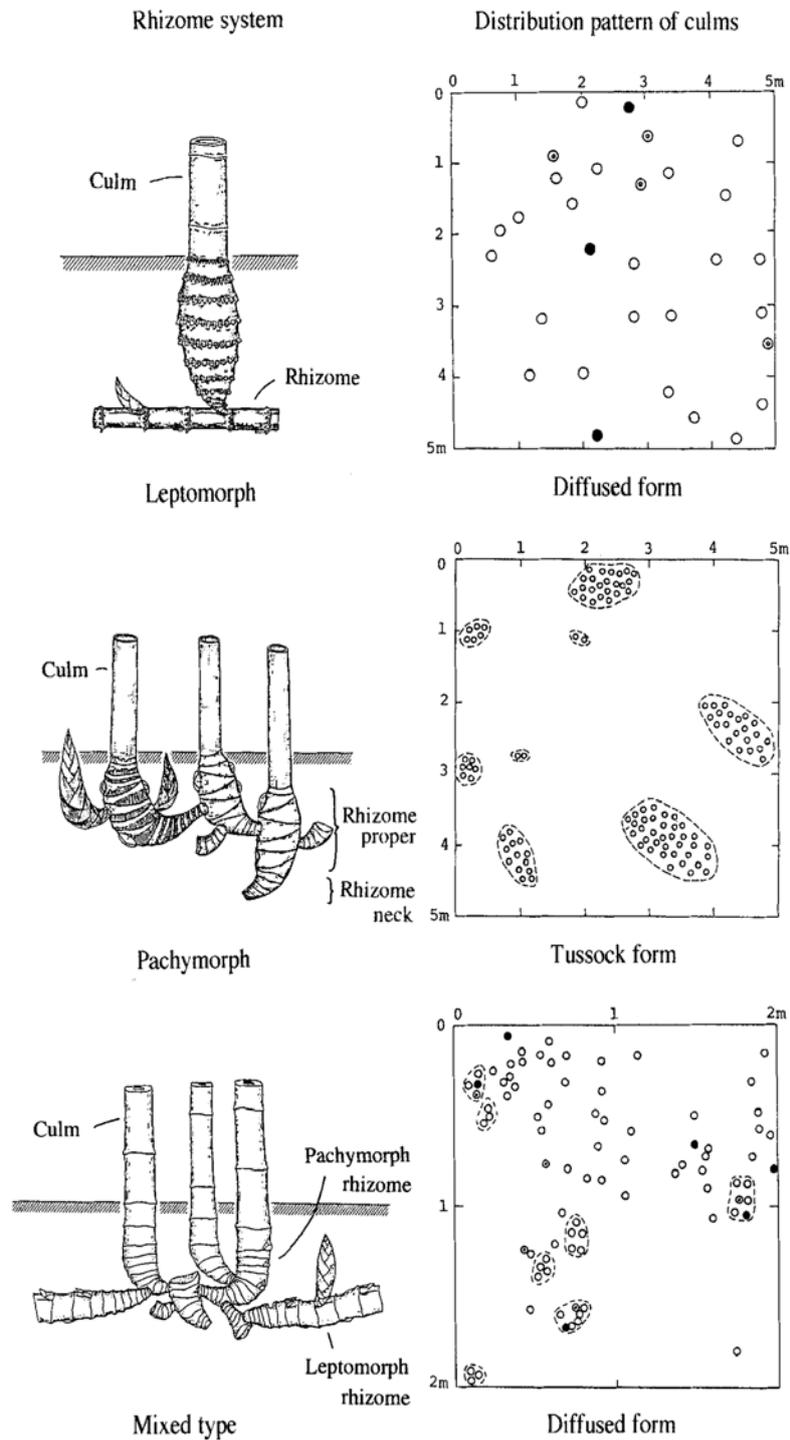


Figura 4. Sistema rizomático (coluna da esquerda) e padrões de distribuição espacial dos colmos (coluna da direita) em bambus lenhosos. De cima para baixo, os sistemas rizomáticos são: leptomórfico, paquimórfico e misto. Pontos (pretos e brancos) e linhas tracejadas na coluna da direita indicam colmos (rametas) mortos e touceiras (genetas), respectivamente. Fonte: Modificado de Makita (1998).

O elevado potencial de propagação vegetativa que os bambus apresentam, seja

por rizomas ou pelos colmos, deriva, em última instância, de sua natureza clonal. Por isso, e pelo fato das sementes serem raramente disponíveis, o plantio de bambus sempre foi baseado principalmente neste potencial natural de regeneração clonal (ver McClure 1966; Janzen 1976; Soderstrom & Calderón 1979; Farrelly 1984; Hidalgo 2003). A própria definição de uma planta clonal passa pela capacidade de produzir descendência potencialmente independente por crescimento vegetativo. Na ausência de mutações somáticas, os novos genetas recém independentes são geneticamente idênticos ao geneta de origem (Price & Marshall 1999). Em bambus, a fragmentação natural do geneta e a posterior independência dos fragmentos ocorrem tanto a partir de rizomas quanto de colmos (Wong 1991).

As habilidades de colonização e de competição são potencializadas pelo crescimento clonal em plantas (van Groenendael *et al.* 1996), e as habilitam a utilizar recursos com mais eficiência em ambientes heterogêneos (Price & Marshall 1999). Em bambus estes princípios se aplicam perfeitamente. O potencial invasivo está estreitamente relacionado ao crescimento clonal de muitas espécies, tanto a partir de rizomas quanto de colmos (Wong 1991; Widmer 1997; Stapleton 1998). Para *Sasa palmata*, mesmo após a fragmentação do geneta, a integração fisiológica e a divisão de trabalho desempenham importantes papéis na persistência no sub-bosque e na exploração de recursos. A persistência de gemas dormentes no rizoma permite a regeneração clonal dos fragmentos e o geneta então fragmentado passa a existir independentemente em vários locais (Saitoh *et al.* 2002).

As diferenças em morfologia e padrões de ramificação nos rizomas são mais bem compreendidas como diferentes adaptações ao ambiente florestal. A formação de touceiras compactas pode habilitar os bambus a ocupar grandes clareiras e competir com outras plantas por espaço e luz, enquanto a disposição espacial difusa dos colmos (ver Fig.4) pode representar uma estratégia de forrageamento por pequenas clareiras dentro da floresta (Widmer 1997; Makita 1998; Judziewicz *et al.* 1999). Em outras palavras, estas formas de crescimento clonal correspondem às estratégias falangeal e guerrilheira, respectivamente (*sensu* Lovett-Doust & Lovett-Doust 1982). Em alguns bambus tropicais estas estratégias de crescimento clonal têm sido associadas não somente ao crescimento do rizoma (Silveira 2005), mas também à plasticidade morfológica dos colmos no forrageamento por espaço e luz no dossel (Wong 1991; Widmer 1998). Em outras plantas clonais, sob diferentes níveis de nutrientes há um claro *trade-off* entre as estratégias falangeal e guerrilheira (Ye *et al.* 2006 e referências

citadas neste estudo). Considerando a heterogeneidade intrínseca do ambiente florestal, principalmente na disponibilidade de luz (Whitmore 1996), *trade-offs* devem também ocorrer em bambus com variações no comprimento dos espaçadores.

O desenvolvimento vegetativo dos bambus, especialmente do colmo, é a base do valor que estas plantas têm para o homem como recursos naturais (McCLure 1966; Farrelly 1984; Hidalgo 2003). Não obstante, é um assunto pouco conhecido (Liese 1998; Magel *et al.* 2005). Os colmos representam a maior parte da biomassa dos bambus, e por isso são o maior componente do desenvolvimento destas plantas (Pearson *et al.* 1994; Li *et al.* 1998b; Kleinhenz & Midmore 2001; Shanmughavel & Francis 2001; Riaño *et al.* 2002). Os bambus são as plantas terrestres com as maiores velocidades de crescimento em altura e acumulação de biomassa justamente por causa do crescimento dos seus colmos (Shanmughavel & Francis 2001; Magel *et al.* 2005).

A fotossíntese nos bambus ocorre principalmente nas folhas. A capacidade fotossintética varia entre bambus leptomórficos e paquimórficos em função das diferenças de longevidade foliar nos dois grupos. Bambus leptomórficos têm uma longevidade foliar não maior que dois anos, enquanto os paquimórficos têm folhas mais longevas (Kleinhenz & Midmore 2001; Shanmughavel & Francis 2001), que podem durar até seis anos (Pearson *et al.* 1994). A longevidade dos colmos é muito variável entre espécies e regiões, e é um aspecto ainda pouco conhecido (Judziewivz *et al.* 1999). Para *Chusquea culeou*, um bambu de clima temperado, Pearson *et al.* (1994) estimaram a longevidade de colmos até 33 anos. Louton *et al.* (1996) sugeriram três anos para o bambu tropical *Guadua weberbaueri*. Gadgil & Prasad (1984) se referiram aos colmos como sítios da fotossíntese, e discutiram as conseqüências deste fato para a forma de crescimento dos bambus. Entretanto, a ocorrência da fotossíntese nos colmos dos bambus é ainda um assunto controverso (ver Capítulo 3).

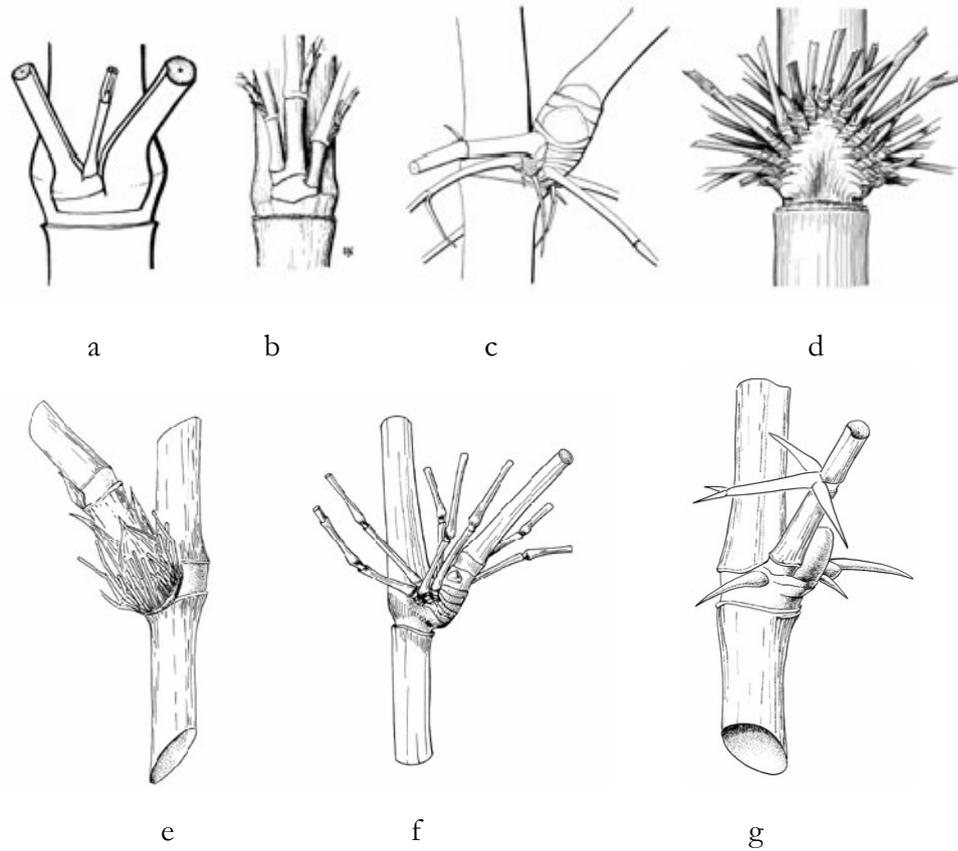
Como a capacidade fotossintética decresce com a idade das folhas, os bambus leptomórficos têm picos bienais de atividade fotossintética, mas os paquimórficos não (Kleinhenz & Midmore 2001). Disto resulta que a produção de colmos em bambus de clima temperado pode estar sujeita a ciclos bienais, como em *Phyllostachys pubescens* (Li *et al.* 1998). Entretanto, a produção e o crescimento de colmos são marcadamente sazonais na maioria dos bambus, e ocorrem normalmente na época mais chuvosa e/ou mais quente do ano (Numata 1979; Pearson *et al.* 1994; Li *et al.* 1998a; Judziewicz *et al.* 1999; Shanmughavel & Francis 2001; Nath *et al.* 2004; Franklin 2005).

O desenvolvimento dos colmos se dá por crescimento intercalar, em duas fases:

(a) alongamento intenso e rápido dos entrenós no sentido base-ápice, sem manifestação das gemas axilares, e (b) subsequente ramificação a partir das gemas nodais (McClure 1966; Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999). O alongamento pode ocorrer em taxas de até 1,2 m por dia (Ueda 1960 *apud* Franklin 2005), mas em geral se situa entre 15 e 20 cm (Franklin 2005). Por outro lado, a ramificação e outros processos do desenvolvimento, como a lignificação, em geral são mais lentos e podem durar anos (Calderón & Soderstrom 1980; Liese 1998; Lin *et al.* 2002). Segundo Judziewicz *et al.* (1999), estas duas fases são uma adaptação para a competição por luz com as plantas lenhosas arbóreas.

A forma de crescimento arborescente dos bambus é única até mesmo entre as gramíneas, e decorre primariamente do crescimento vertical e da ramificação dos seus colmos (Calderón & Soderstrom 1980). A condição mais comum em gramíneas é a de entrenós não alongados, e uma ramificação não muito expressiva dos eixos aéreos (Judziewicz *et al.* 1999). Nos bambus o alongamento dos eixos aéreos é a regra (ver Fig. 2), assim como a manifestação das gemas nodais em complexos padrões de ramificação (Fig 5a). Os bambus tropicais apresentam a maior variação nestes padrões de ramificação, incluindo a ocorrência de espinhos (McClure 1966, 1973; Calderón & Soderstrom 1980; Wong 1991; Judziewicz *et al.* 1999). O crescimento clonal também se manifesta naturalmente nas gemas dos colmos, assim como o crescimento reiterativo (Wong 1991; Widmer 1998; Silveira 2005). A infestação de bambus em florestas com histórico de exploração de madeira é em grande parte devido à plasticidade morfológica e ao potencial de crescimento clonal dos colmos (Wong 1991).

(a) Tipos de ramos



(b) Hábitos

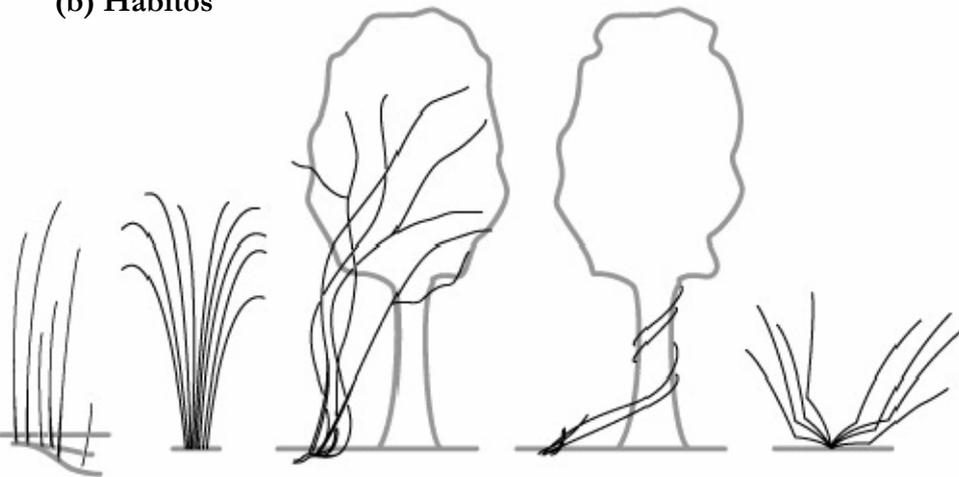


Figura 5: (a) *Phyllostachys harmonicum*; (e) *Chusquea* aff. *scandens*; (f) *Eremocaulon aureofimbriatum*; (g) *Guadua longifolia*. Hábitos: (a) colmos eretos em touceira densa; (b) colmos eretos e arqueados no ápice, em touceira densa; (c) escalador ouescandente; (d) entrelaçado; (e) decumbente. Fonte: <http://www.eob.iastate.edu/research/bamboo/characters/>.

Os diferentes hábitos encontrados em bambus são essencialmente as expressões das diferenças em tamanho, resistência mecânica e padrões de ramificação dos rizomas e colmos (Fig. 5b). Entre os bambus tropicais esta característica também é mais variável

do que em bambus de climas temperados (McClure 1973; Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999). Algumas espécies apresentam nítidas adaptações nos colmos para escalar as árvores e ocupar o dossel. Os espinhos lignificados e em forma de garra nas espécies do gênero *Guadua* são a mais óbvia destas adaptações (Judziewicz *et al.* 1999).

A ocorrência de muitas formações vegetacionais dominadas por bambus, seja no sub bosque ou no dossel (Huberman 1959; McClure 1966; Numata 1979a; Nelson 1994; Judziewicz *et al.* 1999) desperta questões sobre os fatores reguladores da densidade de colmos. Embora o auto-raleamento não seja comum em plantas clonais (De Kroon & Kalliola 1995), há alguns registros de sua ocorrência em bambus, e da sua relação com a arquitetura e o desenvolvimento do geneta. Em *Sasa kurilensis* este mecanismo foi encontrado no estágio inicial de regeneração por sementes. Esta espécie produz poucos rizomas quando jovem, e por isso cresce mais verticalmente do que horizontalmente no estágio inicial de restabelecimento da população (Makita 1997,1998). Três espécies de *Chusquea* também apresentaram auto - raleamento. Para estas espécies, a evidência deste mecanismo foi a menor densidade de touceiras (genetas) em condições de clareiras, quando comparada com os locais sob dossel fechado (Widmer 1997). Nos dois casos (*Sasa kurilensis* e *Chusquea* spp.), o auto - raleamento foi determinado pelo padrão espacial da população, formada por genetas paquimórficos em *Chusquea* spp. e por genetas anfimórficos, mas com pouca expansão lateral no início da vida em *Sasa kurilensis*. Por outro lado, *Sasa tsuboiana* regula a densidade de colmos intra clonalmente, e não está sujeita ao auto - raleamento no estágio inicial de vida. Esta espécie produz extensos rizomas leptomórficos logo no estágio de plântula, com muitas gemas laterais ativas (Makita 1998).

Fenologia reprodutiva

Na maior parte da sua vida um bambu permanece em estado essencialmente vegetativo, mas os raros episódios de floração e frutificação sempre foram e ainda são de maior interesse para o homem (Janzen 1976; John & Nadgouda 2001). Os ciclos de vida dos bambus se expressam em um *continuun* entre a monocarpia e a polycarpia estritas e entre intervalos de floração de décadas e de meses (McClure 1966; Soderstrom & Calderón 1979; Campbell 1985; Judziewicz *et al.* 1999). A maioria das espécies possui um longo ciclo vegetativo (de até 120 anos), que termina com um episódio

reprodutivo suicida, seguido então da regeneração por sementes (Janzen 1976; Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Keeley & Bond 1999; Judziewicz *et al.* 1999).

Pela própria natureza do fenômeno da reprodução sexuada em bambus, a sua documentação é escassa, fragmentada e cercada de evidências anedóticas (Janzen 1976; Campbell 1985). Uma das razões óbvias para esta escassa documentação é que dificilmente um pesquisador tem a oportunidade de presenciar dois episódios reprodutivos de uma mesma espécie em um mesmo local. Apesar desta dificuldade, os padrões de florescimento em bambus vêm sendo descritos há muito tempo. Munro (1896), Blatter (1906) e Kawamura (1927) (todos citados em McClure 1966) contribuíram consideravelmente para a identificação de padrões gerais. Mais recentemente, Janzen (1976), Simmonds (1980), Gadgil & Prasad (1984), Campbell (1985), Makita (1998), Franklin (2004) e Isagi *et al.* (2004) refinaram aspectos biogeográficos, ecológicos e moleculares deste fenômeno biológico, e propuseram hipóteses para explicar os distintos padrões observados. Entretanto, as causas distais das estratégias reprodutivas em bambus ainda permanecem em discussão (Kelly & Sork 2002; Jong & Klinkhamer 2005).

A grande variação nas estratégias reprodutivas dos bambus não pode ser explicada pelas mesmas hipóteses e teorias propostas para explicar o *mast seeding* em plantas arbóreas policárpicas de climas temperados (Kelly 1994; Kelly & Sork 2002; Jong & Klinkhamer 2005). A grande longevidade, a monocarpia e os distintos graus de sincronia reprodutiva podem ter diferentes histórias evolutivas nos bambus (Gadgil & Prasad 1984; Clark 1997; Widmer 1997; Makita 1998; Franklin 2004). O capítulo dois detalha o arcabouço evolutivo e ecológico das hipóteses propostas para explicar as estratégias reprodutivas em bambus.

As florestas dominadas por *Guadua* spp.

Entre os bambus neotropicais, as espécies do gênero *Guadua* Kunth se destacam pelos seus grandes tamanhos, complexos padrões de ramificação no rizoma e nos colmos, e por serem dominantes em extensas áreas de florestas na Amazônia (Nelson 1994; Silveira 1999, 2005; Judziewicz *et al.* 1999; Smith 2000; Griscon & Ashton 2003, 2006; Nelson *et al.* 2007) e na Floresta Atlântica (Fantini & Guries 2000; Araújo *et al.* 2005). São bambus de dossel, cujos colmos podem ter até 30 m de altura e 22 cm de diâmetro. Espinhos em forma de garra são comuns em muitas espécies, e são utilizados

para fixação nas copas das árvores. Rizomas paquimórficos são mais comuns, mas espaçadores longos ocorrem em algumas espécies (Judziewicz *et al.* 1999).

No sudoeste da Amazônia, principalmente na bacia dos rios Acre e Purus, *G. weberbaueri* e *G. sarcocarpa* dominam uma paisagem florestal com cerca de 180.000 km² (Nelson 1994), cuja origem e mecanismos ecológicos de manutenção e expansão vêm sendo estudados intensamente sob várias perspectivas e em várias escalas (Nelson 1994; Silveira 1999, 2005; Torezan & Silveira 2000; Griscon & Ashton 2003, 2006; Stamm *et al.* 2004; Nelson *et al.* 2007). Estas florestas dominadas por bambus possuem uma das menores riquezas de espécies arbóreas da Amazônia (Silveira 2005; ter Steege *et al.* 2006), bem como uma biomassa cerca de 50% inferior àquela normalmente encontrada em florestas amazônicas de terra firme (Torezan & Silveira 2000; Silveira 2005). A supressão da regeneração natural das plantas arbóreas, e a conseqüente alteração da estrutura florestal e da sucessão secundária, são outros aspectos associados à dominância de bambus nestes ambientes (Silveira 1999, 2005; Griscom & Ashton 2003, 2006).

Embora alguns autores defendam uma expansão destas florestas de bambu associada às atividades humanas (Stamm *et al.* 2004; Silveira 2005), outros autores argumentam que faltam evidências para explicar a origem antropogênica da dominância de bambus (Judziewicz *et al.* 1999; Griscom & Ashton 2006). Segundo os últimos autores, os tabocais, como são chamadas no Brasil as florestas de *Guadua* spp., seriam uma fase sucessional da floresta, e sua manutenção e expansão poderiam ser explicadas por um ciclo de distúrbios auto-perpetuante, imposto à floresta principalmente pelo desenvolvimento dos colmos.

O estudo das florestas de bambu na Amazônia através do uso de sensores orbitais permitiu entender importantes padrões espaciais e temporais associados ao ciclo de vida das espécies de *Guadua* e à própria dinâmica da comunidade (Nelson 1994; Silveira 2005; Nelson & Bianchini 2005; Nelson *et al.* 2007). Além disso, estes autores desenvolveram e integraram métodos e técnicas inovadoras para investigar uma planta clonal a partir de um terceiro nível de organização, o “tabocal”. Normalmente plantas clonais são estudadas em dois níveis de organização, geneta e rameta (Begon *et al.* 2006).

Na Floresta Atlântica, mais especificamente na região sul e sudeste do Brasil, *Guadua tagoara* é considerado um bambu com elevado potencial invasivo, e domina

extensas áreas de florestas secundárias (Fantini & Guries 2000; Araújo *et al.* 2005). Na região do Vale do Ribeira, estado de São Paulo, este bambu domina uma área florestal de cerca de 15.000 ha (A. C. Fantini, com. pessoal). Segundo Fantini & Guries (2000), a dominância deste bambu está associada à redução da densidade e área basal de plantas arbóreas e a uma extrema modificação da estrutura da floresta. A presença de *G. tagoara* também afeta a regeneração de plantas arbóreas através do comprometimento à chuva de sementes e à sobrevivência das plântulas (Rother 2006). Fantini & Guries (2000) propuseram que a expansão de *G. tagoara* em florestas secundárias é facilitada por atividades antrópicas que alterem a estrutura da floresta, como a extração de madeira.

OBJETIVO GERAL

Investigar a história de vida de *Guadua tagoara* sob duas perspectivas: (a) conhecer a base ecológica do seu suposto potencial invasivo e (b) discuti-la no contexto teórico da ecologia e evolução das plantas *mast seeding*.

Os capítulos 2 e 3 tratam de questões específicas a partir destas duas perspectivas.

ABORDAGEM

Esta dissertação baseou-se principalmente em três momentos do ciclo vital de *G. tagoara*, abordados nas escalas de taquaral, geneta e rameta: frutificação maciça seguida de morte parental (monocarpia), regeneração por sementes e desenvolvimento dos genetas adultos. Os aspectos estudados em sua história de vida foram: frutificação maciça, monocarpia, regeneração por sementes, sincronia e intervalo reprodutivos, desenvolvimento, plasticidade morfológica, diversidade intra e infra específica e evolução.

ÁREA DE ESTUDOS

“Embora eu tenha visto em outras partes do Brasil muitas e variadas florestas primitivas, nenhuma me pareceu mais bela e mais amena do que aquelas que, perto da cidade do Rio de Janeiro e recobrando as encostas dos montes, recebem o nome de Serra do Mar [Serra dos Órgãos](...) Estas florestas me

agradaram muito mais que as outras e ficaram para sempre gravadas no meu espírito, não só porque fossem primitivas e, com isso, um presente para os meus olhos espantados, mas na verdade porque excedem em beleza e suavidade.”

K. F. Von Martius, 1817

Este estudo foi realizado no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO) (22°52'- 22°24'S e 45°06'- 42°69'W), nos municípios de Teresópolis, Petrópolis e Guapimirim, estado do Rio de Janeiro (Fig 6). O PARNASO possui cerca de 10.600 ha e está localizado entre os limites altitudinais de 200m a 2.263m, no sistema orográfico da Serra dos Órgãos (IBAMA 2007). A Serra dos Órgãos, por sua vez, está inserida numa unidade geográfica denominada Bloco da Região Serrana Central, e compõe um dos cinco blocos de remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro (Rocha *et al.* 2003). Associado a outras unidades de conservação, o PARNASO integra um *continuum* florestal cuja biodiversidade e endemismos estão entre as maiores deste estado (*op cit.*). As florestas desta região compartilham com aquelas do sul da Bahia a condição de serem centros de alto endemismo vegetal, principalmente de espécies arbóreas (Mori *et al.* 1981, Guedes *et al.* 2005), e possuem uma extensa lista de espécies de vertebrados terrestres endêmicos e/ou em estado crítico de conservação (Bergallo *et al.* 2000 *apud* Rocha *et al.* 2003). O nome Serra dos Órgãos deriva da semelhança entre este conjunto de montanhas e o instrumento musical órgão (Fig 6).

Relevo, solos e clima - O relevo do PARNASO é intensamente escarpado (65% da área tem declive superior a 50%), com uma grande variação altitudinal em uma área relativamente pequena. A maior parte da área do parque é caracterizada por vales profundos e encaixados, que contrastam com o relevo quase plano dos Campos de Altitude (IBDF/FBCN 1980). Os picos mais ou menos paralelos, que caracterizam a Serra dos Órgãos, erguem-se a uma altitude não menor que 400 m. O ponto culminante desta região é a Pedra do Sino, com 2. 263 m (Rizzini 1954). A área em que se insere o PARNASO apresenta grande diversificação em tipos de solos. Estão presentes pelo menos cinco tipos, e diversas associações entre eles. O grupo dos Latossolos é o que cobre a maior parte da área, e compreende o Latossolo Amarelo, Latossolo Vermelho Amarelo e Latossolo Vermelho. O Litossolo se restringe a pequenas áreas de maiores altitudes e os solos hidromórficos ocorrem nas regiões mais baixas, às margens dos rios. De modo geral, este solos apresentam perfis bastante profundos, pouco diferenciados,

sendo pouco nítido o contraste entre seus horizontes. Os solos hidromórficos, presentes apenas em locais mais baixos, próximos de rios, sofrem a influência de excesso de umidade em uma parte do ano. O Litossolo é encontrado somente em regiões de cotas elevadas. São solos muito rasos, cujos horizontes não se apresentam diferenciados ou estão pouco desenvolvidos, quando presentes (IBAMA 2007).

O PARNASO protege mananciais hídricos que drenam para as duas principais bacias hidrográficas fluminenses, a do Paraíba do Sul e a da Baía de Guanabara. Os rios Soberbo, Bananal, Sossego, Inhomirim, Magé, Santo Aleixo, Iconha e Corujas deságuam na Baía de Guanabara. Todos os rios da vertente continental do PARNASO são contribuintes da Bacia do Rio Paraíba do Sul. Nesta vertente, a bacia hidrográfica mais importante é a do rio Paquequer (IBAMA 2007), onde a maior parte deste estudo foi realizada.

A fisiografia do PARNASO interage com a intensa precipitação no verão (ver item “clima”) e gera distúrbios naturais importantes na configuração do relevo e da vegetação regionais. Durante o verão chuvoso, o volume dos rios aumenta rapidamente, produzindo o fenômeno chamado de "cabeça-d'água" ou "tromba-d'água", principalmente no Rio Soberbo. Isto ocorre em função das nuvens baixas, carregadas de chuva, que se chocam com os cumes da serra e se precipitam. Em razão do acentuado desnível das encostas, a água desce em grande velocidade até o pé da serra (IBAMA 2007). Outros distúrbios frequentes nesta região, e que surgem das mesmas circunstâncias, são os movimentos de massa, principalmente os escorregamentos de terra e pedras das encostas. Tanto estes eventos quanto as trombas - d'água são bastante comuns não só no PARNASO, mas em toda a Serra dos Órgãos (Fernandes & Amaral 1996).

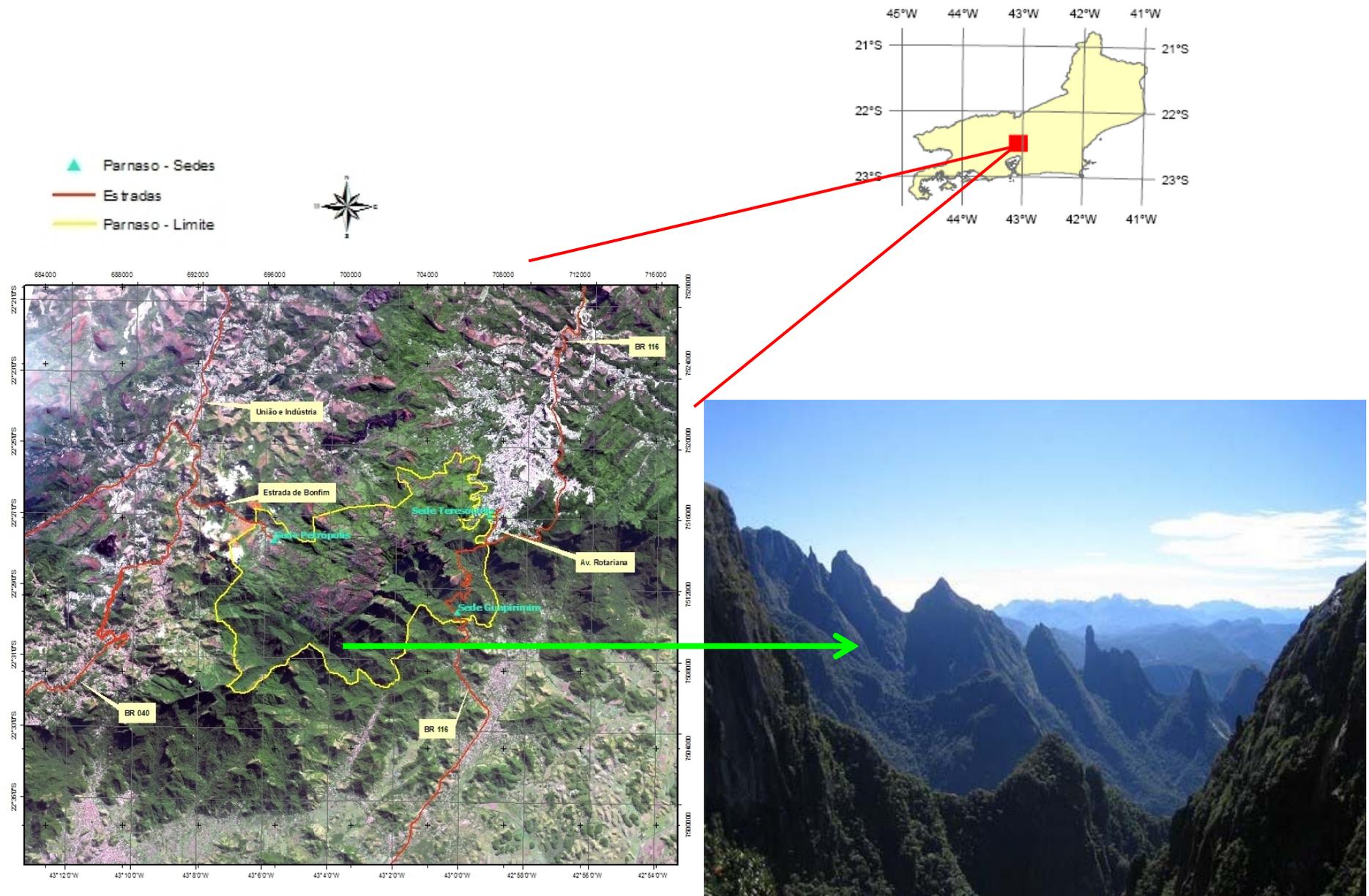


Figura 6. Área de estudos: Parque Nacional da Serra dos Órgãos

Clima - O clima desta região se enquadra na designação *Cfb* de Köppen, ou seja, predominam condições mesotérmicas com verões amenos e invernos frescos, e não há uma estação seca definida (Veloso 1945; Bernardes 1952; Fig 7). Os valores médios para a temperatura e a precipitação pluviométrica são de 17°C e 2.096 mm, respectivamente (*op cit.*). As chuvas no PARNASO são principalmente de natureza orográfica, e se concentram nos meses de verão (Bernardes 1952). A umidade relativa média é de cerca de 90 % para Teresópolis, e geadas podem ocorrer nos meses de inverno, principalmente nas partes mais altas (Veloso 1945; Rizzini 1954)

O perfil climático de Teresópolis (Bernardes 1952) é bastante semelhante àquele da Serra de Macaé de Cima (Nova Friburgo, RJ), região também submetida ao clima do tipo *Cfb*, e sem estresse hídrico (Lima & Guedes-Bruni 1997). Contudo, Davis (1945) e Rizzini (1954) argumentaram que junho, julho e agosto são meses secos, e marcam uma nítida estação seca e fria na Serra dos Órgãos. Segundo os critérios de Rizzini & Pinto (1964 *apud* Rizzini 1997), junho, julho e agosto de 2006 foram meses com condições climáticas potencialmente limitantes ao crescimento vegetal (ver Capítulo 3). Estes fatos apontam para uma contradição quanto à classificação do clima desta região, bem como para a possibilidade de ter havido uma mudança no seu perfil climático entre as primeiras décadas do século XX e o início do século XXI.

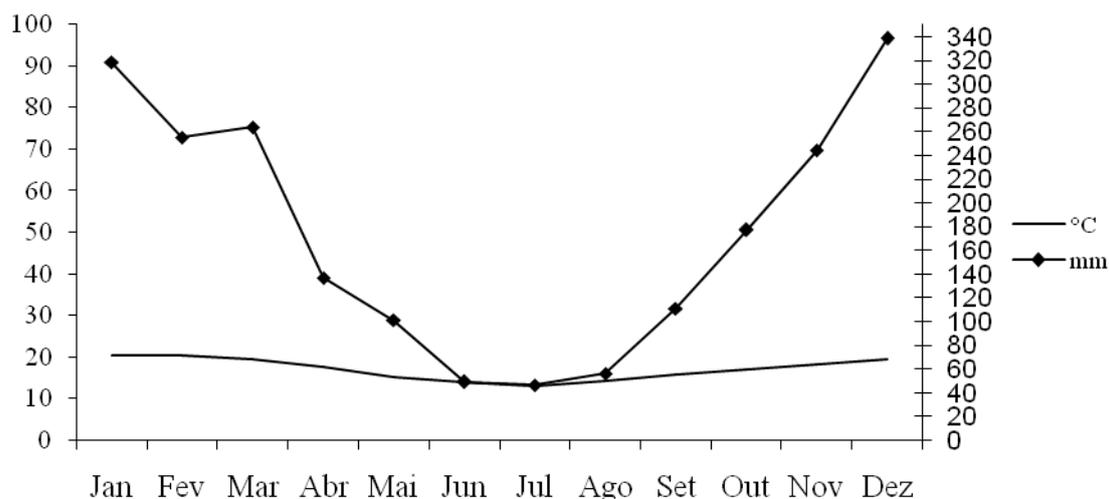


Figura 7. Diagrama climático para Teresópolis, RJ. Dados da estação meteorológica de Teresópolis. Fonte: Bernardes (1952).

Vegetação - O parque possui quatro formações da Floresta Ombrófila Densa (*sensu* IBAMA 1991): Floresta Ombrófila Densa Baixo Montana, Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Densa Alto Montana e Campos de Altitude (IBAMA, 2007). Este estudo foi desenvolvido principalmente nas duas primeiras formações fitogeográficas. A Floresta Ombrófila Densa Submontana (entre 50 e 500 m de altitude) é caracterizada por uma estrutura essencialmente fanerófitica, com a ocorrência de caméfitas, epífitas e lianas. O estrato superior atinge de 25 a 30 m de altura (Radam Brasil 1982). A Floresta Ombrófila Densa Montana (entre 500 e 1500 m) é a formação predominante no PARNASO (IBAMA 2007), e também é caracterizada pelas formas de vida citadas anteriormente. A altura do estrato superior desta formação alcança geralmente até 25m (Radam Brasil 1983). A acentuada estratificação vertical e a grande diversidade de epífitos e lianas são outras características marcantes destas formações, principalmente na Serra dos Órgãos (Rizzini 1954, 1997).

Estas duas formações fitogeográficas foram chamadas por Rizzini (1954), na “Flora Organensis”, de “Florestas Húmidas”, ou “Florestas Rivulares”, em função do domínio da vegetação arbórea ao longo dos cursos d’água. Segundo este autor, estas “florestas rivulares” têm estreita associação com os rios, e ocorrem principalmente nos vales e encostas úmidas. A ocorrência nestes vales e encostas impõe uma dinâmica própria a estas florestas, principalmente em função da dinâmica fluvial e dos deslocamentos de massa. Estes eventos causam grandes aberturas de clareiras, que podem ser vistas de longe (Fernandes & Amaral 1996). Em alguns casos, estas clareiras podem ser colonizadas por bambus (obs. pessoal).

Os bambus lenhosos são bastante comuns no PARNASO (Rizzini 1954), assim como em outras florestas montanhosas do estado do Rio de Janeiro (Rizzini 1997; Lima & Guedes-Bruni 1997; Judziewicz *et al.* 1999). Além de *Guadua tagoara*, no PARNASO ocorrem pelo menos mais cinco espécies de bambus lenhosos: *Glaziophyton mirabili*, *Merostachys* sp., *Chusquea oligophylla*, *C. gaudichaudii* e *C. pinifolia*. A primeira espécie é endêmica na Serra dos Órgãos (Judziewicz *et al.* 1999), e a última é comumente a espécie dominante nos Campos de Altitude (Rizzini 1954).

***Guadua tagoara* (Nees) Kunth**

Conhecida popularmente como taquaruçu, *Guadua tagoara* ocorre exclusivamente na Floresta Atlântica *sensu lato*, principalmente nas florestas das

cadeias montanhosas da costa brasileira. É encontrado desde o estado da Bahia até Santa Catarina, entre 50 e 1200 m de altitude (Londoño & Clark 2002). Assim como outras espécies de *Guadua* da bacia amazônica, o taquaruçu é um bambu de grande porte que possui um sistema rizomático paquimórfico associado ao hábito escandente e escalador, ou seja, possui colmos eretos na base e arqueados no ápice, com ramos superiores armados que escalam e são suportados pelos galhos das copas das árvores (Judziewicz *et al.* 1999). Os colmos das plantas adultas do taquaruçu podem chegar a até 20 m de altura (normalmente entre 10 e 15 m), com 5 a 10 cm de diâmetro, entrenós cilíndricos e ocos, com até 80 cm de comprimento (não menos que 16 cm), e de coloração esverdeada. Dos nós medianos e superiores, a partir de gemas solitárias, desenvolvem-se ramos laterais com uma forte dominância de um ramo central, normalmente com uma inclinação de cerca de 45° a 50° em relação ao colmo principal, e voltado para cima. A partir destes ramos laterais, ou ramos primários, desenvolvem-se de 1 a 4 ramos secundários, que se estendem a até 6 m de comprimento por sobre e entre as árvores. Normalmente todos os ramos laterais são espinescentes, e cada nó pode dar origem a até 5 espinhos. A ramificação lateral normalmente não se desenvolve nas partes basais dos colmos (Londoño & Clark 2002)..

Em muitas áreas florestais do PARNASO a grande abundância de colmos de *G. tagoara* é tratada atualmente pela administração do parque como um problema, que necessita de medidas em caráter de manejo. Este bambu ocorre em todas as formações florestais deste parque, e é muito abundante em locais como beira de estradas e trilhas, margens de córregos e nas áreas mais impactadas pelo homem. Em todos estes locais e também em trechos no interior da floresta e em clareiras naturais, *G. tagoara* se desenvolve em colônias formadas por um ou mais genetas, conhecidas como taquarais. Nestes trechos da floresta esta espécie comumente assume a dominância e compõe a estrutura e fisionomia locais, através da colonização do dossel com seus colmos e ramos dotados de espinhos em forma de garra. Os limites físicos dos genetas adultos são praticamente impossíveis de se distinguir em campo sem escavação do rizoma. Coletas férteis desta espécie encontram-se depositadas no herbário da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (Terra, 27; RBR).

CAPÍTULO 2

O FIM E O RECOMEÇO: FRUTIFICAÇÃO MACIÇA, MONOCARPIA E REGENERAÇÃO EM *Guadua tigoara*

“A evolução revela um significado na morte, embora ele seja como algumas das frutinhas que Darwin provou nas Galápagos, “ácidas & austeras”. Existe uma providência especial na queda de um pardal. Até a seca produz frutos. Até a morte é uma semente.”

Jonathan Weiner (1995), em *O Bico do Tentilhão: uma história da evolução no nosso tempo*

Introdução

A frutificação maciça (*mast seeding*) é a produção intermitente de grandes quantidades de frutos e sementes por uma população de plantas (Silvertown 1980; Kelly 1994). Esta estratégia resulta em episódios reprodutivos que podem se manifestar sincronicamente em grandes áreas, e é mais comum em plantas arbóreas policárpicas de latitudes medianas (Kelly & Sork 2002). Supostamente, a evolução da frutificação maciça ocorreu sob pressões seletivas similares em espécies não relacionadas de diferentes continentes. Dois fatores seletivos se destacam na evolução desta estratégia reprodutiva: a eficiência da polinização anemófila e a predação de sementes (Kelly & Sork 2002). Estes fatores correspondem, respectivamente, às predições das hipóteses de eficiência na polinização (Norton & Kelly 1988; Kelly *et al.* 2001) e de saciação dos predadores (Janzen 1971; Silvertown 1980). Entretanto, ainda que não estejam presentes em todas as plantas *mast seeding*, dois aspectos da frutificação maciça permanecem sem uma explicação plausível: a origem da sincronia reprodutiva em escala populacional e a monocarpia (Jong & Klinkhamer 2005).

Em plantas longevas, a monocarpia é menos comum do que em plantas de ciclo curto (Simmonds 1980), e ocorre em cerca de 20 famílias (Young & Augspurger 1991). Os bambus lenhosos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) e algumas espécies de Acanthaceae compõem um pequeno grupo de plantas monocárpicas longevas de ambientes méxicos e com floração sincrônica (Young & Augspurger 1991). Desta forma, os bambus são uma exceção entre as plantas *mast seeding*, pois ocorrem principalmente sob climas tropicais e subtropicais e apresentam uma reprodução

sexuada marcadamente sincrônica, muitas vezes seguida da morte do geneta (Janzen 1976). Muitas espécies possuem longos ciclos vegetativos, de até 120 anos (McClure 1966; Janzen 1976), e muitas vezes sua floração sincrônica abrange milhares de quilômetros quadrados (Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Judziewicz *et al* 1999; Nelson & Bianchini 2005). A Índia possui a maior concentração de espécies de bambus com frutificação maciça (70 entre 72; Gadgil & Prasad 1984), mas esta estratégia pode ser observada em bambus da Ásia, África, Américas e Austrália (McClure 1966; Judziewicz *et al* 1999; Franklin & Bowman 2003). A monocarpia após longos ciclos vegetativos é bastante comum, mas a sincronia reprodutiva em escala populacional e em grandes áreas, ao contrário do que consta em muitos trabalhos (ver Janzen 1976), ocorre apenas em alguns grupos de espécies gregárias (McClure 1966; Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Franklin 2004).

Assim como para a maioria das outras plantas *mast seeding*, a saciação de predadores e a eficiência na polinização são as hipóteses que melhor explicam a sincronia reprodutiva e a frutificação maciça em bambus (Kelly & Sork 2002). Contudo, como os ciclos de vida dos bambus se expressam em um *continuun* entre a monocarpia e a policarpia estritas e entre intervalos de floração de décadas e de meses (McClure 1966; Campbell 1985; Judziewicz *et al.* 1999), estas hipóteses não são suficientes para explicar o valor adaptativo de todas as suas estratégias reprodutivas. Por exemplo, não é óbvio que os fatores que favorecem a sincronia reprodutiva (saciação de predadores e polinização anemófila) favorecem também a monocarpia (Young & Augspurger 1991). Além disso, intervalos reprodutivos de décadas não podem ter valor adaptativo por saciar predadores com ciclos de vida de meses ou de poucos anos, e o gradiente biogeográfico observado nestes intervalos, assim como na variação entre a monocarpia e policarpia estritas, também não pode ser explicado somente pela pressão seletiva dos predadores (Campbell 1985; Makita 1998).

A vantagem seletiva da morte parental em bambus é explicada principalmente pela seleção parental, ainda que esta seja considerada uma fraca força evolucionária (Gadgil & Prasad 1984; Wilson 1997). As hipóteses de formação de clareiras (Gadgil & Prasad 1984; Franklin & Bowman 2003) e do ciclo de fogo (Keeley & Bond 1999) evocam esta pressão seletiva para explicar a monocarpia, mas carecem de suporte empírico (Franklin & Bowman 2003). Uma hipótese recente sobre a origem dos padrões assincrônicos no florescimento de bambus (Franklin 2004) resgata a idéia quase ignorada entre os cientistas atuais de que a sincronia não é a regra na reprodução

sexuada de bambus (McCLure 1966 pg. 85). Em essência, Franklin (2004) propôs que a assincronia possui grande valor ecológico e evolutivo para estas plantas. Em uma análise integrando o crescimento clonal aos ciclos de vida dos bambus, Makita (1998) sugeriu que a evolução da sincronia reprodutiva ocorreu associada ao padrão de distribuição espacial dos genetas, e que o processo de regeneração por sementes expressa esta evolução conjunta em muitas espécies, principalmente naquelas com rizomas leptomórficos. Este autor ressaltou ainda que a monocarpia, a sincronia reprodutiva e o longo ciclo vegetativo não podem ser explicados por apenas uma teoria.

Por outro lado, a variação que existe nas histórias de vida dos bambus também representa uma oportunidade para se compreender melhor a ecologia e a evolução destas plantas. A monocarpia tem uma origem polifilética entre as angiospermas (Young & Augspurger 1991), e o estudo comparativo entre espécies monocárpicas e policárpicas, especialmente se forem de um mesmo gênero ou família, é uma boa estratégia de investigação de plantas *mast seeding* (Young & Augspurger 1991; Hautekèete *et al.* 2001). Neste contexto, a variação nos ciclos de vida e na biogeografia das espécies do gênero *Guadua* (Judziewicz *et al.* 1999; Londoño 2004) oferece uma boa oportunidade para um estudo comparativo. Este gênero inclui os maiores bambus americanos (Judziewicz *et al.* 1999), alguns deles dominantes em extensas áreas florestais na Amazônia (IBGE 1991; Nelson 1994) e na Floresta Atlântica, como é o caso de *G. tagoara* (Fantini & Guries 2000; Araújo *et al.* 2005).

O ciclo de vida atribuído a *G. tagoara* é policárpico, com um intervalo de florescimento de provavelmente dois anos (Londoño 2001; Londoño & Clark 2002). Desde 2004, pelo menos, este bambu está se reproduzindo sexualmente na região da Serra dos Órgãos, estado do Rio de Janeiro, e em outros locais do sul e sudeste do Brasil (obs. pessoal). Este estudo registra e descreve a frutificação maciça seguida de morte em *G. tagoara*, e discute aspectos ecológicos e evolutivos associados a este fenômeno para esta espécie e para outras do gênero. Especificamente, nossos objetivos foram: (a) registrar e descrever a ocorrência da frutificação maciça e monocárpica de *G. tagoara* na região da Serra dos Órgãos, estado do Rio de Janeiro, com ênfase na sua sincronia e abrangência espacial; (b) descrever e comparar duas coortes regeneradas por sementes; (c) em uma perspectiva comparativa com outras espécies do gênero, discutir o ciclo de vida e a regeneração por sementes de *G. tagoara* no contexto das teorias e hipóteses evolucionárias relacionadas à frutificação maciça e à monocarpia em bambus.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudos - Este estudo foi realizado no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO) (22°52'- 22°24'S e 45°06'- 42°69'W), nos municípios de Teresópolis, Petrópolis e Guapimirim, estado do Rio de Janeiro. O PARNASO está localizado entre os limites altitudinais de 200m a 2.263m, (IBAMA 2007), e dista cerca de 80 km do centro do município do Rio de Janeiro. As áreas selecionadas para este estudo localizam-se em trechos de Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Densa Alto - Montana e Campos de altitude (*sensu* IBGE 1991), entre as altitudes de 500 a 2.260 m. O relevo varia de escarpas com inclinação de quase 90° e talwegues profundos até os altiplanos dos Campos de Altitude. O clima desta região se enquadra na designação Cfb de Köppen, ou seja, predominam condições mesotérmicas com verões amenos e invernos frescos, e não há uma estação seca definida (Bernardes 1952). Os valores médios para a temperatura e a precipitação pluviométrica são de 17°C e 2.096 mm, respectivamente (*op cit.*).

G. tagoara é comum em todas as formações florestais do PARNASO, notadamente na beira de cursos d'água, estradas e trilhas. Nestes locais, assim como no interior da floresta, este bambu forma densos taquarais (aglomerados de colmos). Nestes taquarais, segundo nossas observações, pode haver um ou mais genetas de *G. tagoara*, cujos limites físicos são dificilmente distinguíveis em campo. Segundo a administração do PARNASO, os taquarais estão em expansão ao longo de trilhas e estradas, e por isso são tratados atualmente como um problema no manejo desta unidade de conservação.

Coleta e análise de dados - Este estudo considerou três níveis de organização em *G. tagoara*: rametas (colmos), genetas (plântulas e plantas jovens) e taquarais.

Fenologia – Para esta parte do estudo, os levantamentos se basearam em observações diretas em campo, ocorridas entre maio de 2004 e dezembro de 2006, nas sedes do PARNASO em Guapimirim, Teresópolis e Petrópolis. Os levantamentos se basearam no nível de organização do taquaral e em observações feitas ao longo das estradas e trilhas oficiais do parque, nas vertentes oceânicas e continentais da Serra dos Órgãos, em uma faixa altitudinal de 500 a 2.260 m.

Entre 500 e 1300 m de altitude, a área amostrada corresponde a 48 ha, percorridos ao longo dos 8 km de estradas e trilhas das sedes de Teresópolis e Guapimirim, em uma faixa de 60 m de largura paralela às estradas e trilhas (30m de

cada lado). Entre 1300 e 2260 m de altitude, as observações não têm área definida. Esta parte da amostragem foi realizada durante uma travessia de 30 km entre as sedes de Petrópolis e Teresópolis, em julho de 2005. As trilhas percorridas neste trajeto cruzam os mais altos divisores de água e os Campos de Altitude da porção superior da Serra dos Órgãos, e permitem uma visão panorâmica da complexa fisiografia regional e de sua cobertura vegetal. A partir destes locais foi possível observar um *continuum* fisionômico desde a Floresta Ombrófila Densa Baixo Montana até os planaltos dominados por gramíneas nos Campos de Altitude.

A sincronia da frutificação maciça e monocárpica de *G. tagoara* foi caracterizada de acordo com a proporção entre taquarais reprodutivos, senescentes (pós-reprodutivos) e em estado vegetativo, para os anos de 2004, 2005 e 2006. Esta amostragem foi restrita aos 48 ha da faixa altimétrica de 500 a 1300 m, e feita entre setembro e dezembro de 2006. Ao todo foram amostrados 69 taquarais. As fenofases registradas foram três: (a) vegetativa; (b) reprodutiva (floração e/ou frutificação) e (c) senescente. Além do estado fenológico, os taquarais senescentes foram classificados de acordo com o ano em que frutificaram, a partir de seu estado de senescência e do porte da coorte seguinte em seu interior. A abrangência espacial diz respeito à amplitude altimétrica, aos tipos de vegetação (*sensu* IBGE 1991) e às condições de relevo em que foram observados os taquarais senescentes e em reprodução no PARNASO. Este levantamento foi feito ao longo dos 38 km de estradas e trilhas das sedes do PARNASO em Teresópolis, Guapimirim e Petrópolis, entre julho de 2005 e dezembro de 2006.

Regeneração – A regeneração por sementes em *G.tagoara* foi estudada em genetas das coortes de 2004 e 2005, principalmente a partir das características morfológicas e estruturais de seus rametas aéreos (colmos). O estudo se dividiu em duas partes, sendo uma focada nas plântulas recém germinadas (coorte de 2005), e outra direcionada aos genetas jovens, das coortes de 2004 e 2005. Considerou-se como plântula o geneta ao qual a semente ainda se encontrava fixada. As plantas jovens correspondem aos genetas sem esta característica, e cujos rametas (colmos) ainda não alcançaram o dossel. No estudo dos genetas jovens, as diferenças entre as coortes foram testadas com estatística inferencial.

As plântulas foram estudadas em 10 parcelas quadradas com 50 cm de lado (totalizando 2,5 m²), localizadas no interior de dois taquarais em senescência. Ambos os taquarais floresceram e frutificaram em 2005, e localizam-se a uma altitude de cerca de 1000m. As plântulas foram marcadas com etiquetas plásticas e tiveram a altura, número

de colmo e de folhas mensurados, com o auxílio de uma régua. A partir destes dados, a densidade de genetas e de rametas foi calculada, assim como os valores médios para altura, número de colmos e de folhas. A arquitetura do rizoma foi descrita em 100 plântulas desenraizadas, localizadas próximas às parcelas amostrais. A obtenção dos dados ocorreu em janeiro de 2006, quando as plântulas tinham cerca de 5 meses de idade.

Para os genetas jovens, a coleta de dados ocorreu ao longo do mesmo percurso e na mesma área utilizada para o estudo fenológico, entre setembro e dezembro de 2006. Todos os taquarais pós-reprodutivos foram amostrados em uma faixa de 30 m paralela a ambos os lados das estradas e trilhas. No interior de cada taquaral, quatro pontos foram selecionados para a coleta de até três genetas por ponto. A seleção dos pontos de amostragem foi determinada e limitada pelas condições de acesso ao interior dos taquarais, a maioria dos quais era formada por um emaranhado reticular de colmos e ramos espinhosos senescentes. As coortes foram comparadas no nível de rametas (colmos) e genetas. A descrição se baseou na medida dos diâmetros dos colmos, feita na base do mesmo, na arquitetura do rizoma e dos colmos, no número de colmos por geneta e na presença ou ausência de herbivoria.

A arquitetura dos colmos foi descrita através de uma classificação hierárquica da configuração dos ramos, sendo o ramo de primeira ordem aquele que surge da gema axilar do eixo principal do colmo. A classificação da arquitetura do rizoma, para as plântulas e genetas jovens, seguiu Judziewicz *et al.* (1999). A estrutura de tamanho da população de colmos foi expressa em diâmetro, e avaliada graficamente para a coorte de 2004. A coorte de 2005 não permitiu tal análise devido ao pequeno número de rametas amostrados. Para testar a existência de diferenças em tamanho e estrutura entre as coortes, foram utilizados os valores de diâmetro dos colmos e o número de colmos por geneta (vivos e totais), respectivamente. O teste estatístico utilizado foi o de Mann – Whitney ($\alpha = 5\%$).

Ciclos de vida - Os dados sobre *G. tagoara* e outros taxa incluídos no gênero *Guadua* foram obtidos na literatura e nos bancos de dados dos jardins botânicos de Missouri (*Catalogue of the New World Grasses*; http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_vast), Nova York (*The Virtual Herbarium*; <http://sciweb.nybg.org/science2/VirtualHerbarium.asp>) e de Kew (<http://www.kew.org/data/grasses-db>). Todos os bancos de dados foram consultados até 10/02/2007. Além das informações sobre as estratégias de reprodução sexuada dos taxa de *Guadua*, dados sua distribuição geográfica também foram considerados na análise

comparativa. Registros recentes não publicados, referentes ao episódio reprodutivo de *G. tigoara*, também foram considerados nesta análise comparativa.

O ciclo de vida foi classificado em monocárpico (ou semélparo), policárpico (ou iteróparo) e nas variações entre estes extremos, segundo Campbell (1985): (a) policárpico, com florescimento anual contínuo ou sazonal; (b) principalmente policárpico, com florescimento esporádico (não anual) em intervalos irregulares, geralmente ocorre a regeneração de parte do geneta, mas pode haver também a morte completa do mesmo; (c) monocárpico com floração periódica em massa, em intervalos aproximadamente regulares, em alguns casos há sobrevivência parcial do rizoma. Quando possível, informações sobre o intervalo de florescimento foram associadas à classificação do ciclo de vida. O ciclo de vida e o intervalo de floração não foram encontrados para todos os taxa. Serão apresentados e discutidos aqui apenas os taxa para os quais pelo menos uma destas informações foi encontrada.

O valor adaptativo da frutificação maciça seguida de morte em *G. tigoara* foi discutido no contexto das hipóteses evolucionárias propostas para explicar esta estratégia reprodutiva em bambus. Estas discussões foram fundamentadas principalmente nos conhecimentos obtidos neste estudo (ver também Capítulo 3) e na comparação com outros taxa de *Guadua*.

RESULTADOS

Fenologia – A floração e a frutificação maciça e monocárpica de *G. tigoara* tiveram início em 2004 e até dezembro de 2006 ainda ocorriam no PARNASO. A produção de frutos coincidiu com a perda de folhas e o início da senescência dos colmos. Todos os taquarais pós-reprodutivos observados senesceram, e alguns se destacaram na paisagem florestal pela área que ocupam e pela coloração amarelada de seus colmos mortos (Fig. 1).



Figura 1. Frutificação maciça e monocárpica em *G. tigoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Detalhe da inflorescência indeterminada. Notar espinhos nos entrenós; (b) detalhe da pseudoespiguetas, com os seis estames expostos; sem o estigma evidente; (c) e (d) taquarais senescentes. Fotos tiradas entre maio e dezembro de 2004. Autor: Gilberto Terra.

A frutificação foi maciça, mas não sincrônica para a população inteira. Entre os taquarais que frutificaram, a maioria o fez em 2004 (91,5%), e cerca de um terço deles estava em estado vegetativo até o último trabalho de campo (dezembro de 2006) (Tab. 1).

Tabela 1: Sincronia reprodutiva de *Guadua tigoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ.* Em estado vegetativo até dezembro de 2006.

<i>FENOFASES</i>	<i>TAQUARAI</i> S	(%)
Senescente (2004)	43	62,3
Senescente (2005)	3	4,3
Reprodutivo (2006)	1	1,4
Vegetativo*	22	31,9
TOTAL	69	100%

Os taquarais foram observados desde 500 m de altitude até 1.200 m, em todas as faces de exposição e nas vertentes oceânica e continental do PARNASO. Para a Serra dos Órgãos, este é aproximadamente o limite superior da Floresta Ombrófila Densa Montana. Aparentemente *G. tigoara* não ocorre em altitudes superiores a essa nessa região. As observações feitas a partir dos Campos de Altitude e divisores de água da Serra dos Órgãos confirmaram uma concentração da frutificação no ano de 2004, bem como a persistência de muitos taquarais em estado vegetativo. A maioria dos taquarais observados localizava-se nas zonas de encosta e nos talvegues, principalmente ao longo de cursos d'água perenes. Nas estradas e trilhas, pelo menos até 1.200m, a presença deste bambu é comum, formando densos e grandes taquarais. Nas zonas de interflúvio aparentemente este bambu encontra alguma restrição à sua ocorrência, pois poucos taquarais foram observados neste setor da paisagem. Não foram observados taquarais contíguos com diferentes fenofases em nenhuma condição fisiográfica.

Regeneração - As primeiras chuvas após a queda das cariopses (em setembro e outubro para 2004 e 2005) resultaram em uma germinação em massa das sementes, formando um “tapete” verde de plântulas no interior e ao redor dos taquarais em senescência (Fig. 2). Em nenhum taquaral foi observada a regeneração do geneta pós-reprodutivo, o qual perde as folhas e começa a adquirir uma coloração amarelada ainda durante a produção dos frutos. O processo de senescência dos colmos e da rede formada pelos ramos transformou os taquarais gradualmente em clareiras. A regeneração de *G. tigoara* a partir de sementes foi observada principalmente no interior destas clareiras, para a maioria dos taquarais pós-reprodutivos aos quais o acesso foi possível (Fig. 3).

Embora pareça ser menos freqüente, a regeneração por sementes pode ocorrer fora da área de influência direta do taquaral. Plântulas distantes de taquarais foram

observadas à beira de estradas e trilhas, nos fundos de vale (em ambos os casos provavelmente carregadas por água da chuva) e às margens dos cursos d' água, crescendo em bancos de sedimentos arenosos (Fig. 4). Em pequenos taquarais senescentes, a colonização da clareira por plantas trepadeiras parece limitar o desenvolvimento das plântulas ou genetas jovens de *G. tigoara*. Nestes casos, o interior do taquaral senescente é visivelmente mais sombreado do que em taquarais maiores, inclusive pelo crescimento de outros bambus escaladores (*Chusquea* spp. e *Merostachys* sp.) nos escombros dos colmos mortos.

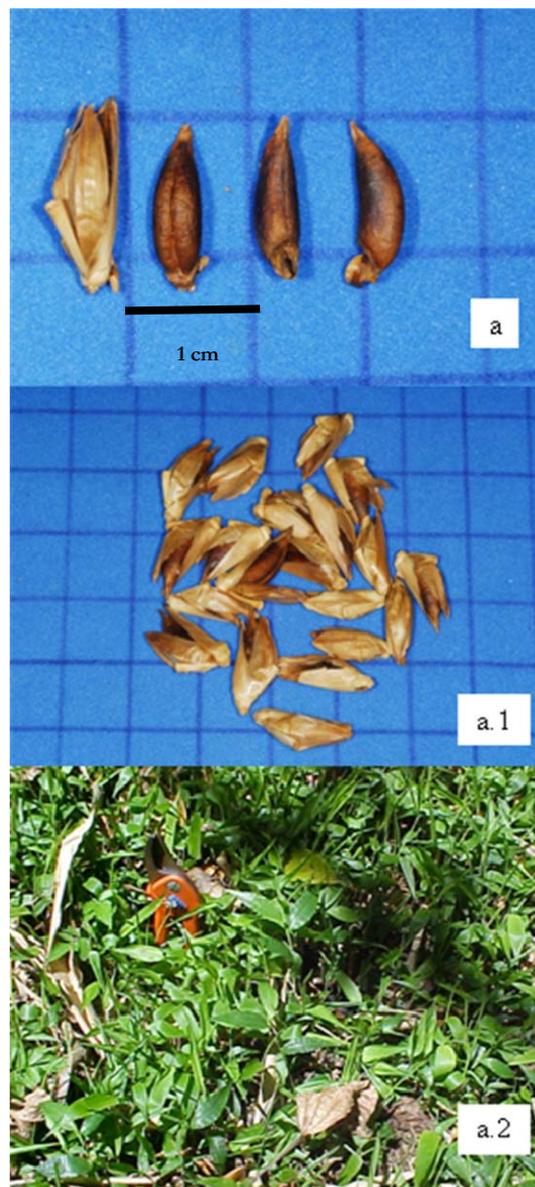


Figura 2. Regeneração por sementes em *G. tigoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Propágulos: (a.1) Cariopses envolvidas pelas brácteas (gluma e lema) e presas às ráquis; (a.2) Detalhe das cariopses com e sem brácteas, nas faces abaxial, adaxial e lateral (sentido esquerda para direita); (b) plântulas recém-germinadas, com os colmos primários. Autor: Gilberto Terra.



Figura 3: Formação e colonização das clareiras formadas pela senescência dos taquarais pós-reprodutivos de *G. tigoara*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Dossel formado por colmos e ramos senescentes, após a dispersão das sementes; (b) interior de um taquaral senescente, após a queda dos ramos; (c) clareira em processo avançado de colonização pelos genetas jovens de *G. tigoara*. Autor: Gilberto Terra.



Figura 4: Plântulas de *G. tagoara* crescendo distantes do taquaral de origem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) plântulas crescendo em banco de areia do córrego Beija-Flor; (b) plântulas crescendo na beirada estrada principal do PARNASO. Fotos de Outubro de 2004. Autor: Gilberto Terra.

Plântulas da coorte de 2005 – Uma síntese descritiva das 847 plântulas amostradas consta na Tabela 2. Apenas uma plântula tinha dois colmos, assim como apenas uma plântula apresentou ramificação (de primeira ordem) no colmo. O hábito da maioria das plântulas foi semelhante àquele da cana-de-açúcar, com os colmos articulados. Por esse motivo, os valores de altura não correspondem exatamente ao comprimento dos colmos. Os colmos medidos provavelmente são a segunda geração de colmos dos genetas amostrados, pois a cicatriz do primeiro colmo foi constatada no rizoma de muitas plântulas ao redor, que foram desenraizadas. O rizoma é paquimórfico de pescoço curto. Não foram constatados danos severos por herbivoria foliar.

Tabela 2: Densidade, altura e número de folhas em plântulas de *G. tagoara* com cerca de 5 meses de idade, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Sementes produzidas em 2005 (n= 847). *C.V.: Coeficiente de variação.

<i>Parâmetros</i>	<i>Densidade (plantas/m²)</i>	<i>Altura (cm)</i>	<i>Núm. de folhas</i>
Média	338,8	10,8	3,2
Máximo	532	25,0	6,0
Mínimo	148	2,5	1,0
Desvio padrão	130,4	4,0	1,0
C.V. (%)*	38,5	37	31,5

Genetas jovens – Foram amostrados 300 genetas da coorte de 2004 e 22 da coorte de 2005, representados por 596 e 40 colmos, respectivamente. As características estruturais dos dois grupos de genetas estão sintetizadas na Tabela 3. O diâmetro foi significativamente diferente entre as coortes ($z = 3,029$; $p = 0,001$; teste de Mann – Whitney), assim como o número total de colmos por geneta ($z = 1,960$; $p = 4,45 \times 10^{-4}$; teste de Mann – Whitney). Não houve diferença significativa no número de colmos vivos por geneta entre as coortes ($z = 0,499$; $p = 0,309$; teste de Mann – Whitney). A estrutura de tamanho apresentou a forma de um “j” invertido, com uma grande concentração de colmos nas menores classes diamétricas (Fig. 5).

As coortes também apresentaram diferenças morfológicas e na intensidade de herbivoria (Tab. 4). A ramificação, incluindo espinhos, o crescimento reiterativo traumático (*sensu* Hallé 1986) e as perfurações nos colmos, provavelmente causadas por insetos, foram observados apenas na coorte de 2004, assim como as raízes nas gemas nodais. A ramificação foi composta principalmente por ramos de primeira ordem, mas

foram observados ramos de até terceira ordem. Os espinhos eram solitários e quase perpendiculares ao colmo, semelhantes àqueles que se desenvolviam no terço inferior dos colmos da coorte adulta (Fig. 6; ver Capítulo 3). Os rizomas de ambas as coortes eram estritamente paquimórficos, sem nenhuma evidência de formação de espaçadores. Em uma trilha da sede de Guapimirim (a cerca de 600 m de altitude), foi observado um geneta jovem com 4, 5 m de altura e com colmos de até 3,5 cm de diâmetro. A princípio trata-se de *G. tagoara*, mas certamente não faz parte das coortes de 2004 ou 2005.

Para a coorte de 2005, 60% dos colmos apresentaram articulação, caracterizada pelo engrossamento dos nós e pelo hábito semelhante àquele das plântulas. Esta proporção de colmos articulados foi cerca de três vezes superior àquela da coorte de 2004, assim como a proporção de colmos com evidência de herbivoria. Para a coorte de 2004, todos os colmos com raízes nos nós também apresentaram articulação, e em todos os casos em que os nós com raízes tocavam o solo, o enraizamento dos mesmos foi observado.

Tabela 3: Características estruturais dos genetias jovens de *G. tagoara* no PARNASO. Coortes de 2004 e 2005.

	<i>Coorte de 2004</i>	<i>Coorte de 2005</i>
Colmos totais por geneta*	3 ± 1,7	2,9 ± 1,04
Máximo	8	5
Mínimo	1	1
Colmos vivos por geneta	2 ± 0,85	1,82 ± 0,66
Máximo	6	3
Mínimo	1	1
Total de genetias	300	22
Diâmetro dos colmos (mm) *	1,11 ± 1,04	0,67 ± 0,69
Máximo	7,32	2,86
Mínimo	0,03	0,06
Total de colmos	557	40
Rizoma**	p.c.	p.c.

* Diferença estatística entre as coortes pelo teste de Mann – Whitney ($\alpha = 5\%$). ** p.c.: Paquimórfico de espaçador curto.

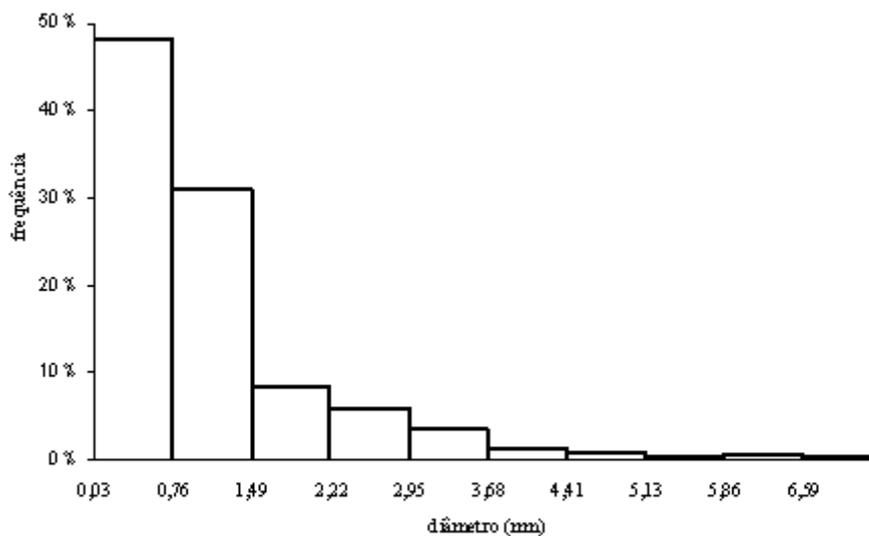


Figura 5. Distribuição de frequência do diâmetro de colmos da coorte de 2004 de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ (n = 557)

Tabela 4. Características morfológicas e herbivoria foliar dos colmos das coortes de 2004 e 2005 de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ.

Características descritivas	Coorte de 2004	Coorte de 2005
Colmos articulados (%)	16,3	60
Ramos por colmo	2 ± 0,18 mínimo = 1; máximo = 17 9,2 (n=55)	-
Crescimento reiterativo (%)		
Colmos ramificados (%)	20,5 (n= 596)	-
Raízes nos nós (%)	1,2 % (n= 7)	-
Colmos perfurados (%)	5,5 (n= 33)	-
Herbivoria (%)	21,5	62,5



Figura 6. Ramificações de primeira ordem (a) e espinho no ramo primário (b) de um geneta jovem (coorte de 2004) de *G. tagoara*, Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra.

Ciclos de vida - Ao todo foram encontrados 58 registros de coleta de *G. tagoara*, entre os quais 33 (57%) em fenofases reprodutivas (floração e/ou frutificação). A morte pós-reprodutiva para este bambu foi registrada em duas coletas, ambas feitas no PARNASO, em 2004. Além destes registros, três outros registros da monocarpia nesta espécie foram feitos em florestas das regiões sul e sudeste, entre 2004 e 2006, mas não constam depositados em herbários. (Anexo). Excluindo as coletas repetidas em um mesmo ano, mesmo para locais diferentes, restaram 25 registros reprodutivos. O intervalo médio entre estes registros foi de 7,5 anos (Tab 5). Entre estes registros, quatro são da Serra dos Órgãos, município de Teresópolis, para onde o intervalo médio foi de $21,3 \pm 13$ anos (Máx.: 36 anos; mín.: 10; CV.: 62%). Entre os registros reprodutivos coincidentes em locais distintos (depositados em herbários), dois coincidem para Teresópolis e duas cidades do estado de Santa Catarina, nos anos de 1958 e 1968. (Tab. 5; Anexo).

Das 25 espécies descritas para o gênero *Guadua* (CNWG 2007), nove têm seu ciclo de vida conhecido. Todos os sete taxa infraespecíficos deste gênero estão incluídos nestas nove espécies, mas nenhum deles tem seu ciclo de vida conhecido. (Tab. 6). Os três tipos de ciclos de vida foram encontrados nestas nove espécies. *G. macrospiculata* e *G. uncinata* não se enquadram perfeitamente como policárpicas com florescimento esporádico porque aparentemente têm intervalos regulares de florescimento.

As espécies amazônicas são maioria, e podem ser divididas em dois grupos

quanto aos habitats de ocorrência. *G. angustifolia*, *G. macrospiculata* e *G. uncinata* ocorrem em habitats alagados ou alagáveis, enquanto *G. amplexifolia*, *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri* são encontradas principalmente em florestas de terra firme. As duas últimas formam florestas onde são as espécies dominantes, assim como *G. tagoara*. A distribuição geográfica mais ampla é a de *G. tagoara*, que assim como *G. trinii* e *G. chacoensis*, ocorre fora da bacia amazônica. *G. chacoensis* e *G. trinii* provavelmente são as únicas a ocorrerem sob clima temperado. Quanto aos *taxa* infraespecíficos, as informações encontradas sobre seus ciclos de vida, intervalos de florescimento e distribuição geográfica não foram suficientes para incluí-los nas comparações.

Tabela 5. Registros reprodutivos não repetidos em um mesmo ano, e seus respectivos intervalos, para *G. tagoara*.

<i>Registro reprodutivo</i>	<i>Intervalo (anos)</i>	<i>Registro reprodutivo</i>	<i>Intervalo</i>
1827 - 1895	68	1965	3
1901	6	@1968 ²	3
1915	14	1969	1
@1940	25	1972 ³	3
1943	3	1974	2
1948 ²	5	1976 ²	2
1949	1	1982	6
1950	1	1985	3
1952	2	1987	2
1954	2	1989	2
@1958 ³	4	1991	2
1962	4	@2004	13
Intervalo médio	7,4 anos	Desvio Padrão	14
Máximo	68	CV.*	190 %
Mínimo	1	Número de registros	25

Os números sobre - escritos à direita das datas são o número de registros reprodutivos daquele ano, em locais distintos. O símbolo “@” à esquerda das datas representa registros feitos na Serra dos Órgãos, RJ. * CV: Coeficiente de variação.

Tabela 6. Ciclos de vida e intervalos de florescimento (I.F.) das espécies de *Guadua* sob comparação, e seus respectivos taxa infraespecíficos.

<i>Taxa</i>	<i>Ciclo de vida</i> [@]	<i>I.F.</i>	<i>Distribuição geográfica</i>	<i>Ref.*</i>
<i>G. amplexifolia</i>	Monocárpico ^c	16 anos	Sul do México ao norte da Colômbia e Venezuela	2,9
<i>G. angustifolia</i>	Policárpico ^a	1 ou 2 vezes por ano	Venezuela, Colômbia e Equador	1, 10
<i>G. angustifolia</i> var. <i>angustifolia</i>	-	-	Venezuela, Colômbia e Equador	2
<i>G. angustifolia</i> var. <i>bicolor</i>	-	-	Centro da Colômbia	2
<i>G. angustifolia</i> var. <i>nigra</i>	-	-	Centro da Colômbia	2
<i>G. chacoensis</i>	Monocárpico ^c	-	Sul do Brasil. N da Argentina, SE da Bolívia e sul do Paraguai, em florestas de galeria	3, 13
<i>G. macrospiculata</i>	Policárpico ^b	bienal	Oeste da Amazônia, no SE da Colômbia, NO do Brasil e N do Peru, nas florestas de terras baixas, principalmente nos bancos de rios e em Igapós.	4
<i>G. sarcocarpa</i>	Monocárpico ^c	28 a 30 anos	Sul da Amazônia, incluindo o Peru, Brasil e Bolívia. Forma florestas de bambu**	5, 6
<i>G. sarcocarpa</i> subsp. <i>sarcocarpa</i>	-	-	Florestas de bambu do Peru ao Acre.	5
<i>G. sarcocarpa</i> subsp. <i>purpurea</i>	-	-	Províncias peruanas de Paucartambo, Quispicanchis, Gran Pajonal e Manú; e na província de Ichilo, Bolívia.	5
<i>G. tagoara</i>	Monocárpico ^c	-	Brasil, da Bahia a Santa Catarina.	4, 11, 12
<i>G. tagoara</i> subsp. <i>glaziovii</i>	-	-	Brasil, apenas na Floresta Atlântica do estado do Rio de Janeiro	4
<i>G. tagoara</i> subsp. <i>tagoara</i>	-	-	Brasil, da Bahia a Santa Catarina.	4
<i>G. trinii</i>	Monocárpico ^c	30 anos	Sul do Brasil, norte da Argentina e Uruguai	4, 7
<i>G. uncinata</i>	Policárpico ^b	10 anos	Sul da Colômbia e centro-leste do Equador, na face leste dos Andes	4
<i>G. weberbaueri</i>	Monocárpico ^c	28 a 30 anos	Amazônia venezuelana, surinamense, peruana, boliviana e brasileira. Forma florestas de bambu**	2, 6, 8

Referências bibliográficas e bancos de dados: (1) Marín & Henao (2004); (2) Judziewicz *et al.* (1999); (3) Londoño & Peterson (1992); (4) Londoño & Clark (2002); (5) Londoño & Peterson (1991); (6) Nelson & Bianchini (2005); (7) Parodi (1955); (8) Silveira (1999); (9) Kennard (1955); (10) Londoño 1998; (11) Londoño (2001); (12) Este estudo; (13) CNWG (2007)

** Floresta Ombrófila Aberta de Bambu, segundo o sistema fitogeográfico do IBGE (1991).

@ (a) policárpico, com florescimento anual contínuo ou sazonal; (b) principalmente policárpico, com florescimento esporádico (não anual) em intervalos irregulares. Geralmente ocorre a regeneração de parte do geneta, mas pode haver também a morte completa do mesmo; (c) monocárpico com floração periódica em massa, em intervalos aproximadamente regulares. Em alguns casos há sobrevivência parcial do rizoma.

DISCUSSÃO

O ciclo de vida policárpico e o intervalo de florescimento de dois anos (Londoño 2001; Londoño & Clark 2002) não são compatíveis com as populações de *G. tagoara* na Serra dos Órgãos. A morte de todos os genetas pós-reprodutivos refuta a policarpia, e o intervalo bienal de florescimento não é possível em um ciclo de vida monocárpico neste bambu, pois os genetas desta idade (ex: coorte de 2004) não têm maturidade sexual.

Em espécies amplamente distribuídas, o ciclo de vida pode variar entre os extremos de monocarpia e policarpia estritas e entre o florescimento esporádico e o gregário. Alguns exemplos são: *Melocanna baccifera* (Ramanayake & Weerawardene 2003), *Dendrocalamus strictus* (Janzen 1976; Gadgil & Prasad 1984), *D. giganteus* (Ramanayake & Yakandala 1998), *Phyllostachys pubescens* (Qui 1982 *apud* Campbell 1985). Algumas destas espécies podem inclusive apresentar florescimento precoce *in vitro*, como *D. strictus* (Nadgauda *et al.* 1990; Koshy 2002) e *D. giganteus* (Ramanayake & Yakandala 1998). Neste contexto, a ampla e diversificada distribuição geográfica de *G. tagoara* (Londoño & Clark 2002), a grande variação nos seus registros reprodutivos e a persistência do estado vegetativo em um taquaral com poucos colmos em flor (ver Capítulo 3), sugerem que a monocarpia estrita pode não ser o único ciclo de vida desta espécie. A história de vida de *G. tagoara* parece ser mais coerente com um ciclo de vida monocárpico, mas não necessariamente sincrônico em escala populacional.

Padrões de florescimento e ciclos de vida - Os dois intervalos médios de florescimento calculados para *G. tagoara* não representam uma regularidade, pois estão associados a grandes valores de amplitude e coeficientes de variação. Além disso, assim como ocorre para a maioria das espécies de bambus lenhosos (McClure 1966; Janzen 1976), entre as coletas férteis de *G. tagoara* não há pelo menos duas de uma mesma linhagem hereditária em um mesmo local. Portanto, se existir apenas um intervalo de florescimento para este bambu, ele ainda não pode ser inferido com segurança. A única documentação de um ciclo de vida completo de um bambu monocárpico, de semente a semente, foi feita por Parodi (1955), para *Guadua trinii* (McClure 1966; Judziewicz *et al.* 1999). *G. weberbaueri*, *G. sarcocarpa* e *G. angustifolia* também tiveram seus ciclos de vida estudados, mas não com o rigor e a segurança aplicados por Parodi. Os ciclos de vida completos de *G. weberbaueri* e *G. sarcocarpa* foram estimados a partir de

entrevistas a moradores locais e da observação de seqüências temporais de imagens de satélites. Nenhuma população destes bambus foi observada em senescência no mesmo lugar duas vezes, mas a congruência espacial (97%) na série temporal foi bastante confiável (Silveira 1999, 2005; Nelson & Bianchini 2005). Para as outras cinco espécies (incluindo *G. tigoara*), as informações têm origem principalmente em registros de herbários, sem comprovação *in situ*.

A dinâmica temporal da monocarpia de *G. tigoara* no PARNASO se assemelhou ao padrão conhecido como distribuição do florescimento (*sensu* Janzen 1976), com um pico em 2004. Este ano parece ter sido o início do evento reprodutivo de *G. tigoara* na Serra dos Órgãos, mas o grande geneta encontrado em uma trilha da sede de Guapimirim sugere que tenha havido frutificação antes de 2004 no PARNASO. Se houve, certamente poucos taquarais estiveram envolvidos, caracterizando um florescimento esporádico.

A existência de muitos taquarais próximos, internamente sincronizados mas assíncronos entre si, contrastou com a sincronia entre taquarais localizados em diferentes condições fisiográficas. Independente da origem, é provável que a mesma assincronia observada no PARNASO se manifeste em populações deste bambu em outras regiões, e tenha levado outros autores (Londoño 2001; Londoño & Clark 2002) a supor um ciclo de vida policárpico e um intervalo de florescimento de dois anos para *G. tigoara*. As restrições impostas pelas escalas de análise deste estudo restringem generalizações para toda a área de ocorrência de *G. tigoara*. Entretanto, considerando as evidências de campo, da literatura e a enorme variação nos registros reprodutivos, a distribuição do florescimento não é suficiente para explicar o padrão de florescimento deste bambu. É mais razoável supor que *G. tigoara* tenha dois ou mais padrões de florescimento. A tendência biogeográfica apontada por Campbell (1985), segundo a qual a floração esporádica, o florescimento contínuo e a policarpia são mais comuns em climas mais quentes, também se aplica a populações de uma mesma espécie, como Janzen (1976) mostrou para *Dendrocalamus strictus*. *G. tigoara* ocorre sob diferentes condições climáticas (Londoño & Clark 2002), e por isso também pode ter padrões de florescimento variáveis conforme esta tendência.

Neste contexto, eu sugiro a existência de quatro possíveis padrões de florescimento na história de vida de *G. tigoara*: (1) a sincronia pode se manifestar entre áreas distantes, mas em escala local ser imperfeita; (2) a grande variação nos registros (de 1 a 68 anos) sugere que existam populações com diferentes periodicidades de

florescimento; (3) o florescimento esporádico pode ocorrer, principalmente seguido da morte do geneta; (4) o florescimento em onda pode também ser um padrão espaço-temporal, se consideradas grandes escalas espaciais. Os três últimos padrões necessitam de comprovação, mas o primeiro é bem documentado. Todos são potencialmente co-ocorrentes em *G. tagoara*.

Sincronia imperfeita e gregarismo - Segundo Kelly (1994), os bambus monocárpicos e algumas espécies de Acanthaceae são as únicas plantas a apresentar uma frutificação estritamente maciça e sincronizada, porque sua produção de sementes segue um padrão temporal bimodal, sem sobreposição entre as “caudas”. Entretanto, muita variação temporal existe no florescimento gregário em bambus, especialmente na sincronia intraespecífica (McClure 1966; Janzen 1976; Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Filgueiras & Pereira 1988; Nelson 1994; Widmer 1997; Franklin & Bowman 2003; Franklin 2004; Nelson & Bianchini 2005). Baseado em extensa documentação de espécies ocidentais e orientais, cultivadas e em estado silvestre, McClure já afirmara em 1966: “*O florescimento gregário não é a regra universal em bambus, e tampouco é invariável para aquelas espécies que têm esta estratégia reprodutiva* (McClure 1966).

O florescimento gregário em bambus é reflexo direto da sincronia e proximidade entre genetas, e se manifesta principalmente em espécies cujas populações formam manchas em paisagens florestais (Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Keeley & Bond 1999). As estruturas genéticas (Suyama *et al.* 2000; Isagi *et al.* 2004) e espaciais (Makita 1998) dos genetas de bambus têm estreita relação com a sua reprodução sexuada, mas os valores adaptativos da sincronia reprodutiva seguida de morte parental ainda não são completamente conhecidos (Makita 1998; Judziewicz *et al.* 1999; Franklin 2004; Jong & Klinkhamer 2005). De acordo com as hipóteses de saciação de predadores e de eficiência na polinização (anemófila, principalmente), os indivíduos assincrônicos de plantas *mast seeding* devem ter um menor sucesso reprodutivo do que os sincrônicos, e por isso a sincronia seria selecionada por uma força seletiva estabilizante (Janzen 1976; Silvertown 1980; Kelly & Sork 2002; Iwasa & Satake 2004). As duas hipóteses têm em comum a ocorrência da vantagem seletiva através de uma economia de escala, e por isso a sincronia reprodutiva seria fortemente selecionada a favor (Kelly & Sork 2002). Ambas as hipóteses têm consistentes suportes experimentais e geram robustos padrões biogeográficos, mas principalmente para espécies policárpicas de latitudes medianas (Kelly & Sork 2002; Iwasa & Satake 2004;

Jong & Klinkhamer 2005). Os nossos dados não permitem o teste destas hipóteses para *G. tigoara*, mas apontam tendências menos rígidas quanto ao pressuposto da economia de escala para a sincronia reprodutiva.

A permanência em estado vegetativo de um terço dos taquarais amostrados no PARNASO contrastou com a elevada sincronia reprodutiva expressa nos outros dois terços da população, caracterizando uma sincronia imperfeita em escala populacional. Para *G. weberbaueri* e *G. sarcocarpa*, e provavelmente em outros taxa deste gênero, o florescimento em onda se manifesta em grandes escalas espaciais, mas se baseia na mesma sincronia imperfeita (Nelson 1994; Silveira 1999; Nelson & Bianchini 2005) observada entre os taquarais de *G. tigoara*. Para estas espécies amazônicas, o florescimento se estende por milhares de hectares, e cada população internamente sincronizada pode ter até 10^4 km² (*op cit.*). Esta sincronia principalmente entre genetas agrupados também foi observada em bambus na Índia (Gadgil & Prasad 1984), no sul e leste asiáticos (Campbell 1985), e no centro-oeste (Filgueiras & Pereira 1988) e sul do Brasil (Pereira 1941; Giovannoni *et al.* 1946; Terra *et al.* dados não publicados).

Não há referenciais para comparação, mas a densidade de plântulas de 2005 (até 532 por m²) e o subsequente estabelecimento dos genetas desta coorte indicam que a sincronia em *G. tigoara* pode ser adaptativa até em pequenas escalas, como sugerido por Franklin (2004). O florescimento gregário em *G. tigoara* não decorre apenas da sincronia reprodutiva, mas sim da sincronia entre genetas vizinhos, e provavelmente aparentados. A tendência à formação dos taquarais parece derivar desta sincronia, e ao mesmo tempo a reforça. Se apenas um geneta florescer no interior de um taquaral, caso ele produza sementes viáveis, suas plântulas provavelmente não poderão competir com os rametas dos genetas adultos da vizinhança.

O florescimento esporádico, em onda, e variações de periodicidade entre as populações, são possíveis explicações para a assincronia populacional observada em *G. tigoara*, mas não explicam a sincronia intra taquaral. O pressuposto da economia de escala para explicar a evolução das plantas *mast seeding* (Kelly 1994; Kelly & Sork 2002) parece fazer mais sentido para *G. tigoara* se além da seleção para sincronia reprodutiva existir uma seleção favorável à agregação espacial de seus genetas. Neste contexto, as vantagens adaptativas da sincronia reprodutiva se manifestariam principalmente na escala dos taquarais. Quanto maiores os taquarais, melhores seriam as condições tanto para a polinização pelo vento quanto para a saciação de predadores, conforme o princípio da economia de escala.

Eu sugiro que para bambus monocárpicos com forte tendência ao gregarismo, como *G. tagoara*, a sincronia na reprodução tem maior valor adaptativo se ocorrer entre genetas próximos e aparentados. Por diminuir o risco imposto à espécie por um único e concentrado episódio reprodutivo, a assincronia reprodutiva em escala populacional deve ser mais vantajosa em termos ecológicos e evolutivos para todos os bambus monocárpicos, independente da sua estrutura espacial.

Regeneração nos taquarais e a vantagem seletiva da morte – Os interiores e as margens dos taquarais senescentes, habitats da maior parte das coortes de 2004 e 2005, são áreas abertas com menores densidades de árvores e arbustos do que os trechos da floresta sem a presença de *G. tagoara*, e têm área e estrutura semelhantes às clareiras formadas pela queda natural de árvores (Terra *et al.* dados não publicados). Algumas características das novas coortes de *G. tagoara* podem ser interpretadas como adaptações à regeneração no interior dos taquarais, ou em outros tipos de clareiras, e podem explicar o processo de construção e expansão das manchas deste bambu na paisagem florestal. Como predito pela hipótese de criação de clareiras (Campbell 1985; Gadgil & Prasad 1984), a vantagem seletiva da morte parental neste bambu parece estar associada à criação de sítios de regeneração para as coortes seguintes.

Embora existam algumas exceções em bambus de climas temperados (Taylor & Qin 1988; Stern *et al.* 1999), a maioria dos bambus lenhosos tem limitada capacidade de dispersão e ausência de dormência nas sementes, e suas plântulas e genetas jovens têm elevada demanda por luz (Parodi 1955; Huberman 1959; McClure 1966; Widmer 1997, 1998; Judziewicz *et al.* 1999; Franklin & Bowman 2003). Estes três aspectos parecem também ser a regra na história de vida de *G. tagoara*, e provavelmente estão ligados ao seu ciclo de vida monocárpico e à sua tendência ao gregarismo espacial.

A estrutura de tamanho dos colmos da coorte de 2004 expressa um processo demográfico conhecido em bambus como crescimento de estabelecimento (*sensu* Clark & Fisher 1989 apud Judziewicz *et al.* 1999). Através deste processo, o recrutamento de colmos em genetas jovens é acompanhado por um aumento progressivo no diâmetro, de forma que as dimensões dos colmos de plantas adultas são alcançadas apenas por crescimento primário (Shanmughavel & Francis 2001). Então, este “retrato” da estrutura populacional da coorte de 2004 indica a colonização dos taquarais senescentes pelas próprias coortes de *G. tagoara*. Outro aspecto que pode ser entendido como uma adaptação de *G. tagoara* à regeneração nos taquarais (e em outros tipos de clareiras) é o

enrolamento das suas folhas expostas ao sol, nos momentos mais quentes do dia (obs. pessoal). Esta estratégia é comum em gramíneas e está associada à economia hídrica (Raven *et al.* 2001)

O estabelecimento de *G. tagoara* deve ser fortemente influenciado pela elevada densidade de colmos e de genetas, principalmente no interior dos taquarais. Uma vez que as duas coortes estudadas têm uma diferença de idade de cerca de um ano, diferenças estruturais entre elas podem ser explicadas pela diferença etária. Entretanto, a ausência de diferença no número de colmos vivos por geneta sugere a existência de algum mecanismo intra geneta de controle da densidade de colmos, como observado em *Sasa tsuboiana* (Makita 1997). Estudos sobre auto - raleamento em bambus são escassos, mas há evidências deste processo em espécies de *Chusquea* (Widmer 1997) e *Sasa* (Makita 1997, 1998). Makita (1998) sugere que em bambus leptomórficos, anfimórficos e paquimórficos com espaçador longo, o controle da densidade de colmos ocorra principalmente intra geneta. Para as espécies com touceiras mais compactas (rizoma paquimórfico), o auto-raleamento deve ser o principal mecanismo regulador de densidade (*op cit.*). Neste contexto, é possível que a densidade de colmos em *G. tagoara* seja regulada tanto entre quanto intra genetas.

As coortes de 2004 e 2005 compartilham com os genetas adultos de *G. tagoara* a plasticidade morfológica proporcionada pelo crescimento reiterativo traumático e as perfurações nos colmos (ver Capítulo 3), mas possuem características não observadas na coorte adulta, quais sejam: colmos articulados e raízes aéreas nas gemas nodais. A articulação dos colmos talvez seja uma resposta à falta de estruturas que lhe dêem suporte para se manter eretos ou escandentes no interior e às margens dos taquarais. Então, por não possuírem ainda um sistema de ramificação espinescente que permita o ancoramento, o hábito escandente e escalador não pode se expressar, e os colmos destas coortes alteram sua arquitetura para manter a posição mais ereta possível. O surgimento das raízes nos nós parece estar associado à articulação dos colmos, pois todos os colmos com raízes nodais aéreas também apresentaram articulação. A maior proporção de colmos articulados na coorte de 2005 pode ser explicada pelos menores tamanhos destes rametas, o que por sua vez deve estar associado à sua capacidade de auto - sustentação. A ausência de raízes aéreas nessa coorte, assim como as outras características encontradas somente na coorte de 2004, podem não ser diferenças reais, mas sim consequência do menor esforço amostral aplicado à coorte de 2005. As perfurações observadas nos colmos apresentaram o mesmo padrão observado nos colmos adultos

(ver Capítulo 3). Estes furos também devem ser feitos por artrópodes, visto que formigas e besouros foram observados no interior dos entrenós, e os colmos também devem abrigar organismos aquáticos e terrestres.

A formação de raízes e de rizomas nas gemas nodais dos colmos pode ser considerada como o extremo do desenvolvimento reiterativo em bambus (Wong 1991). Esta habilidade reiterativa ocorre em diversos bambus tropicais e tem o potencial de produzir genetas independentes, além de permitir a expansão do território clonal (Wong 1991; Widmer 1997). Esta mesma habilidade reiterativa é utilizada pelo homem para a propagação vegetativa dos bambus (McClure 1966 e Hidalgo 2003). Nossos resultados sugerem que o enraizamento dos nós aéreos de *G. tagoara* constitui uma importante plasticidade morfológica que pode permitir a expansão horizontal do geneta através dos colmos. Em caso de rompimento da conexão entre o colmo enraizado e o rizoma de origem, esta habilidade reiterativa pode levar à formação de genetas independentes, mas com a mesma unidade genética. Desta forma, além de existirem vários genetas em um taquaral (o que parece de fato ocorrer para *G. tagoara*), é possível que um mesmo geneta exista em diferentes locais.

O surgimento de espinhos parece ocorrer a partir do segundo ano de vida em *G. tagoara*, assim como os outros ramos do colmo, e estes dois tipos de ramificações surgiram antes da ramificação do rizoma. Estes fatos podem indicar que a ramificação aérea é prioritária para este bambu nos estágios juvenis de desenvolvimento; o que faz sentido do ponto de vista ecofisiológico. Embora também armazene carboidratos não estruturais (Shanmughavel & Francis 2001), o rizoma não é um órgão fotossintetizante. Por isso a biomassa em plantas jovens de bambu é principalmente aérea (Kleinhenz & Midmore 2001; Shanmughavel & Francis 2001). Além disso, os genetas jovens de *G. tagoara*, assim como os adultos (ver Capítulo 3), não sustentam os seus colmos em posição ereta após o alongamento. A ramificação dos colmos, incluindo os espinhos, deve auxiliar na sustentação física dos genetas, bem como na melhor exploração do ambiente luminoso.

A maioria dos modelos desenvolvidos para explicar a monocarpia assume a existência de uma morte programada (Young & Augspurger 1991) envolvendo mecanismos internos de senescência (Wilson 1997; Hautekète *et al.* 2001). Em plantas monocárpicas longevas, a quase paradoxal vantagem seletiva da morte do indivíduo pode ser explicada principalmente pela seleção parental, ainda que esta seja considerada uma fraca força evolucionária (Gadgil & Prasad 1984; Wilson 1997). A formação de

clareiras (Gadgil & Prasad 1984) e o ciclo de fogo (Keeley & Bond 1999) são hipóteses que evocam a seleção parental para explicar a evolução da monocarpia em bambus. A evidente tendência ao gregarismo e a regeneração principalmente no interior dos taquarais senescentes sugerem que as coortes de *G. tigoara* regeneradas nestes ambientes sejam estreitamente aparentadas. A limitada dispersão e a aparente ausência de dormência nas sementes deste bambu reforçam esta expectativa. Neste contexto, a seleção parental parece ser a principal força seletiva atuante na evolução da monocarpia em *G. tigoara*, e provavelmente nas outras espécies monocárpicas deste gênero. A hipótese da formação de clareiras (Gadgil & Prasad 1984) parece ser mais parcimoniosa do que a hipótese do ciclo do fogo (Keeley & Bond 1999) para explicar a vantagem adaptativa da monocarpia em *G. tigoara*, pois a ocorrência natural do fogo é rara nas florestas da Serra dos Órgãos.

Se a forma de crescimento dos bambus é uma adaptação ao ambiente florestal e à competição com as plantas arbóreas, é razoável supor que a estratégia de reprodução sexuada destas plantas também seja ecológica e evolutivamente associada à dinâmica florestal (Clark 1997; Widmer 1997; Makita 1998; Judziewicz *et al.* 1999). As nove espécies de *Guadua* sob comparação neste estudo são bons modelos para esta abordagem integrada, principalmente porque apresentam um claro gradiente de ciclos de vida e ocorrem em ambientes distintos. Estudos com plantas estreitamente aparentadas, mas com diferentes histórias de vida, oferecem boas oportunidades para o teste de hipóteses evolucionárias, principalmente entre as plantas *mast seeding* (Young & Augspurger 1991; Hautekèete *et al.* 2001).

Como *G. tigoara*, as outras oito espécies de *Guadua* ocorrem em florestas com dossel contínuo. Contudo, as espécies policárpicas ocorrem principalmente em ambientes alagáveis ou permanentemente alagados, como bancos de rios, igapós e brejos. Para estas espécies, a regeneração não deve estar associada à formação de clareiras, e suas sementes devem ser dispersas por algum agente – provavelmente a água – para lugares distantes da planta mãe. Outro fator importante a ser considerado para as seis espécies monocárpicas é a sua arquitetura rizomática, e a conseqüente estrutura espacial do taquaral. *G. weberbaueri*, *G. sarcocarpa* (Silveira 2005; Nelson *et al.* 2007) e *G. tigoara* (Capítulo 3) têm rizomas com espaçadores longos. Para as outras três espécies não foram encontradas informações sobre as dimensões desta estrutura. Em *G. sarcocarpa* o pescoço pode ter até 12 m de comprimento (Smith 2000). Esta característica implica que os genetas podem se cruzar em um taquaral, formando uma

rede, tal qual ocorre com outros bambus paquimórficos de pescoço longo (ex: *Melocanna baccifera*) e principalmente em bambus de rizoma leptomórfico (Numata 1979; Makita 1998). Este cruzamento de rizomas reforça o significado adaptativo da sincronia reprodutiva intra taquaral para estas espécies de *Guadua*, pois a morte pós-reprodutiva de um geneta não resultaria na criação de um sítio seguro para a regeneração da coorte seguinte. Este mesmo aspecto foi associado por Makita (1998) à evolução conjunta do florescimento sincrônico e da estrutura espacial do geneta, para bambus de clima temperado.

Como a maioria das plantas *mast seeding* (Young & Augspurger 1991; Kelly & Sork 2002), as seis espécies monocárpicas de *Guadua* são ou têm tendência a serem dominantes. Entretanto, ao contrário do que prevêem as principais hipóteses que se propõem a explicar a frutificação maciça (*op cit.*), estas espécies não ocorrem em habitats improdutivos. Não há informações suficientes para afirmar se as outras três espécies policárpicas são propriamente *mast seeding*, mas se forem elas também não corroboram esta última predição. Como já comentado, esta inconsistência entre as hipóteses gerais e as particularidades das histórias de vida dos bambus provavelmente decorre do fato de que estas hipóteses se baseiam principalmente em plantas policárpicas e de latitudes temperadas. Para os bambus monocárpicos, as hipóteses e teorias ecológicas e evolutivas têm que explicar não apenas a frutificação maciça e sincrônica, mas também o longo ciclo vegetativo e a sua morte pós-reprodutiva.

CONCLUSÕES

A história de vida de *G. tigoara* parece ser mais coerente com um ciclo de vida monocárpico, mas não sincrônico em escala populacional. Quatro possíveis padrões de florescimento são propostos como potencialmente co-ocorrentes para este bambu.

Em *G. tigoara* e nas outras seis espécies monocárpicas deste gênero, a monocarpia e a sincronia intra taquaral parecem associadas ao gregarismo espacial. A vantagem seletiva da morte parental parece ser a criação de sítios de regeneração para a coorte seguinte, de acordo com a hipótese de criação de clareiras.

A sincronia imperfeita e a regeneração da coorte assincrônica indicam que a vantagem seletiva da sincronia reprodutiva em *G. tigoara* pode operar na escala de taquaral. Para esta e para as outras espécies monocárpicas do gênero *Guadua*, os pressupostos da economia de escala para o valor adaptativo da sincronia devem ser um

pouco relaxados, ou reconsiderados em outra perspectiva.

Eu sugiro que para bambus monocárpicos com tendência ao gregarismo, a sincronia na reprodução tem maior valor adaptativo se ocorrer entre genetas próximos e aparentados. Neste sentido, a seleção parental seria a principal força seletiva na evolução da monocarpia e da sincronia reprodutiva, sendo esta última característica selecionada a favor independentemente da escala. As supostas vantagens adaptativas do tamanho do taquaral podem ser testadas em campo, tanto para *G. tagoara* quanto para outras espécies.

Se o tamanho da mancha de bambu na floresta (neste caso, o taquaral) maximizar o sucesso reprodutivo dos bambus, é possível que mecanismos de retro-alimentação positiva estejam envolvidos na expansão populacional de *G. tagoara* em florestas secundárias. Marcadores moleculares (como o AFLP) podem ser utilizados para se determinar a estrutura genética e espacial dos genetas e dos taquarais, e ao mesmo tempo para testar se todos os genetas de uma mesma coorte têm o mesmo intervalo reprodutivo. Esta técnica permite ainda testar se a sincronia imperfeita observada neste estudo é um padrão para esta espécie, e se está refletida em variação genética entre coortes assincrônicas.

CAPÍTULO 3

DESENVOLVIMENTO E PLASTICIDADE MORFOLÓGICA DOS COLMOS DE GENETAS ADULTOS DE *Guadua tagoara*

“What does it matter whether one is dealing with ramets or genets?

A plant’s a plant for a’that”

Lovett Doust & Lovett Doust (1982)

INTRODUÇÃO

Os bambus lenhosos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae) são objeto de interesse científico e popular há séculos, principalmente pela sua inusitada estratégia reprodutiva. Muitas espécies apresentam frutificação maciça e monocarpia sincrônicas em vastas áreas, após um ciclo vegetativo de até 120 anos (McClure 1966; Gadgil & Prasad 1984; Campbell 1985; Janzen 1976; Judziewicz *et al.* 1999; Jong & Klinkhamer 2005). Estas plantas também são caracterizadas pelo crescimento clonal e por um complexo e variável desenvolvimento vegetativo (Wong 1991; Widmer 1997; Makita 1998; Saitoh *et al.* 2002; Wang *et al.* 2006), e apresentam as maiores velocidades de crescimento em altura e acumulação de biomassa entre as plantas terrestres (Shanmughavel & Francis 2001; Magel *et al.* 2005).

A arquitetura e o desenvolvimento dos bambus lenhosos têm grande relevância para a história de vida e a evolução destas plantas (Gadgil & Prasad 1984; Makita 1998; Franklin & Bowman 2003; Isagi *et al.* 2004), assim como para a dinâmica da vegetação em diversas regiões do mundo (Huberman 1959; Numata 1979; Veblen 1982; Pearson *et al.* 1994; Makita 1997; Widmer 1997, 1998; Judziewicz *et al.* 1999; González *et al.* 2002; Andrés & Veblen 2006). O corpo dos bambus lenhosos se baseia em um sistema ramificado de eixos segmentados, diferenciados em rizomas, colmos e ramos (McClure 1966), e a sua arquitetura e forma de crescimento arborescente são características únicas até mesmo entre as gramíneas (Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999).

Os colmos representam a maior parte da biomassa dos bambus (Pearson *et al.* 1994; Kleinhenz & Midmore 2001; Riaño *et al.* 2002). Por este motivo, o recrutamento

e o desenvolvimento dos colmos representam as maiores componentes do desenvolvimento destas plantas (Li *et al.* 1998b; Shanmughavel & Francis 2001). O desenvolvimento dos colmos se dá por crescimento intercalar, em duas fases: um alongamento intenso e rápido do broto, sem manifestação das gemas axilares, e a subsequente ramificação (McClure 1966; Calderón & Soderstrom 1980; Judziewicz *et al.* 1999). Segundo Judziewicz *et al.* (1999), estas duas fases são uma adaptação para a competição por luz com as plantas arbóreas.

Para a maioria das espécies de bambus, o recrutamento dos colmos ocorre de forma intensa e concentrada em apenas um curto período do ano. Este período normalmente é de até quatro meses, e coincide com a época mais chuvosa e/ou mais quente (Numata 1979; Pearson *et al.* 1994; Li *et al.* 1998a; Judziewicz *et al.* 1999; Nath *et al.* 2004; Franklin 2005). Durante este período, o alongamento dos colmos pode ocorrer em taxas de até 1,2 m por dia (Ueda 1960 *apud* Franklin 2005). Um ciclo bienal sem associação com o clima, mas estreitamente associado à longevidade foliar, foi encontrado no recrutamento de colmos de *Phyllostachys pubescens* (Li *et al.* 1998b), sugerindo que a “obrigação fenológica” no recrutamento de colmos não vale para todas as espécies de bambus.

Assim como ocorre com a fenologia reprodutiva dos bambus, o desenvolvimento dos seus colmos ainda não é bem compreendido (Magel *et al.* 2005). Estudando o alongamento dos colmos de *Sasa palmata*, estes autores encontraram uma explicação fisiológica para a dependência de água neste processo; o que talvez explique a concentração do recrutamento de colmos associado às chuvas e às temperaturas mais elevadas. Contudo, o completo desenvolvimento de um colmo pode durar anos (Calderón & Soderstrom 1980; Liese 1998; Lin *et al.* 2002), e a ramificação em algumas espécies pode ocorrer inclusive em épocas secas do ano (Franklin 2005). Durante o tempo de vida de um colmo, que pode durar até 33 anos (Pearson *et al.* 1994), as gemas axilares podem dar origem a complexos padrões de ramificação em algumas espécies. Especialmente para as espécies tropicais, o processo de ramificação dos colmos tem importantes implicações ecológicas, tanto para os bambus quanto para as comunidades onde eles ocorrem. O comportamento forrageador por espaço e luz no dossel, a capacidade de reprodução clonal e o crescimento reiterativo são bons exemplos (Wong 1991; Widmer 1997; 1998).

Para explicar a origem da dominância de *Guadua sarcocarpa* e *G. weberbaueri* nas florestas de terra firme do sudoeste amazônico, Griscon & Ashton (2006)

propuseram um modelo baseado em um ciclo de distúrbios auto-perpetuante, imposto à floresta pelo desenvolvimento dos colmos. Assim como ocorre com outros bambus de grande porte (Kiyoshi *et al.* 1996) e com algumas lianas lenhosas em florestas tropicais (Lawton & Putz 1988), *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri* geram e ocupam clareiras a partir de um mecanismo retro-alimentador de auto-favorecimento (Silveira 1999, 2005; Griscom & Ashton 2006). A origem destas florestas é ainda controversa (Stamm *et al.* 2006; Griscom & Ashton 2006), mas há um consenso entre os cientistas de que, na escala local, os efeitos das espécies de *Guadua* na vegetação arbórea são decorrentes principalmente do desenvolvimento dos seus colmos.

Na Floresta Atlântica, mais especificamente na região sul e sudeste do Brasil, *Guadua tagoara* é considerado um bambu com elevado potencial invasivo, e domina extensas áreas de florestas secundárias (Fantini & Guries 2000; Araújo *et al.* 2005). Na região do Vale do Ribeira, estado de São Paulo, este bambu domina uma área florestal de cerca de 15.000 ha (A. C. Fantini, com. pessoal). Segundo Fantini & Guries (2000), a dominância deste bambu está associada à redução da densidade e área basal de plantas arbóreas e a uma extrema modificação da estrutura da floresta. A presença de *G. tagoara* também afeta a regeneração de plantas arbóreas através do comprometimento à chuva de sementes e à sobrevivência das plântulas (Rother 2006). Fantini & Guries (2000) propuseram que a expansão de *G. tagoara* em florestas secundárias é facilitada por atividades antrópicas que alterem a estrutura da floresta, como a extração de madeira.

Embora alguns estudos tenham sido realizados com *G. tagoara*, nada se sabe sobre o seu desenvolvimento. Todos os estudos até agora conduzidos com este bambu trataram de questões estritamente relacionadas à sua presença na floresta, e não relacionaram aspectos climáticos e demográficos ao seu suposto potencial invasor. Assim, os objetivos deste trabalho foram: 1) testar a influência da sazonalidade climática no desenvolvimento dos colmos de genetas adultos de *G. tagoara* e 2) descrever o desenvolvimento e a plasticidade morfológica destes colmos, em um trecho de Floresta Ombrófila Densa Montana.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudos - Este estudo foi realizado no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO) (22°52'- 22°24'S e 45°06'- 42°69'W), no município Teresópolis, estado

do Rio de Janeiro. O PARNASO está localizado entre os limites altitudinais de 200m a 2.263m, abrange partes dos municípios de Guapimirim, Magé, Petrópolis e Teresópolis (IBAMA 2007), e dista cerca de 80 km do centro do município do Rio de Janeiro. As áreas selecionadas para este estudo localizam-se em trechos de Floresta Ombrófila Densa Montana (*sensu* IBGE 1991), a uma altitude de cerca de 1000m. O clima desta região se enquadra na designação Cfb de Köppen, ou seja, predominam condições mesotérmicas com verões amenos e invernos frescos, e não há uma estação seca definida (Bernardes 1952). Os valores médios para a temperatura e a precipitação pluviométrica são de 17°C e 2.096 mm, respectivamente (*op cit.*). *G. tagoara* é comum em todas as formações florestais do PARNASO, notadamente na beira de cursos d'água, estradas e trilhas. Nestes locais, assim como no interior da floresta (principalmente em clareiras, naturais ou não), este bambu forma densos agrupamentos de colmos, conhecidos como taquarais. Nestes taquarais, segundo nossas observações, pode haver um ou mais genetas de *G. tagoara*, que são dificilmente distinguíveis em campo. Segundo a administração do PARNASO, os taquarais estão em expansão ao longo de trilhas e estradas, e por isso são tratados atualmente como um problema no manejo desta unidade de conservação. Coletas férteis desta espécie foram depositadas no herbário da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (Terra, 27; RBR).

Coleta e análises de dados - Este estudo considerou para análise principalmente a escala de colmos (rametas), e se baseou em dados e observações obtidas de genetas adultos de *G. tagoara*, com idades e limites individuais desconhecidos. Desenvolvimento foi considerado neste estudo como a soma total de eventos que contribuem para a progressiva elaboração do corpo da planta (Steeves & Sussex 1994). O colmo de *G. tagoara* representou o corpo da planta, e o arranjo espacial de suas partes foi referido aqui como sua arquitetura. Observações sobre o sistema rizomático também foram feitas, mas em menor nível de detalhes, e sem escavações. Neste contexto, o desenvolvimento foi estudado através de medidas e observações regulares do diâmetro, crescimento em altura e sucessão de estádios desenvolvimentais dos colmos, incluindo as modificações na arquitetura, integridade física e fenologia destes rametas.

Os estádios de desenvolvimento utilizados neste estudo foram os mesmos utilizados por Silveira (2005), para *Guadua weberbaueri* Pilger, com uma adaptação para o estádio de broto. Assim, considerou-se como “brotos” os colmos com todas as folhas dos colmos, sem manifestação das gemas axilares, e crescendo apenas no sentido

ortotrópico; “jovens”: colmos que apresentassem ramos laterais (inclusive espinhos) e folhagem em desenvolvimento. Este estágio é facilmente caracterizado pelo desprendimento das folhas do colmo nos terços mediano e superior; “adultos”: colmos que possuíssem a folhagem e os ramos laterais já desenvolvidos. Foram selecionados e marcados 60 brotos dentro de dois taquarais, ambos localizados em uma encosta nordeste, a uma altitude de cerca de 1000m. Destes 60 brotos, 30 foram selecionados e marcados no inverno de 2005 (agosto) e 30 no verão de 2006 (janeiro). A Tabela 1 apresenta as medidas que caracterizam a condição inicial dos brotos de inverno e de verão. De acordo com nossas medidas e observações de campo, a idade média destes brotos no início do experimento, ou o tempo decorrido entre a emergência na superfície do solo e a primeira medição, era de dois meses. A condição local de dossel para os colmos monitorados foi variável, uma vez que o dossel dos taquarais e da floresta ao seu redor é bastante heterogêneo (Terra *et al.* dados não publicados), mas nenhum colmo selecionado estava em um ambiente de clareira.

Tabela 1. Medidas morfométricas dos colmos (brotos) da coorte adulta de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, selecionados para o estudo do crescimento em altura na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Colmos do inverno e do verão (n = 30).

<i>Medidas</i>	<i>Inverno</i>		<i>Verão</i>	
	Diâmetro (cm)	Altura (m)	Diâmetro (cm)	Altura (m)
Média	5,25	2,78	5,76	2,42
Erro padrão	0,12	0,27	0,18	0,31
Mínimo	4,14	0,15	4,14	0,15
Máximo	6,53	4,78	4,64	5,15

Embora o perfil climático de Teresópolis não apresente uma época seca (dados de 1920 a 1950; Bernardes 1952), segundo os critérios de Rizzini & Pinto (1964 *apud* Rizzini 1997), junho, julho e agosto de 2006 foram meses com condições climáticas potencialmente limitantes ao crescimento vegetal. Em termos de precipitações pluviométricas acumuladas e temperaturas médias, os meses de agosto e janeiro normalmente representam os dois extremos climáticos deste município (Fig 1).

O início do monitoramento dos dois grupos de colmos ocorreu nestes meses a fim de testar a influência da sazonalidade no desenvolvimento dos mesmos. Para os dois grupos de colmos, as medições e observações foram mensais, com o auxílio de uma

vara telescópica graduada e de um binóculo. A medida da altura foi tomada até o momento em que não fosse mais possível visualizar o ápice dos colmos. A medida de diâmetro foi obtida a uma altura de 20 cm do solo, apenas na ocasião da primeira medição dos dois grupos de colmos. Entre agosto de 2005 e dezembro de 2006, além da medição do crescimento ortotrópico e da mudança de estádios, os 60 colmos monitorados tiveram as seguintes variáveis observadas mensalmente: arquitetura, integridade física e fenologia reprodutiva. A arquitetura foi considerada como resultante principalmente da atividade das gemas axilares, responsáveis pelo padrão de ramificação dos colmos adultos. A integridade física se refere às modificações impostas aos colmos por fatores externos, com expressões diretas e aparentes (ex. colmos quebrados e perfurados). Esta variável foi considerada por supostamente influenciar a performance dos colmos. A fenologia reprodutiva diz respeito à existência ou não de flores e/ou frutos nos colmos monitorados. Para testar a influência da sazonalidade no desenvolvimento dos colmos, as taxas médias de crescimento ortotrópico (metros/mês) e os valores médios para os diâmetros dos colmos de inverno e de verão foram comparados através do teste “t” ($\alpha = 5\%$). As comparações das taxas médias de crescimento foram efetuadas mês a mês. Os colmos de inverno foram monitorados por quatro meses e os de verão durante cinco meses, até que seus ápices não pudessem mais ser visualizados.

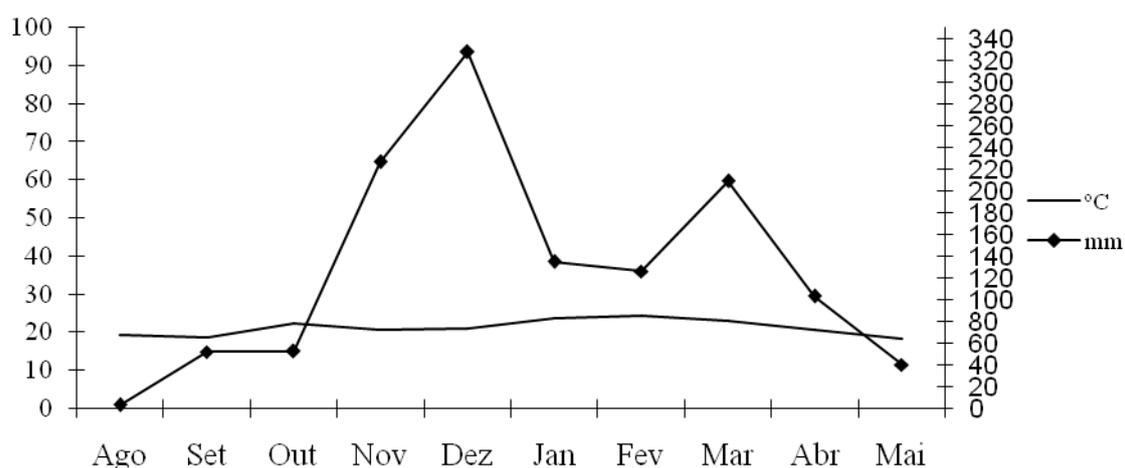


Figura 1. Temperatura média e precipitação pluviométrica acumulada em Teresópolis, RJ, durante o período de estudos (agosto de 2005 a maio de 2006). Dados da estação meteorológica de Teresópolis.

RESULTADOS

As taxas médias de crescimento dos colmos de inverno e de verão foram, respectivamente, $1,35 \pm 0,80$ m/mês e $2,60 \pm 0,89$ m/mês (Fig. 2), com diferenças significativas nos dois primeiros meses de monitoramento ($t = -4,104$ e $t = -3,536$, respectivamente; $p < 0,0001$; teste t). O maior incremento individual em altura foi observado em um colmo de verão, que cresceu 6,05 m entre janeiro e fevereiro, o equivalente a 20 cm/dia. Para os dois grupos de colmos monitorados, a taxa de crescimento começou a decrescer a partir do segundo mês, e se estabilizou entre o terceiro e o quarto mês, em torno de 105 dias (Fig. 2). Os diâmetros não diferiram significativamente entre as épocas do ano ($t = -0,292$; $p = 0,386$; teste t), e foram tão pouco variáveis que até os valores mínimos coincidem para o inverno e o verão (Tab. 1). A altura máxima foi de 18 m, observada em um broto do verão.

A mudança de estádios nos colmos de verão começou mais cedo e foi mais assincrônica do que o observado para os colmos de inverno (Fig. 3). Entre os colmos do verão, 70% ultrapassaram o dossel no segundo mês; fato observado no terceiro mês para os colmos do inverno. Em todos os casos, a manifestação das gemas nodais do colmo principal (ramificação primária) só ocorreu no sentido base-ápice, e quando o ápice do colmo ultrapassou o dossel.

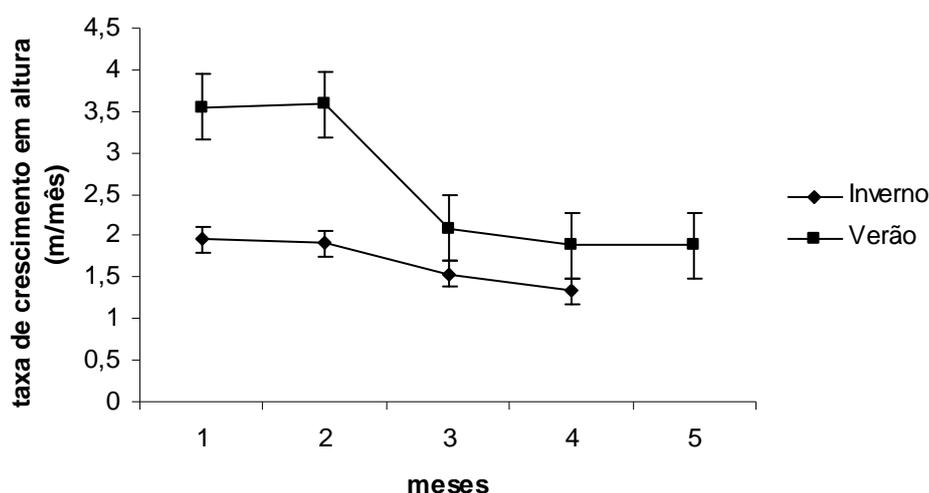


Figura 2. Taxas de crescimento em altura (m/mês) com os respectivos erros padrões para *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ, nos meses de inverno (♦) e verão (■). Apenas os dois primeiros meses diferem estatisticamente pelo teste t ($\alpha = 5\%$; $n = 30$).

Dois brotos desviaram de obstáculos durante o crescimento em altura, antes de atingir o dossel. Isto também foi observado em vários brotos não monitorados (Fig. 4). A partir do momento em que atinge o estrato superior da floresta, o terço superior dos colmos foi muito susceptível à quebra. Para os colmos do inverno, cerca de metade (51%) quebrou na região do dossel (a cerca de 9m de altura), ou pouco acima dele, todos eles no terço superior. As reações dos colmos a esta e às outras injúrias que implicam em danos físicos aos nós e entrenós foram bastante variadas. A metade destes colmos quebrados apresentou crescimento reiterativo (sensu Hallé 1986) de origem traumática, ou seja, repetiu o modelo arquitetural do colmo principal e retomou o crescimento ortotrópico (Fig. 5d). A outra metade não manifestou o crescimento reiterativo e/ou não permitiu a continuidade das observações após a passagem pelo dossel. Por outro lado, para os colmos de verão, apenas seis (14,6%) quebraram ao atravessar o dossel, sendo cinco no terço superior e um no terço médio, e em nenhum deles o crescimento reiterativo foi observado. Em todos os casos o crescimento reiterativo traumático ocorreu no sentido ápice-base, começando pelo nó imediatamente abaixo do entrenó quebrado (Fig. 5d), e modificou o padrão de ramificação observado nos colmos sem danos (Fig 5a). O crescimento reiterativo só ocorreu a partir do estágio de jovem.

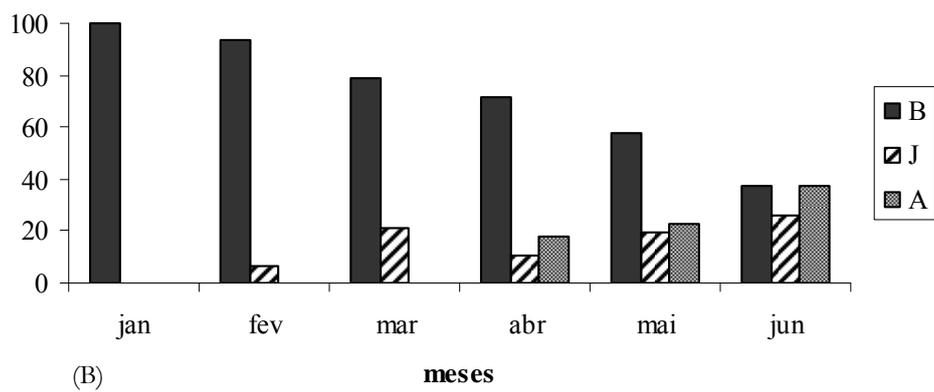
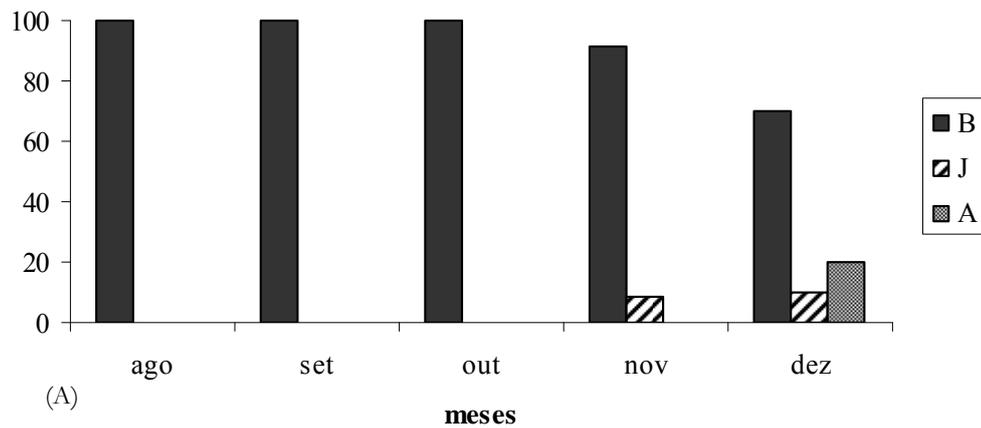


Figura 3. Velocidade de mudança de estágio de desenvolvimento para *Guadua tigoara* (Nees) Kunth na Serra dos órgãos, Teresópolis, RJ. (A): colmos de inverno; (B): colmos de verão. O eixo “y” representa o percentual de colmos (n = 30 para cada grupo de colmos).



Figura 4. Desvio de obstáculo em broto de *Guadua tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra.

A integridade física dos colmos também foi afetada por perfurações nos nós e entrenós, provavelmente causadas por invertebrados, e pela ação de macacos-prego (*Cebus xanthosternos* Wied-Newwied), que danificaram os entrenós após mordê-los e abrí-los com as mãos. As perfurações, que podem ser de várias formas e tamanhos, foram observadas nos 60 colmos e aparentemente não comprometeram o desenvolvimento dos colmos (Fig. 6). Embora não tenha sido observado nos colmos do inverno, o dano por macaco-prego foi observado em 32% dos colmos do verão, principalmente no estágio de broto e no terço médio do colmo, a cerca de 4 m de altura. Apenas um broto morreu em decorrência deste dano, após ter sido atacado por inteiro pelos macacos quando tinha 3m de altura. Com exceção do broto que morreu, os demais colmos abertos pelos macacos não apresentaram sinais de comprometimento do

desenvolvimento e nem de modificação de sua arquitetura. As perfurações nos colmos e a abertura dos entrenós pelo macaco-prego permitiram a entrada de água nos colmos em diversos taquarais. No interior dos entrenós secos e dos entrenós com água no seu interior, foi observada uma grande diversidade de invertebrados.

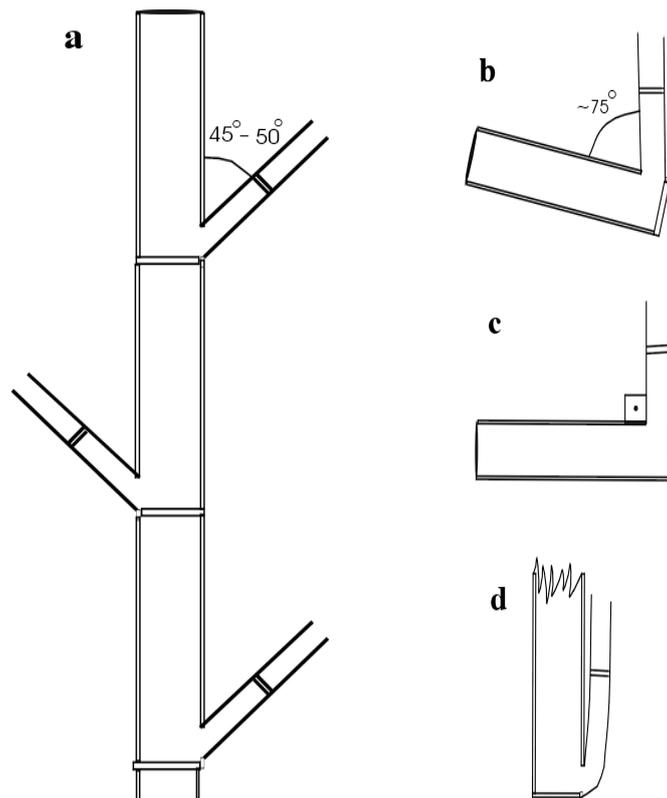


Figura 5. Variações observadas no ângulo de inclinação do ramo primário em *Guadua tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Ramos do terço médio de colmos jovens e adultos. (a): Ângulo mais comumente observado em colmos eretos na base; (b): Colmo inclinado a cerca de 75°; (c): Colmo paralelo ao solo; (d): Crescimento reiterativo traumático, com o ramo primário paralelo ao colmo.



Figura 6. Danos físicos aos colmos de *G. tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Entrenós mordidos e abertos pelo macaco-prego (*Cebus xanthosternus* Wied-Newwie) (b) alguns tipos de perfurações. Autor: Gilberto Terra.

A arquitetura dos colmos adultos eretos e não danificados foi caracterizada pelo padrão de ramificação no qual os ramos primários dos terços medianos e superiores se desenvolveram a uma inclinação de cerca de 45° em relação ao eixo principal do colmo. Nos casos de crescimento reiterativo traumático, os ramos que surgem após o dano podem reduzir bastante a sua inclinação, chegando a ficar paralelos ao colmo (Fig. 5d). O aumento no diâmetro destes ramos reiterativos também foi observado, mas não mensurado. Outra expressão de crescimento reiterativo em *G. tagoara* foi verificada nas situações em que o colmo não se sustentava no dossel, e tombava no chão ou sobre outros colmos. Nestas situações, as gemas das porções medianas e superiores dos colmos geravam ramos que cresciam quase (Fig. 5b) ou completamente ortogonais (Fig.

5c) em relação ao colmo principal, com uma orientação fortemente ortotrópica. Nestes casos, como não houve danos à integridade física do colmo, este crescimento reiterativo foi de origem não traumática. Outro aspecto típico da arquitetura dos colmos adultos foi a presença de um ramo basal, não reiterativo. Estes ramos basais desenvolvem-se das gemas basais, em uma orientação plagiotrópica, e são compostos basicamente por espinhos e com folhas apenas no ápice. Alcançam até 2m de comprimento, são perpendiculares ao colmo e arqueados para baixo na extremidade (Fig. 7a).

Nos dois casos de crescimento reiterativo, as gemas nodais deram origem a ramos cujo desenvolvimento e arquitetura se assemelharam ao colmo principal. Em dois colmos adultos verificou-se que além de não haver uma dominância aparente por parte do ramo primário, múltiplos ramos se desenvolveram ao mesmo tempo, com orientação plagiotrópica ou geotrópica positiva. Assim como o ramo espinhoso basal, este padrão de ramificação não é reiterativo (Fig.7b). Apenas dois colmos (ambos da coorte de verão) manifestaram uma fenofase reprodutiva, e entraram em processo de senescência. Estes colmos não produziram folhas, mas apenas flores, e o sua arquitetura se assemelhou a uma grande panícula aberta, a inflorescência típica desta espécie. Não foram observadas cariopses produzidas por estes colmos.

Os espinhos surgiram na transição do estágio jovem para adulto, e sua ocorrência foi observada em todos os ramos dos colmos, inclusive nas inflorescências dos colmos férteis. Foram observados até cinco espinhos por nó, normalmente em forma de garra e segmentados, com orientação reflexa em relação ao seu nó de origem (Fig. 8). Espinhos maiores e solitários, com orientação plagiotrópica, são comuns nos terços inferiores dos colmos, notadamente na base dos ramos primários (Fig. 7). Os ramos destes colmos se prendiam a mais de uma árvore, apoiando-se e/ou fixando-se sobre elas com seus espinhos.

Nos taquarais amostrados e em outros locais da área de estudo o sistema rizomático de *G. tagoara* se enquadrou no tipo paquimórfico com espaçador (ou “pescoço”, nome dado a esta estrutura em bambus) longo (*sensu* Judziewicz *et al.* 1999). Foram observados espaçadores do rizoma inclusive na superfície do solo, sendo alguns deles com até 2m de comprimento. A estrutura pivotal dos colmos, especialmente dos maiores, é formada por um rizoma ramificado, cujos ramos são a seqüência alternada de espaçadores originados das gemas nodais (Fig. 9).



Figura 7. Ramificações não reiterativas em *G. tagoara* (Nees) Kunth, na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Ramo basal dos colmos adultos; (b) múltiplos ramos originados no terço médio de colmos adultos. Autor: Gilberto Terra.



Figura 8. Espinhos em forma de garra, em uma inflorescência de *G. tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. Autor: Gilberto Terra.



Figura 9. Sistema rizomático paquimórfico com espaçador longo em *G. tagoara* (Nees) Kunth na Serra dos Órgãos, Teresópolis, RJ. (a) Espaçador na superfície do solo, em um colmo adulto vivo; (b) Base de um colmo adulto morto, mostrando a ramificação do rizoma. Reparar nos colmos de genetas jovens de *G. tagoara* (coorte de 2004) no primeiro plano

DISCUSSÃO

Sazonalidade & desenvolvimento - Nossos resultados indicam que a sazonalidade climática influencia no desenvolvimento vegetativo de *G. tagoara*, mas não impõe uma restrição absoluta ao seu crescimento em nenhuma época do ano. Para este bambu não há a “obrigação fenológica” típica de muitas espécies de climas sazonais e/ou frios, onde o período de recrutamento anual dos colmos ocorre no máximo durante quatro meses (Taylor & Qin 1987; Pearson *et al.* 1994; Li *et al.* 1998a; Shanmughavel & Francis 2001; Kleinhenz & Midmore 2001; Nath *et al.* 2004; Franklin 2005) Apesar do período de seca, os colmos de inverno e de verão cresceram continuamente por até seis meses, embora em taxas distintas, e se estabeleceram no dossel. A ramificação e os dois tipos de crescimentos reiterativos também ocorreram durante todo o ano. Por ser uma espécie longeva e monocárpica, o calendário reprodutivo de *G. tagoara* não está associado a ciclos anuais de floração/frutificação. Como o recrutamento e o crescimento dos colmos são os maiores componentes do crescimento clonal em bambus (Li *et al.* 1998b; Franklin 2005), é razoável supor que os genetas de *G. tagoara* desenvolvem-se continuamente durante seu ciclo vegetativo, pelo menos na Serra dos Órgãos. Este elevado potencial de crescimento deve ser determinante na história de vida deste bambu, especialmente na expansão populacional de seus genetas e rametas.

As taxas de crescimento em altura registradas para *G. tagoara* foram similares aos valores encontrados para bambus de vários continentes e climas (Pearson *et al.* 1994; Shanmughavel & Francis 2001; Riaño *et al.* 2002; Nath *et al.* 2004; Franklin 2005), mas o período durante o qual este crescimento ocorreu (até seis meses) foi consideravelmente maior do que a maioria das espécies. Em espécies amazônicas de *Guadua*, o crescimento dos colmos também ocorre durante um período mais prolongado do que a maioria dos bambus já estudados. Este processo dura até seis meses em *G. angustifolia* Kunth (Londoño 1998; Riaño *et al.* 2002), e até dez meses em *G. weberbaueri* Pilger (Silveira 2005).

O recrutamento e o crescimento dos colmos em *G. weberbaueri* são fortemente influenciados pela sazonalidade pluviométrica, mas ocorrem durante todo o ano (Silveira 2005). Em *G. angustifolia* os colmos também são produzidos o ano todo (Londoño 1998). A maior velocidade de crescimento dos colmos da época chuvosa também foi observada em *G. weberbaueri* (Silveira 2005). Tanto em *G. weberbaueri* (*op cit.*) como em *G. tagoara*, o desenvolvimento vegetativo foi mais assincrônico nesta

época do ano. Por outro lado, como encontrado em *Phyllostachys pubescens* Mazel ex J. Houz. na China (Li *et al.* 1998b), pode haver ciclos bienais e variações inter anuais no recrutamento dos colmos sem nenhuma correlação com o clima. Para *P. pubescens*, um bambu de rizoma leptomórfico, o tempo médio de vida das folhas (dois anos) é determinante para o padrão de recrutamento de colmos, e condiciona o ciclo bienal (Li *et al.* 1998b). Entre bambus leptomórficos e paquimórficos existem grandes diferenças em termos de longevidade foliar, mas este fator é de grande importância para a produção de novos colmos em ambos os grupos de espécies (Kleinhenz & Midmore 2001). Neste contexto, a dinâmica de produção e renovação de folhas em *G. tagoara* deve ser um aspecto importante a ser considerado no seu desenvolvimento, principalmente se associado aos elementos climáticos.

O acúmulo de água nos entrenós, com ou sem perfurações, é uma característica comum em algumas espécies de *Guadua* (Louton *et al.* 1996; Judziewicz *et al.* 1999). Louton *et al.* (1996) presumiram que esta água seja armazenada e reutilizada pela planta. Silveira (2005) argumentou que o acúmulo de água nos colmos durante a época chuvosa contribua para que *G. weberbaueri* cresça durante a seca, o que praticamente não acontece com as árvores da região (sudoeste da Amazônia). Em nenhum dos dois estudos citados os autores confirmaram estas expectativas quanto ao uso da água. Mas como a pressão osmótica e o turgor celular controlam parte do processo de alongamento dos colmos em bambus (Magel *et al.* 2005), a presença da água nos entrenós intactos deve ter alguma importância fisiológica. Se a água acumulada nos entrenós for utilizada no metabolismo da planta, conforme sugeriram Louton *et al.* (1996) e Silveira (2005), o desenvolvimento de *G. tagoara* pode ser associado a esta estratégia ecológica. Além da água, os detritos acumulados nos entrenós perfurados e/ou abertos também poderiam constituir uma importante fonte de nutrientes para este bambu. Outro aspecto associado à presença de água nos entrenós diz respeito ao aumento do peso dos colmos, e às consequências para as árvores nas quais eles se apóiam e se fixam. Em *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri*, a presença de água potencializa os danos causados pelos colmos às árvores (Silveira 1999; Griscom & Ashton 2003, 2006). Isto também ocorre com *G. tagoara*, cujos colmos adultos provocam danos às árvores e arbustos no PARNASO (Terra *et al.* dados não publicados) e em outras florestas (Fantini & Guries 2000).

Desenvolvimento & plasticidade morfológica - O desenvolvimento dos colmos após o alongamento foi determinado principalmente pela atividade diferencial das gemas axilares. Durante o desenvolvimento, os colmos íntegros apresentam três hábitos distintos (*sensu* Judziewicz *et al.* 1999). Quando brotos, os colmos são estritamente eretos. Na transição para jovem passam para semi-escandentes, quando os ramos primários começam a se apoiar nos galhos das árvores e em outros colmos. Quando adultos, com ramos e espinhos já desenvolvidos, os colmos apresentam um hábito misto, com base ereta, ápice arqueado e ramos laterais escaladores. A tendência ao arqueamento e ao ancoramento dos ramos nas copas das árvores faz com que os colmos adultos se estabeleçam no dossel a uma altura menor do que aquela atingida pelos brotos. Ao mesmo tempo em que compete com as plantas arbóreas, *G. tigoara* depende das copas das árvores para suportar seus colmos.

Além de similar para os dois grupos de colmos monitorados, o diâmetro mínimo registrado para *G. tigoara* está fora da faixa de variação registrada nesta medida para esta espécie (5 a 10 cm; Londoño & Clark 2002). Os diâmetros médios obtidos na Serra dos Órgãos também foram consideravelmente menores do que o valor médio obtido por Fantini & Guries (2000) em uma população adulta deste bambu no litoral de São Paulo, a 60 m de altitude (7,2 cm; erro padrão: 0,91; n = 116). O erro padrão foi baixo nos dois casos, indicando baixa variabilidade intra - populacional para esta medida. Uma vez que a maturidade vegetativa em bambus é caracterizada por uma baixa variação dimensional nos colmos (McClure 1966), as semelhanças entre os valores de diâmetro e a baixa variabilidade desta medida sugerem que os dois grupos de colmos estudados no PARNASO pertencem a genetas adultos. Além disso, a similaridade entre os valores mínimos pode indicar que, para esta região, diâmetros menores que 4 cm impliquem em limitações biomecânicas ao desenvolvimento de *G. tigoara*.

A grande diferença entre os diâmetros dos colmos do PARNASO e aqueles medidos por Fantini & Guries (2000) pode ser explicada por diferenças ambientais entre os dois locais, ou por diferenças taxonômicas em nível infra-específico. A distribuição geográfica de *G. tigoara* é muito ampla e variável, e inclui duas subespécies possivelmente simpátricas (ver Londoño & Clark 2002). A menos que se trate de um especialista na taxonomia do grupo, as diferenças entre estas subespécies são difíceis de se perceber em campo. Por isso, os colmos estudados no PARNASO podem pertencer a qualquer um dos três *taxa* supracitados, ou até mesmo a mais de um deles. Esta precisão taxonômica provavelmente também não foi seguida pelos outros ecólogos que

estudaram *G. tagoara*. Além de variações em tamanho e forma, espécies amplamente distribuídas também podem possuir populações com processos demográficos variáveis (Harper 1982). Então, o padrão de desenvolvimento descrito para os colmos na Serra dos Órgãos pode não ser aplicável a todas as populações de *G. tagoara*, principalmente se esta espécie formar ecótipos nos distintos ambientes onde ocorre.

O dossel parece ser determinante para o desenvolvimento dos colmos de *G. tagoara*, e não apenas para o seu suporte mecânico, uma vez que a mudança para o estágio de jovem só ocorreu após a passagem do ápice do colmo pelo limite superior do dossel. Este fato sugere que a luz influencie na atividade morfogênica das gemas axilares dos colmos, ou pode significar simplesmente que o colmo só ramifique após crescer verticalmente a uma altura superior àquela do dossel. O desvio de obstáculos durante a fase de crescimento em altura dos brotos mostra que o dossel é o destino e também uma barreira para os colmos de *G. tagoara*. Esta plasticidade morfológica aparentemente não envolve a ação de nenhuma gema axilar, e indica a possibilidade de ocorrência de fototropismo nos colmos. Nenhum broto ou jovem teve seu crescimento ortotrópico impedido por um obstáculo, fosse ele uma rocha, um galho ou outro colmo. Fototropismo foi reportado por Widmer (1997; 1998) para três espécies de *Chusquea*, mas associado principalmente à ramificação dos colmos. Segundo esta autora, a arquitetura dos colmos foi fortemente determinada pela plasticidade morfológica destes rametas diante das variações na abertura do dossel. Se respostas fototrópicas ocorrem no forrageamento por luz em bambus de sub-bosque (Widmer 1998), é plausível que o desvio de obstáculos durante o crescimento de um bambu de dossel, como *G. tagoara*, também seja mediado por fototropismo.

As variações de luz decorrentes do grau de abertura do dossel determinam aspectos críticos das histórias de vida dos bambus lenhosos de sub-bosque. Para estes bambus de menor porte, os genetas permanecem sob o dossel, ou às margens da floresta, por todo o seu ciclo de vida. (Taylor & Zisheng 1988; Makita 1997; Widmer 1997,1998; Stern *et al.* 1999; Saitoh *et al.* 2002; Wang *et al.* 2006). Por outro lado, os bambus de grande porte, como *G. tagoara*, ocupam o estrato florestal superior quando adultos. Portanto, a relação do seu desenvolvimento com a estrutura florestal é obviamente diferente do que se observa em bambus de sub-bosque. Os brotos de *G. tagoara* crescem inclusive sob dossel fechado, alcançam e até ultrapassam este estrato em apenas dois meses e nele se estabelecem após o apoio e a fixação dos seus ramos nas copas das árvores. Os espinhos em forma de garra e as mudanças de hábito durante o

desenvolvimento parecem óbvias adaptações a esta forma de crescimento. Como ocorre em *Bambusa arnhemica* (Franklin 2005), o crescimento ortotrópico dos colmos de *G. tagoara* é uma fenofase crítica, em torno da qual as demais etapas de desenvolvimento do geneta se organizam

A habilidade reiterativa dos ramos tem importantes implicações para a forma de crescimento e o potencial invasor de muitas espécies de bambus tropicais, especialmente as de hábito escalador (Wong 1991). Além de *G. tagoara*, pelo menos duas outras espécies de gênero *Guadua* apresentam esta estratégia, *Guadua amplexifolia* (Wong 1991) e *G. weberbaueri* (Silveira 2005). Para *G. tagoara* o crescimento reiterativo parece ocorrer principalmente com os ramos primários, mas não descarta-se a possibilidade de que ocorra também nos demais ramos dos colmos, cuja observação foi praticamente impossível. Os ramos reiterantes cresceram obrigatoriamente em direção ao dossel, da mesma forma que os brotos, e alcançaram o dossel em todos os casos, apesar de danificados ou inclinados demais. Os ramos plagiotrópicos múltiplos não têm significado adaptativo aparente para esta espécie, principalmente pelo sentido da sua ramificação. Este tipo de ramificação foi uma exceção entre os colmos monitorados, e talvez seja uma anomalia ontogenética. Por ser tomado por espinhos, possuir poucas folhas, ser voltado para baixo e ocorrer com frequência nos colmos adultos, nós presumimos que os ramos plagiotrópicos da base dos colmos possam ter a função de evitar a predação dos brotos. Nesta fase, os colmos são predados por diversos grupos de animais, especialmente mamíferos (Taylor & Zisheng 1987; Pearson *et al.* 1994; Silveira 2005; Franklin 2005; Davidson *et al.* 2006).

O surgimento de raízes nos nós aéreos de colmos de genetas jovens de *G. tagoara* constitui uma estratégia que pode permitir a expansão do território clonal e a colonização de novas áreas. Em caso de rompimento da conexão entre o colmo enraizado e o rizoma de origem, esta habilidade reiterativa pode levar à formação de genetas independentes, mas com a mesma unidade genética (Capítulo 2). Este tipo de crescimento reiterativo é comum em muitos bambus tropicais, e está principalmente associado a respostas a distúrbios como a fragmentação do geneta (Wong 1991). Ainda que isto não tenha sido observado por nós em colmos de genetas adultos de *G. tagoara*, a ocorrência em genetas jovens sugere que genetas adultos também possam apresentar este comportamento. O freqüente tombamento dos colmos reforça esta expectativa e agrega sentido adaptativo a ela. Independente da ocorrência em genetas adultos, esta habilidade reiterativa pode contribuir para a formação dos taquarais a partir de poucos

genetas, bem como aumentar as chances de sobrevivência dos mesmos.

Segundo Gadgil & Prasad (1984), os colmos verdes dos bambus têm participação na fotossíntese. Contudo, estudos mais recentes tratando da anatomia (Liese 1998; Londoño *et al.* 2002), da fisiologia (Shanmughavel & Francis 2001; Magel *et al.* 2005) e de aspectos agronômicos (Kleinhenz & Midmore 2001) deste grupo de plantas não se referem à atividade fotossintética na epiderme dos colmos, mas também não a questionam. A falta de tecidos de condução no sentido transversal, que conectem a epiderme ao córtex, representa uma dificuldade para o transporte de fotoassimilados supostamente produzidos na epiderme do colmo (Walter Liese, com. pessoal). Se a fotossíntese não ocorre na epiderme de colmos verdes, por que eles são verdes? A epiderme sob as folhas dos colmos é pigmentada por um amarelo claro, quase branco. Isto reflete a ausência ou a baixa concentração de clorofila nesta região do colmo sem contato com a luz. Eu sugiro que a clorofila pode estar envolvida tanto no fototropismo quanto na fotossíntese dos colmos de *G. tagoara*. Os fotoassimilados poderiam ser produzidos para consumo local, principalmente durante o alongamento do entrenó, sem que fosse necessária a conexão vascular entre a epiderme e o córtex.

Os colmos adultos têm extrema importância na integração fisiológica dos bambus, pois armazenam carboidratos não estruturais (Liese 1998) e participam diretamente do transporte destas substâncias e de nutrientes minerais para outras partes do geneta (Kleinhenz & Midmore 2001). Se a fotossíntese e o fototropismo ocorrem nos colmos de *G. tagoara*, este bambu explora o ambiente luminoso de forma muito diferente e provavelmente mais eficiente do que as demais plantas lenhosas que coexistem com ele na floresta. Além disso, os brotos não seriam completamente dependentes do suprimento de fotoassimilados e nutrientes dos colmos adultos e do rizoma. Em decorrência disto, haveria uma maior independência produtiva entre os colmos, e a integração fisiológica habilitaria esta espécie a persistir em condições de pouca luminosidade, e a explorar melhor os recursos ambientais no *continuun* clareira-sub-bosque.

A quebra do ápice dos colmos em desenvolvimento é um evento comum em *G. tagoara*, e contornável através de sua plasticidade morfológica. A susceptibilidade dos ápices dos colmos à quebra pode ser explicada pelo fato de que a lignificação e os demais processos que caracterizam a maturação destes rametas ocorrem no sentido base-ápice (McClure 1966; Liese 1998). Segundo Calderón & Soderstron (1980), a supressão da atividade das gemas axilares na fase de broto é determinada pela

dominância apical. Desta forma, o crescimento reiterativo traumático observado em *G. tagoara* pode ser fisiologicamente determinado pela quebra da dominância apical nos colmos jovens e adultos. Esta também seria uma explicação plausível para o fato de que, após a quebra do colmo, as primeiras gemas nodais a se manifestarem são aquelas mais próximas do entrenó quebrado. A maior proporção de ápices de colmos quebrados no inverno pode ter sido consequência da maior velocidade dos ventos nesta época do ano para a região.

Quanto às perfurações nos colmos e à abertura dos mesmos pelos macacos-prego, há outras interessantes semelhanças entre *G. tagoara*, *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri*. Nos colmos perfurados dos dois *Guadua* amazônicos ocorre uma grande diversidade de invertebrados terrestres e aquáticos, organizados em colônias e comunidades discretas (Louton *et al.* 1996; Davidson *et al.* 2006). Seus entrenós preenchidos por água podem abrigar complexas comunidades fitotelmatas heterotróficas (Louton *et al.* 1996), e freqüentemente são abertos por outra espécie de macaco-prego, *C. apella* Linnaeus, durante forrageio à procura dos organismos nos entrenós (Davidson *et al.* 2006). Todos estes aspectos têm importantes implicações ecológicas, em várias escalas, e também são observadas nos colmos de *G. tagoara*. As perfurações nos colmos, a formação de habitats terrestres e aquáticos e a abertura dos entrenós pelo macaco-prego (*Cebus* spp.) são três aspectos relacionados entre si, e logicamente dependentes do desenvolvimento destes três bambus. Há um estudo em andamento investigando estas questões para *G. tagoara*.

O desvio de obstáculos, as variações no ângulo de ramificação e a habilidade reiterativa devem facilitar o acesso e o estabelecimento dos colmos de *G. tagoara* no dossel. Este conjunto de atributos compõe os tipos de plasticidade morfológica associadas à forma de vida e ao desenvolvimento dos colmos de genetas adultos deste bambu. A manifestação destas plasticidades morfológicas pode ser considerada como um comportamento forrageador (*sensu* de Kroon & Hutchings 1995) por espaço e luz no dossel da floresta. Assim como ocorre com o rizoma leptomórfico de *Phyllostachys praecox* (Yue *et al.* 2005), os espaçadores de *G. tagoara* podem responder à heterogeneidade na disponibilidade de nutrientes no solo, alterando seu ângulo de ramificação e comprimento. Esta estratégia é comum em plantas clonais de ambientes heterogêneos (Hutchings & Kroon 1994), mas foi muito pouco estudada em bambus (Yue *et al.* 2005). A combinação do rizoma paquimórfico de espaçadores longos com a plasticidade morfológica e o rápido crescimento dos colmos permite classificar a forma

de crescimento clonal de *G. tigoara* como uma integração das estratégias falangeal e guerrilheira, encontrada também em outras espécies do gênero (Silveira 2005; Nelson *et al.* 2007). Esta forma de crescimento clonal confere a *G. tigoara* um grande potencial de crescimento oportunista, o qual pode se expressar na escala de rameta e geneta.

Os nossos resultados dão suporte à hipótese de que a expansão de *G. tigoara* em florestas secundárias seja devido a atividades antrópicas que alteram a estrutura da floresta, como a extração de madeira (Fantine & Guries 2000). Como ocorre com *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri* (Griscom & Ashton 2006), a transferência do ônus biomecânico de sustentação dos colmos para a copa das árvores pode conferir vantagem competitiva a *G. tigoara* em relação às dicotiledôneas arbóreas, das quais este bambu é um parasita estrutural. O ciclo auto-perpetuante de distúrbios proposto por Griscom & Ashton (2006) para explicar a formação das florestas dominadas por *Guadua* spp. na Amazônia deve também atuar nas florestas dominadas por *Guadua tigoara*. Na origem e manutenção da mono dominância de *G. tigoara*, entretanto, as atividades antrópicas devem agir como elementos facilitadores e catalisadores da expansão demográfica dos rametas e genetas, tanto por crescimento clonal quanto por regeneração por sementes. A independência de vetores animais para a polinização e dispersão de sementes (Terra *et al.* dados não publicados) pode potencializar o suposto ciclo de distúrbios auto-perpetuante na expansão populacional deste bambu em florestas empobrecidas.

CONCLUSÕES

A sazonalidade climática em um ciclo anual não restringe o desenvolvimento de *G. tigoara*, mas o potencializa na época mais chuvosa do ano. O crescimento deste bambu no PARNASO parece ocorrer ininterruptamente durante todo o ano. A plasticidade morfológica e a integração das estratégias de crescimento falangeal e guerrilheira devem ser entendidas como aspectos-chave da história de vida deste bambu, e da sua expansão e dominância em florestas secundárias.

Direcionar esforços de pesquisa à escala de rametas é uma boa estratégia para se entender a ecologia de *G. tigoara*, e deve ser útil para se conceber estratégias de manejo deste bambu e das florestas dominadas por ele. Recomenda-se que a ocorrência do fototropismo e da fotossíntese nos colmos deste bambu sejam testados em condições de campo, assim como o suposto papel da água armazenada nos entrenós. Recomenda-se ainda que a ocorrência de organismos nos colmos seja investigada em mais detalhes.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diversidade intra e infraespecífica e especiação em *G. tagoara*

Entre e dentro das populações de *G. tagoara* existe uma grande variação morfológica, e esta espécie possui duas subespécies, *G. tagoara* subsp. *tagoara* e *G. tagoara* subsp. *glaziovii*. A primeira subespécie ocorre em simpatria com a espécie de origem, enquanto a segunda tem ocorrência conhecida apenas em três ou quatro populações no estado do Rio de Janeiro (Londoño & Clark 2002). Segundo estes autores, o curto ciclo de florescimento de *G. tagoara* (dois anos) seria a provável causa da grande variação morfológica dentro e entre populações desta espécie. Como discutido anteriormente, estes autores provavelmente se equivocaram quanto ao ciclo de vida e o intervalo de florescimento deste bambu. Portanto, a causa da grande variação morfológica que certamente existe nesta espécie deve ser procurada em outros aspectos de sua história de vida. Eu sugiro que a diversidade intra e infra-específica de *G. tagoara* seja causada pela complexidade fisiográfica dos ambientes onde ocorre e pela sincronia imperfeita do seu ciclo de vida monocárpico. Os fatores e processos que supostamente atuaram e ainda atuam nesta diversificação serão discutidos separadamente.

Complexidade fisiográfica - Na região neotropical as florestas montanas são habitats de uma grande diversidade e endemismo de bambus lenhosos. A cordilheira dos Andes e a Serra do Mar são os melhores exemplos (Judziewicz *et al.* 1999; Clark 2001). Sistemas montanhosos complexos como os Andes formam habitats que podem isolar espacialmente populações de bambus próximas umas das outras. Esta provavelmente é uma das principais causas da diversidade e endemismo encontrados no clado Chusqueinae (gêneros *Chusquea* e *Neurolepis*) (Clark 2001), o qual concentra a maior riqueza de bambus na região neotropical (Judziewicz *et al.* 1999). Para *G. tagoara*, a complexidade fisiográfica que caracteriza as diferentes florestas onde ocorre pode resultar na formação de ecótipos e de novas espécies.

A formação de ecótipos é comum em bambus, especialmente em ambientes montanhosos (Judziewicz *et al.* 1999; Clark 2001) e em espécies amplamente

distribuídas (Gadgil & Prasad 1984; Triplett & Clark 2003; Huh & Huh 2002). Para algumas espécies de *Guadua*, os ecótipos representam um desafio à taxonomia e à ecologia do grupo (Young 1981; Judziewicz *et al.* 1999; Marulanda *et al.* 2002). Segundo Nelson *et al.* (2007), no estado do Acre existe um ecótipo ou espécie de *Guadua* de ocorrência restrita a vales e vertentes, com um padrão de florescimento distinto de *G. sarcocarpa* e *G. weberbaueri*. No contexto biogeográfico de *G. tagoara* pode haver ecótipos que para os taxonomistas representam variações morfológicas em torno de um referencial, o tipo. A ocorrência de uma variação de *G. tagoara* conhecida como “taquaruçu vermelho”, no vale do Ribeira, estado de São Paulo (Hans Kleine, com. pessoal) reforça esta possibilidade. Diante da amplitude latitudinal e altitudinal que caracteriza a distribuição geográfica de *G. tagoara* (Londoño & Clark 2002), esta espécie deve existir sob um *continuun* de ecótipos, talvez caracterizando uma ou várias ecoclinas.

Na porção fluminense da Serra do Mar, diferentes faces de exposição podem estar submetidas a condições microclimáticas muito distintas, principalmente se forem encostas norte e sul (Oliveira & Zaú 1995). Considerando que condições climáticas como a temperatura podem influenciar o tempo de florescimento de uma espécie de bambu (Widmer 1994, 1998), os ecótipos podem ter um calendário reprodutivo diferente do restante da espécie, e por isso podem se isolar reprodutivamente de outras populações. Na Serra dos Órgãos, a complexa fisiografia pode provocar o isolamento reprodutivo de taquarais, mesmo estando eles próximos e florescendo ao mesmo tempo. Taquarais localizados em encostas norte e sul, por exemplo, ou em vales distintos (ex: vales dos rios Paquequer e Soberbo), podem ter a polinização e dispersão limitadas ou até impedidas por limites físicos impostos pelo relevo. Nos dois casos a troca gênica entre estes taquarais pode não ocorrer. Portanto, tais taquarais poderiam formar populações espacial e reprodutivamente isoladas, embora próximas. Ao longo das gerações, as diferenças resultantes da formação de ecótipos e dos isolamentos espacial e reprodutivo podem resultar em especiação.

Ciclo de vida e isolamento temporal - A partir de um estudo abrangente sobre a história de vida de *Bambusa arnhemica*, Franklin (2004) apresentou uma hipótese para explicar a formação do florescimento em onda em bambus monocárpicos, e sugeriu algumas tendências evolutivas relacionadas à assincronia reprodutiva destas plantas. Segundo sua hipótese, a sincronia é o estado primário em bambus monocárpicos, e é

mantida pela seleção estabilizadora proposta por Janzen (1976) e pelo efeito da polinização em látice (Satake & Iwasa 2002). Entretanto, sob a influência de fatores externos, esta sincronia poderia ser fragmentada e rompida, alterando a integridade genética do relógio biológico sem alterar a sua periodicidade fundamental. O rompimento da sincronia causaria então incrementos no calendário de florescimento. Quando parte de uma população é submetida a estes incrementos, e a mesma é suficientemente agregada no espaço e no tempo para manter a viabilidade derivada da sincronia interna, ela se mantém ao longo de gerações. O acúmulo destes incrementos produziria então as ondas de florescimento e outros padrões de florescimento não sincrônico em bambus. Como a sincronia seria adaptativa independentemente da escala, os genetas assincrônicos então criados seriam espécies alocrônicas incipientes (Franklin 2004).

Para *G. weberbaueri* e *G. sarcocarpa*, a sincronia imperfeita entre os tabocais (formação análoga ao taquaral) resulta em ciclos de vida independentes em populações contíguas, mas com periodicidades de florescimento fixas (Nelson & Bianchini 2005). Ainda que sejam próximos, a troca gênica entre os tabocais assincrônicos provavelmente é mínima ou inexistente (Nelson *et al.* 2007). Em *G. tagoara* também parece ocorrer este isolamento temporal causado pela assincronia entre taquarais. Então, além de provavelmente diminuir o risco imposto pelo ciclo monocárpico, como já comentado, a assincronia pode gerar possibilidades de diversificação em *G. tagoara*. As coortes de 2004 e 2005 seriam então populações temporalmente isoladas e, portanto, passíveis de especiação alocrônica. As duas subespécies de *G. tagoara* podem ser espécies alocrônicas incipientes, geradas a partir da assincronia no florescimento. Nelson *et al.* (2007) também sugeriram que este processo de especiação esteja atuando nas referidas espécies amazônicas de *Guadua*. Segundo estes autores, esta seria uma possível explicação para a grande diversidade também existente entre e dentro das populações destes bambus.

Pressupondo a sincronia como uma condição primária, como postulado pela hipótese de Franklin (2004), é preciso explicar a origem da assincronia no florescimento de *G. tagoara*. Eu sugiro que os seguintes distúrbios podem causar alterações no calendário de florescimento de *G. tagoara*: inundações, movimentos de massa (deslizamentos e escorregamentos), geadas e alterações inter anuais nas condições climáticas, especialmente temperatura. Os dois primeiros distúrbios são muito comuns nos verões com chuvas intensas em toda a região da Serra dos Órgãos, assim como em

outras regiões da Serra do Mar (Fernandes & Amaral 1996). A abertura de estradas e trilhas também pode alterar o relógio biológico de *G. tagoara*, assim como o fogo, mas ambos devem ter menor importância do que os eventos associados às condições fisiográficas, que devem ser mais frequentes e ocorrer há mais tempo.

Embora esta possibilidade não tenha sido considerada por Franklin (2004), a assincronia pode ser gerada também por fatores endógenos. Um estudo pioneiro sobre a estrutura clonal de *Phyllostachys pubescens* identificou variações no período de florescimento de genetas originados de um mesmo evento reprodutivo, através de técnicas e ferramentas moleculares (Isagi *et al.* 2004). Neste caso, aparentemente não houve um distúrbio gerador de assincronia, e o resultado foi um evento de florescimento que embora tenha se enquadrado no intervalo conhecido para a espécie (67 anos), aconteceu ao longo de três anos ((Isagi *et al.* 2004). Fatores endógenos geradores de assincronia também são esperados para *G. tagoara*, e também podem ser considerados como elementos do processo de especiação aloclônica.

Possíveis abordagens - Ferramentas moleculares podem ser utilizadas para testar em *G. tagoara* a hipótese de especiação aloclônica proposta por Franklin (2004). Marcadores moleculares, como o AFLP, vêm sendo utilizados para estudar a estrutura clonal de bambus com rizoma leptomórfico, como *Sasa senanensis* (Suyama *et al.* 2000) e *Phyllostachys pubescens* (Isagi *et al.* 2004). Nestes estudos a identidade genética e o tamanho do clone podem ser revelados. Por exemplo, Suyama *et al.* (2000) identificaram a estrutura clonal de genetas ocupando até 300 m lineares no sub bosque de uma floresta temperada no Japão. Além disso, tanto o AFLP (Marulanda *et al.* 2002) quanto a eletroforese de enzima (Huh & Huh 2002) permitem investigar a estrutura e a diversidade genética intra-específicas. Nestes estudos, as espécies estudadas foram *Guadua angustifolia* e *Pseudosasa japonica*, respectivamente.

Com estas mesmas técnicas é possível então testar em *G. tagoara* o maior grau de parentesco intra taquaral, proposto no Capítulo 2. Um parentesco maior intra do que entre taquarais corroboraria a hipótese de que o gregarismo na floração está associado ao gregarismo espacial, representado nesta dissertação pela escala supra geneta de taquaral. Caso ocorra e se mantenha, o isolamento temporal de partes da população pode ser percebido pela investigação de diferenças genéticas entre genetas das coortes de 2004, 2005 e 2006 no PARNASO. A diferença genética entre as coortes seria uma evidência forte para a especiação aloclônica.

Uma outra abordagem possível ao problema, neste caso mais especificamente para a questão dos ecótipos, seria a execução de um experimento de transferência recíproca entre representantes de populações de *G. tigoara* de distintos locais. Este método é antigo, simples e eficiente para se estudar adaptação em plantas (Jong & Klinkhamer 2005). Para *G. tigoara*, este experimento pode inclusive ser feito com propagação clonal; o que não deve ser difícil diante de sua plasticidade morfológica (Capítulo 2 e 3).

A regeneração de espécies arbóreas e a monocarpia de *G. tigoara*

Como já comentado, os estudos sobre *G. tigoara* ou sobre os ambientes onde ocorre em elevada abundância ou dominância se concentraram em seu ciclo vegetativo. Entretanto, um aspecto ecológico importante provavelmente relacionado à sua história de vida é a relevância que a monocarpia pode ter para a regeneração de outras espécies de plantas, principalmente as árvores.

O determinismo do relógio biológico e a heterogeneidade fisiográfica fornecem a possibilidade de ocorrência de um processo ecológico que integra a dinâmica populacional de *G. tigoara* à dinâmica da floresta: a perda de espaço pelo geneta ou pelo taquaral, e a colonização deste espaço por outras plantas. A premissa para que este processo ecológico ocorra é que o desenvolvimento dos genetias de *G. tigoara* não seja homogêneo em todos os locais onde ocorrem, em função da heterogeneidade imposta principalmente pelas diferenças em micro clima, solo, relevo e face de exposição. Neste contexto, se a floração ocorre mesmo que o geneta não tenha bom potencial reprodutivo (pressuposto da hipótese do relógio biológico), isto resultaria em um baixo sucesso reprodutivo, traduzido em pequena ou nula regeneração por sementes. Outro cenário similar a este é a circunstância na qual, embora com bom potencial reprodutivo, o geneta ou o um pequeno taquaral estão isolados espacial ou temporalmente do restante da população. Nos dois casos, o sucesso reprodutivo tenderia a ser baixo tanto pela limitação à polinização quanto pela intensa predação pré ou pós dispersão, como predito pela teoria (ver Silvertown 1980; Young & Augspurger 1991; Kelly 1994; Kelly & Sork 2002).

A ocorrência destas duas situações de insucesso reprodutivo de *G. tigoara* explicaria a colonização dos taquarais senescentes por outras plantas que não *G.*

tagoara, um fato comum no PARNASO (Capítulo 2). Esta perda de território é esperada para pequenos agrupamentos de genetas ou pequenos taquarais, e pode significar uma dinâmica de clareiras bem diferente daquela dirigida pela queda de árvores. As clareiras formadas pelos taquarais se formam gradativamente, e sua ocorrência e localização não são casuais, visto que dependem, respectivamente, do evento reprodutivo de *G. tagoara* e da sua distribuição espacial. Então, além das diferenças em origem e estrutura, a distribuição espacial e temporal destas clareiras - de - bambus difere fundamentalmente das clareiras formadas por árvores por não ser determinada principalmente por um processo randômico: a queda de uma árvore em algum lugar. Outra diferença fundamental entre os dois tipos de dinâmica de clareiras é o fato de que nos casos das clareiras - de - bambus o processo é determinado por apenas uma espécie, e de hábito não arbóreo. Como apresentado no Capítulo 1, a regeneração de muitas espécies arbóreas em florestas temperadas está associada aos episódios reprodutivos de bambus de sub - bosque. Para *G. tagoara*, eu sugiro que os taquarais podem representar sítios seguros de regeneração para espécies arbóreas pioneiras e secundárias em casos de insucesso reprodutivo do geneta ou do grupo de genetas que formam o taquaral. Como ocorreu com *Chusquea tomentosa* (Stern *et al.* 1999), uma modificação do padrão de distribuição espacial da população de *G. tagoara* também pode ser esperada após os episódios de frutificação maciça.

Distúrbios e a tendência ao gregarismo em *G. tagoara*

A sustentação dos colmos por outros colmos não deve ser estruturalmente estável para o geneta de *G. tagoara*, já que este bambu é um parasita estrutural de árvores (Capítulo 3), como muitas lianas e outras espécies do gênero *Guadua* (ver Griscom & Ashton 2006; Nelson *et al.* 2007; Putz 2007). Como nas florestas dominadas por *G. tagoara* há uma menor densidade e área basal de árvores (Fantini & Guries 2000), há também menos suportes disponíveis para os colmos nestas manchas de bambu e árvores. Paradoxalmente, então, as supostas causas (exploração de madeira e palmito, principalmente) da expansão dos taquarais (Fantini 2000; Araújo *et al.* 2005) também parecem resultar em uma instabilidade estrutural para a floresta de *G. tagoara*. Sob estas circunstâncias, este bambu pode ser vítima da sua natureza gregária. O fogo também pode ser mais provável de ocorrer em manchas de bambu do que na matriz arbórea. Fogos florestais estão associados a estas extensas manchas de bambu em

diversos locais do mundo (Gadgil & Prasad 1985; Filgueiras e Pereira 1988; Keeley & Bond 1999; Franklin & Bowman 2003; Terra 2006), inclusive nas florestas de *Guadua* do sudoeste da Amazônia (Nelson 1994). É pouco provável que o fogo seja um elemento importante na ecologia de *G. tagoara* no PARNASO, mas a monocarpia em grandes taquarais pode resultar em maior susceptibilidade a incêndios florestais, principalmente em um cenário de instabilidade climática.

Se o ciclo de distúrbios auto-perpetuante (Griscon & Ashton 2006) se aplicar a estas florestas de *G. tagoara*, os taquarais tendem a se expandir tanto radialmente, como ocorre na Amazônia (Silveira 2005; Nelson & Bianchini 2005; Nelson *et al.* 2007), como linearmente, ao longo de vales e cursos d' água, como comprovam grande parte das coletas desta espécie (ver Londoño 2001; Londoño & Clark 2002; CNWG 2007) e observações de campo em outros locais do sul e sudeste do Brasil. Entre os distúrbios antropogênicos, a retirada de madeira (Fantini & Guries 2000) e de palmito (Araújo *et al.* 2005), e a abertura de trilhas e estradas, devem ser importantes para a conquista de espaço por este bambu em florestas secundárias. Por outro lado, distúrbios naturais como geada (Araújo *et al.* 2005), queda de árvores e galhos, dinâmica fluvial e o deslizamento e escorregamento de massa em encostas, talvez possam explicar a expansão dos taquarais em florestas sem histórico de perturbações antrópicas severas, como o trecho estudado no PARNASO. Em todos estes casos o crescimento clonal e a plasticidade morfológica têm capital importância para a expansão populacional, assim como a monocarpia, que pode resultar em um aumento exponencial na abundância local e regional deste bambu.

Sobre a necessidade de ações de manejo

No PARNASO não há taquarais dominando extensas áreas de florestas secundárias, como ocorre em algumas áreas de Floresta Ombrófila Densa Sub Montana em São Paulo (Fantini & Guries 2000; Araújo *et al.* 2005; Rother 2006). Mas, como já comentado, moradores de Teresópolis e a própria administração do parque acreditam que as populações deste bambu estão se expandindo nas florestas secundárias e na beira de trilhas e estradas. Em 1945, Davis (1945) se referiu aos bambus como elementos comuns em florestas alteradas no município de Teresópolis. Mas este autor não fez menção às grandes manchas de *G. tagoara* na paisagem florestal, atualmente comuns no PARNASO. Outros estudos realizados na Serra dos Órgãos há cerca de quarenta anos

(Veloso 1945; Rizzini 1954) também não se referiram à dominância de *G. tigoara* ao longo das estradas e trilhas, e tampouco fizeram menção aos grandes taquarais nos trechos de florestas mais alteradas. Como estes estudos tratavam essencialmente da florística e fisionomia florestal (Rizzini 1954), bem como das mudanças fenológicas sazonais (Davis 1945; Veloso 1945), os taquarais de *G. tigoara* não passariam despercebidos destes pesquisadores se sua ocorrência fosse conspícua como é atualmente. Portanto, a expansão deste bambu parece estar de fato ocorrendo na Serra dos Órgãos.

Independente da relevância e da coerência das questões teóricas envolvidas no estudo de *G. tigoara*, florestas dominadas por este bambu são um fato sobre o qual não há nenhuma dúvida. Sob o ponto de vista da conservação da Floresta Atlântica, os extensos taquarais já são um problema, independente da forma como se originam e se expandem. As florestas onde *G. tigoara* é super abundante ou dominante são um problema para o qual a comunidade científica, especialmente os ecólogos, deve buscar soluções. Intervenções diretas envolvendo a redução de abundância deste bambu são necessárias em muitas áreas, inclusive em unidades de conservação de proteção integral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo (ver Araújo *et al.* 2005, 2006 e Rother 2006). O conhecimento ecológico sobre estas florestas de bambu não constitui a solução, mas para que estas intervenções não venham a ser desastrosas, certamente ele é uma necessidade. Portanto, recomenda-se que os estudos direcionados a este bambu sejam concebidos e executados de forma que questões eminentemente teóricas sejam integradas ao desenvolvimento de métodos e técnicas de manejo. Enquanto não existir conhecimento científico suficiente sobre *G. tigoara* e sobre as florestas onde ele é dominante ou super abundante, qualquer manejo é por definição impossível. Se o manejo não existe como uma alternativa segura ao problema, a legislação torna a intervenção ilegal.

O manejo de bambus em florestas secundárias com o propósito de redução da densidade é uma prática florestal necessária em muitos países tropicais, e em alguns deles vem sendo aplicada há muito tempo (Farrelly 1984; ver também Wong 1991). Para o Brasil, além de não haver experiências com este tipo de manejo em nenhuma das florestas onde os bambus são dominantes ou super abundantes (ver Capítulo 1), estas plantas sequer são consideradas na amostragem da maioria dos estudos de fitossociologia florestal. É fato que árvores e bambus são bem diferentes em termos de arquitetura e forma de crescimento (entre outros aspectos, é claro) e que por isso o

geneta de um bambu adulto muitas vezes não é distinguível em campo facilmente, como é para as árvores. Entretanto, em termos puramente estruturais, os colmos dos bambus ocupam um volume na floresta que corresponde ao de muitas plantas arbóreas individuais. Por exemplo, os colmos de *G. tagoara* ocupam no PARNASO quase a mesma classe diamétrica que a palmeira *Euterpe edulis* (Silva Matos *et al.* dados não publicados), a espécie arbórea dominante nesta floresta (Silva Matos *et al.* 2007). Coletivamente, os colmos deste bambu podem resultar em uma área basal por hectare maior do que a de muitas espécies arbóreas (Fantini & Guries 2000), assim como ocorre com outros *Guadua* da Amazônia (Silveira 1999, 2005; Griscon & Ashton 2003, 2006; Nelson *et al.* 2007).

Então, se o objetivo é descrever a estrutura da floresta, seja para *G. tagoara* ou para qualquer outro bambu, a distinção do geneta é irrelevante. Neste sentido, a incorporação dos colmos nos levantamentos fitossociológicos das florestas brasileiras deve revelar mais detalhes sobre a relevância dos bambus nestes ambientes. Abordagens fisionômicas como a aplicada por Tabanez & Viana (2000) são úteis, mas não revelam detalhes estruturais internos das florestas com bambu. Os estudos de Oliveira-Filho *et al.* (1994), Tabarelli & Mantovani (1999), Fantini & Guries (2000), Guilherme *et al.* (2004) e Martins *et al.* (2004) são bons exemplos de incorporação dos bambus à análise fitossociológica em Floresta Atlântica. Em outros tipos de florestas, alguns trabalhos - referência nesta área são os estudos de Thomas Veblen e colaboradores no Chile (ver Veblen 1982, Andrés & Veblen 2006), de Taylor & Qin (1987, 1988) na China e Numata (1979b) no Japão. Nestes três países, o manejo de bambus é uma prática florestal já estabelecida, e aperfeiçoada cada vez mais com os estudos ecológicos.

Mesmo o Brasil não possuindo uma “cultura do bambu”, como muitos países asiáticos e poucos do Novo Mundo, algumas instituições públicas (principalmente universidades e o Ministério do Meio Ambiente), ONG’s e empresas têm tomado importantes iniciativas no sentido de estimular e subsidiar um maior e melhor conhecimento em torno dos bambus nativos (PNF 2005). A grande diversidade e importância ecológica dos bambus nos ecossistemas do país contrasta com a situação crítica na qual muitas destas espécies se encontram, em termos de conservação (Judziwicz *et al.* 1999; Filgueiras & Gonçalves 2004; Bystriakova *et al.* 2004). Estes dois fatos são motivos mais do que suficientes para justificar a conservação destas plantas e um conhecimento mais amplo ao seu respeito, mas o potencial que muitos bambus nativos apresentam para se tornarem recursos florestais economicamente

importantes talvez seja a principal razão do recente e crescente interesse nestas plantas no Brasil.

Recentemente, a inclusão dos bambus na categoria de produto florestal não madeireiro, no último relatório *Forest Resources Assessment*, da FAO (FAO 2005), assim como importantes iniciativas de países e instituições Internacionais, como a UNEP*, o INBAR* e a WBO*, estimularam o governo brasileiro a começar a considerar os bambus como recursos naturais importantes e estratégicos. A inclusão dos bambus na política e nas linhas de ação do Programa Nacional de Florestas (PNF, 2005), do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente (IBAMA), é um marco importante neste processo de resgate, pela sociedade brasileira, da importância dos bambus. O próprio *G. tigoara*, tratado nesta dissertação apenas como um problema ecológico teórico e prático, tem grande potencial econômico (Fantini & Guries 2000; Oscar Hidalgo, com. pessoal). Ironicamente, este bambu pode vir a ser uma espécie submetida ao manejo florestal sustentável com finalidades produtivas (econômicas) daqui a alguns anos. Eu espero que esta dissertação também possa contribuir para um melhor conhecimento sobre mais este aspecto da “história de vida” de *Guadua tigoara*.

*INBAR: International Network on Bamboo and Rattan: www.inbar.int

*UNEP: United Nations Environmental Program (ver Bystriakova *et al.* 2003, 2004).

* WBO: The World Bamboo Organization: <http://www.world-bamboo.org/>

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrés, H. C. & Veblen, T. T. 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.
- Araújo, L. S.; Sparovek, G.; Rodrigues, R. R. & Santos, J. R. dos. 2005. As formações de bambu na Mata Atlântica: uma abordagem em múltiplas escalas. **VII Congresso de Ecologia do Brasil**. Novembro de 2005. Caxambu – MG (CD rom).
- Begon, M.; Townsend, C. R. & Harper, J. L. 2006. **Ecology: from individual to ecosystems**. Blackwell Publishing 759p.
- Bernardes, L.M. C. 1952. Tipos de clima do Estado do Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Geografia** 57-80.
- Bystriakova, N.; Kapos, V.; Stapleton, C. & Lysenko, I. 2003. Bamboo biodiversity – Information for planning conservation and management in the Asia-Pacific region. UNEP-WCMC/INBAR, **Biodiversity Series** n. 14.
- Bystriakova, N.; Kapos, V. & Lysenko, I. 2004. Bamboo biodiversity - Africa, Madagascar and the Americas. UNEP-WCMC/INBAR **Biodiversity Series** n. 19.
- Calderón, C. E. & Soderstrom, T. R. 1980. The genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American Continent: keys and comments. **Smithsonian Contributions to Botany** 44:1-27.
- Campbell, J.J.N.. 1985. Bamboo flowering patterns: a global view with special reference to East Asia. **Journal of The American Bamboo Society** 6:17-30.
- Chapman, G. P. 1990. **Reproductive versatility in the grasses**. Cambridge Press, 310p.
- Clark, L. G.; Davidse, G. & Ellis, R. P. 1989. Natural hybridization in bamboos: evidence from *Chusquea* sect. *Swallenochloa* (Poaceae: Bambusoideae). **National Geographic Research** 5(4): 459-476.
- CNWG. 2007. **Catalogue of New World Grasses**. Web site: http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_vast.
- Clark, L. G. 1997 Bamboos: the centerpiece of grass family. In: Chapman, G. P. **The Bamboos**. Academic Press, Linnean Society Symposium Series p 237-256.
- Crawley, M. J. 1997. **Plant Ecology**. 2º ed. Blackwell Science Ltda.
- Davidson, D.W.; Castro-Delgado, S. R.; Arias, J. A. & Mann, J. 2006. Unveiling a Ghost of Amazonian Rain Forests: *Camponotus mirabilis*, engineer of *Guadua* Bamboo. **Biotropica** 38:653-660.

- Davis, D. E. 1945. The annual cycles of plants, mosquitoes, birds and mammals in two Brazilian forests. **Ecological Monographs** 15:243-295.
- De Kroon, H. & Hutchings, M. J. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. **Journal of Ecology** 83:143-152.
- De Kroon, H. & Kalliola, R. 1995. Shoot dynamics of the giant grass *Gynerium sagittatum* in Peruvian Amazon floodplains, a clonal plant that does show self-thinning. **Oecologia** 01: 124-131.
- Fantini, A. C. & Guries, R. P. 2000. *Guadua tagoara* (Taquaruçu): uma espécie invasiva da Mata Atlântica. Pág.136-138 FOREST 2000: VI Congresso Internacional sobre Florestas. Porto Seguro, BA. Disponível em: <http://sitiovagalume.com/bambu/guadua-tagoarabambuseaeuma-especie-invasiva-da-mata-atlantica/>.
- Farrelly, D. 1984. **The book of Bamboo**. Sierra Club Books, San Francisco.
- Fernandes, N. F.; Amaral, C. P. **Movimentos de massa: uma abordagem geológico-geomorfológica**. In: Guerra, A. J T. & Cunha, S. B. 1996. Geomorfologia e Meio Ambiente. Editora Bertrand Brasil.372p.
- Filgueiras, T S. & Pereira, B. A. S. 1988. On the flowering of *Actinocladum verticillatum* (Gramineae:Bambusoideae). **Biotropica** 20:164-166.
- Filgueiras, T. S. & Gonçalves, A. P. S. 2004. A checklist of the basal grasses and bamboos (Poaceae) in Brazil. **Bamboo Science and Culture** 18:7-18.
- Franklin, D. C. Bowman, D. J.M.S. 2003. Bamboo, fire and flood: regeneration of *Bambusa arnhemica* (Bambuseae: Poaceae) after mass-flowering and die-off at contrasting sites in monsoonal northern Australia. **Australian Journal of Botany** 51:529-542.
- FRA. 2005. Global Forest Resources Assessement. **FAO Forestry Paper 147**. Rome, Italy 348p.
- 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.
- Franklin, D. C. 2005. Vegetative phenology and growth of a facultatively deciduous bamboo in a monsoonal climate. **Biotropica** 37:343-350
- Guilherme, F.A. G.; Oliveira-Filho, A. T.; Appolinário, V. & Bearzoti, E. 2004. Effects of flooding regime and woody bamboos on tree community dynamics in a section of a tropical semideciduous foret in South-Eastern Brazil. **Plant Ecology** 174:19-36
- Gadgil, M & Prasad, S.N. 1984. Ecological determinants of life history evolution of two Indian bamboo species. **Biotropica** 16:161-172.

- Giovannoni, M.; Vellozo, G. C.; Kubiak, G. V. L. 1946. Sôbre as “ratadas” do primeiro planalto paranaense. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** 1: 185-104.
- González, M.E.; Veblen, T.T.; Donoso, C. & Valeria, L. 2002. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated Forest after bamboo die-off in South-Central Chile. **Plant Ecology** 161: 59-73
- Griscon, B. W. & Ashton, P. M. S. 2003. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in southeastern Peru. **Forest Ecology and Management** 175:445-454.
- Griscom, B. W. & Ashton, P. M. S. 2006. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest. **Journal of Tropical Ecology** 22:587-597.
- Guedes, M. L. S.; Batista, M. A.; Ramalho, M.; Freitas, H. M. B.; Silva, E. M. 2005. Breve incursão sobre a biodiversidade da Mata Atlântica. In: Franke, C. R; Rocha, P. L. B.; Klein, W.; Gomes, S. L. (orgs.). **Mata Atlântica e Biodiversidade** pp. 39-92. Edufba. Salvador.
- Hallé, F.1986. Modular growth in seed plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B, Biological Sciences 313:77-87.
- Harper, J. L. 1982 After description. In: Newman, E.I. (ed). 1982. **The Plant Community as a Working Mechanism**. British Ecological Society.
- Hautekèete, N.-C.; Piquot, Y. & Van Dijk, H. 2001. Investment in survival and reproduction along a semelparity-iteroparity gradient in the *Beta* species complex. **Journal of Evolutionary Biology** 14: 795-804.
- Hidalgo, O. 2003. **Bamboo: The gift of the Gods**. 1º ed. Bogota, Colombia.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology** 19:166-172.
- Huberman, M. A.1959. La silvicultura del bambú. **Unasylva** 13: 36-43
- Huh, H. W. & Huh, M. K. 2002. Genetic diversity and population structure of *Pseudosasa japonica* (Bambusaceae) in Korea. **The Journal of the American Bamboo Society** 16(1): 9-17.
- Hutchings, M. J. & de Kroon, H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. **Adv.Ecol.Res.** 25: 159-238.
- IBAMA 2007. **Parque Nacional da Serra dos Órgãos**, IBAMA/MMA. Web site: <http://www.ibama.gov.br/parnasos> (acesso em 20/04/2007)/
- IBDF/FBCN. 1980. **Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra dos Órgãos**.
- IBGE 1991. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. **Manuais Técnicos de Geociências**. 92 p.

- INBAR. 2007. **International Network for Bamboo and Rattan**. Web site: <http://www.inbar.int/>.
- Isagi, Y.; Shimada, K.; Kushima, K.; Tanaka, N.; Nagao, A.; Ishikawa, T.; H. Onodera, H. & Watanabe, S. 2004. Clonal structure and flowering traits of a bamboo [*Phyllostachys pubescens* (Mazel) Ohwi] stand grown from a simultaneous flowering as revealed by AFLP analysis. **Molecular Ecology** 13:2017-2021.
- Iwasa, Y. Satake, A. 2004. Mechanisms inducing spatially extended synchrony in mat seeding: the role of pollen coupling and environmental fluctuation. **Ecological Research** 19:13-20.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics** 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. **Annual Review of Ecology and Systematics**.7:347-391.
- John, C.K. & Nadgauda, R. S. 2001. Enigmatic Bamboos. **Resonance** 54-65 .
- Jong, T. & Klinkhamer, P. 2005. **Evolutionary Ecology of Plant Reproductive Strategies**. Cambridge University Press.
- Judziewicz, E. J.; Clark, L. G.; Londoño, X. & and Stern, M. J. 1999. **American Bamboos**. Smithsonian Institution, Washington and London.
- Keeley, J. E. & Bond, W.J. 1999. Mast Flowering and semelparity in bamboos: The Bamboo Fire Cycle Hypothesis. **American Naturalist** 154:383-391.
- Kellogg, E. A. 2001. Evolutionary History of the Grasses. **Plant Physiology** 125:1198-1205.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. **TRENDS in Ecology & Evolution** 9:465-470.
- Kelly, D.; Hart, D. E.; Allen, R. B. 2001. Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. **Ecology** 82: 117-126.
- Kelly, D. & Sork, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? **Annual Review of Ecology and Systematics** 33:427-447.
- Kennard, W. C. 1955. Flowering of the bamboo *Guadua amplexifolia* Presl in Puerto Rico. **Lloydia** 18:193-19.
- Kleinhenz, V. & Midmore, D.J. 2001. Aspects of bamboo agronomy. **Advances in Agronomy** 74:1-47.
- Koshy, K.C. & Harikumar, D. 2002. Notes from TBGRI Bambusetum: precocious flowering in *Dendrocalamus strictus* (Roxb.) Nees . **Bamboo Science and Culture** 15:1-7.

- Lawton, R. O. & Putz, F. E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. **Ecology** 69:764-777.
- Li, R.; Werger, M.J.A.; During, H. J.; Zhong, Z.C. 1998a Biennial variation in production of new shoots in groves of the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* in Sichuan, China. **Plant Ecology** 135:103-112
- Li, R.; Werger, M.J.A.; During, H. J.; Zhong, Z.C. 1998b Carbon and nutrient dynamics in relation to growth rhythm in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* **Plant and Soil** 201: 113-123
- Liese, W. 1998 **The anatomy of bamboo culms**. International Network for Bamboo and Rattan (INBAR). Beijing, China.
- Lima, H. C.; Lima, M. P. M.; Vaz, A. M. S. da F. & Pessoa, S. V. A. 1997. Trepadeiras da Reserva Ecológica de Macaé de Cima. In Lima, H. C. & Guedes-Bruni, R. R. **Serra de Macaé de Cima: Diversidade Florística e Conservação em Mata Atlântica**. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro p 75-89.
- Lin, J.; He, X.; Hu, Y.; Kuang, T. & Ceulemans, R. 2002. Lignification and lignin heterogeneity for various age classes of bamboo (*Phyllostachys pubescens*) stems. **Physiologia Plantarum** 114:296-302.
- Londoño, X. & Peterson, P. M. 1991. *Guadua sarcocarpa* (Poaceae:Bambuseae), a new species of Amazonian Bamboo with flesh fruits. **Systematic Botany** 16:630-638.
- Londoño, X. & Peterson, P. M. 1992. *Guadua chacoensis* (Poaceae:Bambuseae), its taxonomic identity, morphology, and affinities. **Novon** 2:41-47.
- Londoño, X. 1998. A decade of observations of a *Guadua angustifolia* plantation in Colombia. **Bamboo Science and Culture** 12:37-45.
- Londoño, X. 2001. *Guadua* Kunth. In: Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Wanderley, M.G.L.; Shepherd, G.J. & Giuliatti, A.M. Editora Hucitec. São Paulo. 1, 38-39.
- Londoño, X & Clark, L.G. 2002. Three new taxa of *Guadua* (Poaceae: Bambusoideae) from South America. **Novon** 12:64-76.
- Londoño, X.; Camayo, G. C.; Riaño, N. M. & López, Y. 2002. Characterization of the anatomy of *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae) culms. **Bamboo Science and Culture** 16:18-31.
- Londoño, X. 2004. La subtribu Guaduinae de America. **Simpósio Internacional GUADUA**. Pereira – Colômbia (CD rom).
- Louton, J. 1996. The aquatic macrofauna of water-filled Bamboo (Poaceae: Bambusoideae: *Guadua*) internodes in a Peruvian Lowland Tropical Forest. **Biotropica** 28:228-242.

- Lovett-Doust, L. & Lovett-Doust, J. 1982. The battle strategies of plants. **New Scientist** 8:81-84.
- Magel, E.; Kruse, S.; Lütje, G. & Liese, W. 2005. Soluble carbohydrates and acid invertases involved in the rapid growth of developing culms in *Sasa palmata* (Bean) Camus. **Bamboo Science and Culture** 19:23-29.
- Makita, A. 1997. The regeneration process in the monocarpic bamboo, *Sasa* species. Pages 135-147 in Chapman, G. P. (ed.) **The bamboos**. Linnean Society, London
- Makita, A. 1998. The Significance of the mode of clonal growth in the life history of bamboos. **Plant Species Biology** 13:85-92.
- Marín, G. D. G. & Henao, C. A. A.. 2004. Fenologia de *Guadua angustifolia* Kunth. In: Simpósio Internacional GUADUA. pp 1-8.
- Martins, S. V.; Colletti Jr., R.; Rodrigues, R. R. & Gandolfi, S. 2004. Colonization of gaps produced by death of bamboo clumps in a semideciduous mesophytic forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology** 172:121-131.
- Marulanda, M. L; Márquez, P. & Londoño, X. 2002. AFLP analysis of *Guadua angustifolia* (Poaceae:Bambusoideae) in Colombia with emphasis on the Coffee Region. **Bamboo Science and Culture** 16:32-42.
- McClure, F. A. 1966. **The Bamboos**. Smithsonian Institution.
- McClure, F. A. 1973. Genera of Bamboos Native to the New World (Gramineae: Bambusoideae). **Smithsonian Contributions to Botany**, n° 9.
- Mori, S. A.; Boom, B. M.; Prance, G. T. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern brazilian coastal forest tree species. **Brittonia** 33(2): 233-245.
- Nadgauda, R.S.; Parasharami, V.A. & Mascarenhas, A.F. 1990. Precocious flowering and seeding behaviour in tissue-cultured bamboos. **Nature** 344:335-336.
- Nath, A.J.; Das, G. & Das, A.K.. 2004. Phenology and culm growth of *Bambusa cacharensis* R. Majundar in Barak Valley, Assam, North-East India. **Bamboo Science and Culture** 18:19-23.
- Nelson, B. W. 1994. Natural forest disturbance and change in the Brazilian Amazon. **Remote Sensing Review** 10:105-125.
- Nelson, B. W. & Bianchini, M. C. 2005. Complete life cycle of southwest Amazon bamboos (*Guadua* spp.) detected with orbital optical sensors. **XII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto**. pp1628-1636.
- Nelson, B. W. Oliveira, A. C.; Vidalenc, D.; Smith, M.; Bianchini, M. C. & Nogueira, E. M. 2007. Florestas dominadas por tabocas trepadeiras do gênero *Guadua*, no sudoeste da Amazônia. **Seminário Nacional de Bambu**. Setembro de 2006. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Norton, D. A. & Kelly, D. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rinus) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. **Functional Ecology** 2: 399-408.
- Numata, M. (ed.) 1979. **Ecology of Grasslands and Bamboolands in the World**. VEB Gustav Fisher Verlag, Jena, Germany.
- Oliveira, R. R.; Zaú, A. S.; Lima, D. F. ; Silva, M. B. R. ; Vianna, M. C.; Sodré, D. O. & Sampaio, P. D. 1995. Significado ecológico da orientação de encostas no Maciço da Tijuca, Rio de Janeiro. **Oecologia Brasiliensis** 1:523-541.
- Oliveira-Filho, A.T.; Vilela, E.A.; Gavilanes, M.L. & Carvalho, D.A. 1994. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. **Vegetatio** 113:99-124.
- Parodi, L. R.. 1955. La floracion de la tacuara brava ("*Guadua trinitii*"). **Revista Argentina de Agronomia** 22:134-136.
- Pearson, A. K.; Pearson, O. P. & Gomez, I. A. 1994. Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae: Bambusoideae) in southern Argentina. **Vegetatio** 111:93-126.
- Pereira, C. 1941. Sobre as "ratadas" no sul do Brasil e o ciclo vegetativo das taquaras. **Arquivos do Instituto Biológico de São Paulo** 175-196.
- PNF. 2005. Relatório da avaliação e perspectivas do uso sustentável do bambu no Brasil. **Relatório PNF-01/2005** 17p.
- Price, E. A.C. & Marshall, C. 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity: An introduction to the proceedings. **Plant Ecology** 141:3-7.
- Putz, F. T. 2007. Vine Ecology. Disponível em: www.ecology.info/vines.htm. Acesso em 15/05/2007.
- RADAM BRASIL. 1982. **Projeto Radam Brasil, Boletim Técnico – Série Vegetação Salvador** n.1.
- Ramanayake, S.M.S.D. & Yakandawala, K. 1998. Incidence of Flowering, Death and Phenology of Development in the Giant Bamboo (*Dendrocalamus giganteus* Wall. ex Munro). **Annals of Botany** 82:779-785.
- Ramanayake, S.M.S.D & Weerawardene, T.E. 2003. Flowering in a bamboo, *Melocanna baccifera* (Bambusoideae: Poaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** 143:287-291.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. 2001. **Biologia Vegetal**. 6ª ed. Edotira Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, RJ. 906p.
- Riaño, N. M.; Londoño, X.; López, Y. & Gómez, J. H.. 2002. Plant growth and biomass distribution on *Guadua angustifolia* Kunth in relation to ageing in the Valle del Cauca - Colombia. **Bamboo Science and Culture** 16:43-51.

- Rizzini, C. T. 1954. **Flora Organensis**. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 13:117-243.
- Rizzini, C. T. 1997. **Tratado de Fitogeografia do Brasil - Aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2º ed.. Âmbito Cultural Edições Ltda., Rio de Janeiro.
- Rocha, C. F. D.; Bergallo, H. G.; Alves, M. A. S.; Van Sluys, M. 2003. A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do estado do Rio de Janeiro e nas restingas de Mata Atlântica. 1º ed. RiMa Editora, São Carlos. 160p.
- Rother. D. C. 2006. **Chuva de sementes e estabelecimento de plântulas em ambientes com bambus na Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista (UNESP), SP. Disponível em: <http://www.lerf.esalq.usp.br/divulgacao/dissertacoes/rother2006.pdf>
- Saitoh, T.; Seiwa, T. & Nishiwaki, A. 2002. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. **Journal of Ecology** 90:78-85.
- Shanmughavel, P & K. Francis, K. 2001. **Physiology of bamboo**. Scientific Publishers (India), Jodhpur.
- Silva Matos, D. M.; Terra, G.; Pardo, C. R. L.; Neri, A. C. A.; Figueiredo, F. O. G.; De Paula, C. H. R.; Baldoni, R. N. & Bocchini, I. G. Análise florística do componente arbóreo de florestas na região da Serra dos Órgãos, Teresópolis, Rio de Janeiro. In: Serra dos Órgãos: Ciência e Conservação. Edições IBAMA. No prelo.
- Silveira, M. 1999. Ecological aspects of bamboo-dominated forest in southwestern amazonia: an ethnosciences perspective. **Ecotropica** 5:213-216.
- Silveira, M. 2005 **A floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônia: padrões e processos em múltiplas escalas**. Rio Branco: EDIUFAC.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. **Biological Journal of the Linnean Society** 14 :235-250.
- Simmonds, N.W. 1980. Monocarpy, calendars and flowering cycles in angiosperms. **Kew Bulletin** 35:235-245.
- Smith, M. 2000. Efeito de perturbações sobre a abundância, biomassa e arquitetura de *Guadua weberbaueri* Pilg. (Poaceae – Bambusoideae) em uma floresta dominada por bambu no Sudoeste da Amazônia. Dissertação de mestrado. INPA.
- Soderstrom, T. R & Calderón, C.E. 1974. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. **Biotropica** 6:141-153.
- Soderstrom, T. R & Calderón, C.E.. 1979 a. A commentary on the Bamboos (Poaceae: Bambusoideae). **Biotropica** 11:161-172.

- Soderstrom, T. R & Calderón, C.E. 1979 b. Ecology and phytosociology of bamboo vegetation. In: Numata, M. **Ecology of Grasslands and Bamboolands in the World**. VEB Gustav Fischer Verlag, Chiba, Japan pp225-236.
- Stamm, J.; López, C. E. & Cano, M. C.. 2004. Expansión Holocénica de la *Guadua* en el Cauca Medio: Cambios Climáticos, Eventos Volcánicos e Impactos Culturales. **Simpósio Internacional GUADUA**. Pereira – Colômbia (CD rom).
- Stapleton, C. 1998. Form and function in the Bamboo rhizome. **Journal of The American Bamboo Society** 12:21-29.
- Steeves, T. A. & Sussex, I. M. 1994. **Patterns in plant development.**, 2° ed. Cambridge University Press.
- Stern, M. J.; Goodell, K. & Kennard, D.K.. 1999. Local distribution of *Chusquea tomentosa* (Poaceae: Bambusoideae) before and after a flowerin event. **Biotropica** 31: 365-368.
- Suyama, Y.; Obayashi, K & Hayashi, I. 2000. Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. **Molecular Ecology** 9:901-906.
- Tabanez, A. A. J. & Viana, V. M. 2000. Patch Structure within Brazilian Atlantic Forest Fragments and Implications for Conservation. **Biotropica** 32:925-933.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1999. Clareiras naturais e a riqueza de espécies pioneiras em uma floresta atlântica montana. **Revista Brasileira de Biologia** 59(2): 251-261.
- Taylor, A. H. & Qin, Z. 1987. Culm dynamics and dry matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe Giant Panda Reserves, Sichuan, China. **Journal of Applied Ecology** 24:419-433.
- Taylor, A. H. & Qin, Z. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. **Journal of Ecology** 76:1204-1218.
- Ter Steeg, H; Pitman, C. A.; Philips, O. L.; Chave, J.; Sabatier, D.; Duque, A.; Molino, J.; Prévost, M.; Spichiger, R.; Castellanos, H.; Hildebrand, P.V.; Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. **Nature**, 443:28 444-447.
- Terra, G. As dimensões ecológicas da hantavirose no estado de Santa Catarina. Relatório técnico-científico **EPAGRI**, Santa Catarina. 80p.
- Torezan, J. M. & Silveira, M. 2000. The biomass of bamboo (*Guadua weberbaueri* Pilger) in open forest of the Southwestern Amazon. **Ecotropica** 6:71-76.
- Triplett, J. & Clark, L. G. 2003. Ambiguity and an American Bamboo: The *Chusquea culeou* species complex. **Bamboo Science and Culture** 17:21-27.

- Van Groenendael, J.M.; Klimes, L.; Klimesová, J. & H.R.J.J. 1996. Comparative ecology of clonal plants. **Philosophical Transactions: Biological Sciences** 351:1331-1339.
- Veblen, T. T. 1982. Growth patterns of *Chusquea* bamboos I the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. **Bulltin of the Torrey Botanical Club** 109(4): 474-487.
- Veloso, H. P. 1945. **As comunidades e as estações botânicas de Teresópolis, estado do Rio de Janeiro**. Boletim do Museu Nacional 1-83.
- Wang, W.; Franklin, S. B. & Cirtain, M.C.. 2006. Seed germination and seedling growth in the arrow bamboo *Fargesia qinlingensis*. **Ecological Research** DOI 10.1007/s11284-006-0027-7.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** 70(3): 536-538.
- Whitmore, T. C. 1996. **An introduction to tropical rain forests**. Oxford: Clarendon Press. 226 p.
- Widmer, Y. 1994. Distribution and flowering of six *Chusquea* bamboos in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. **Brenesia** 41-42:45-57.
- Widmer, Y. 1997. Life History of some *Chusquea* species in old-growth oak forest in Costa Rica. In: Chapman, G. P. (ed.) **The Bamboos**. Linnean Society of London p.17-33
- Widmer, Y. 1998. Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in Old-Growth Oak Forests in Costa Rica. **Biotropica** 30:400-415.
- Wilson, J.B. 1997. An evolutionary perspective on the "death hormone" hypothesis in plants. **Physiologia Plantarum** 99:511-516.
- Wong, K. M. 1991. The growth architecture and ecology of some tropical bamboos. **Journal of The American Bamboo Society** 8:43-59.
- Young, S. M. 1981. Observations on the morphological variations and distributions of *Bambusa guadua* Humb. et Bonpl. in Equador. **Bamboo Science and Culture** 2:41-50.
- Young, T. P. & Augspurger, C. K. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. **Trends in Ecology and Evolution** 6:285-289.
- Ye, X; Yu, F. & Doug, M. 2005. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. **Annals of Botany** doi: 10.1093/aob/mcl.
- Yue, Chun-Lei; Wang, Kui-Hong & Zhu, Yin-Mei. 2005. Morphological plasticity of clonal plant *Phyllostachys praecox* f. *prevernalis* (Poaceae) in response to nitrogen availability. **Ann. Bot. Fennici** 42:123-1

ANEXO : Registros de coletas de *Guadua tagoara*.

Estado	Município	Coordenadas Geográficas		Altitude (m)	Fenofase	Ano de coleta	Coletor	Fonte
x	x	x	x	x	n.i.	x	Sellow s.n.	CNWG
x	x	x	x	x	Reprodutivo	1827	Riedel 520	CNWG
BA	Jequié	x	x	175	Estéril	1976	Calderon 2439	CNWG
BA	Gandu	13.44S	039.29W	x	Reprodutivo	1972	Calderon 2228	CNWG
MG	x	19.44S	042.36W	400	Estéril	1975	Heringer 15024	CNWG
MG	x	21.42S	043.52W	1220	Estéril	1991	Clark 784	CNWG
PR	Capão Bonito	x	x	790	Reprodutivo	1915	Dusen 16878	CNWG
PR	x	x	x	x	Reprodutivo	1974	Hatschbach 33640	CNWG
RJ	Petrópolis	x	x	950	Reprodutivo	1976	Davidse 11420	CNWG
RJ	Itatiaia	22.26S	044.37W	1000	Estéril	1990	Clark 670	CNWG
RJ	Teresópolis	22.27S	042.58W	1150	Estéril	1990	Clark 685	CNWG
SC	x	x	x	x	n.i.	1888	Ule 878	CNWG
SP	x	24.15S	46.56W	560	Estéril	1987	Gentry 58817	CNWG
SP	x	24.04.05S	047.59.00W	800	Estéril	1990	Clark 648	CNWG
SP	x	23.36S	045.58W	800	Estéril	1991	Clark 815	CNWG
SP	São José do Barreiro	22.38S	044.38W	740	Estéril	1990	Clark 624	CNWG
SP	x	22.35S	045.04W	570	Estéril	1991	Clark 749	CNWG
RJ	Rio de Janeiro	x	x	800	Estéril	1964	Lems s.n.	NYBG
RJ	Itatiaia	x	x	x	Reprodutivo	1943	McClure 21285	CNWG
SC	São Bento do Sul	26 21S	49 20W	590	Reprodutivo	1991	Clark 857	NYBG

SC	Aiuere	x	x	710	Estéril	1992	Londoño 1705	NYBG
SC	Lauro Müller	x	x	350	Reprodutivo	1958	Reitz & Klein 6732	Londoño & Clark 2002
RJ	Teresópolis	x	x	400	Reprodutivo	1958	Reitz 7058	Londoño & Clark 2002
SC	Blumenau	x	x	300	Reprodutivo	1954	Reitz 2283	NYBG
MG	Fama	x	x	x	Reprodutivo	1969	Armanto s.n	NYBG
ES	Domingos Martins	20°21'S	40°33'W	530	Estéril	1990	Clark & Moul s.n.	RB
RJ	Rio de Janeiro	x	x	575	Estéril	1972	Soderstron <i>et al.</i> s.n.	RB
RJ	Teresópolis	22°27'05''S	42°59'17''	1195	Reprodutivo	2004	Sattler, D. 129	RB
RJ	Nova Friburgo	x	x	1000	Reprodutivo	1989	Lima <i>et al.</i> s.n.	RB
RJ	Vassouras	x	x	400	Reprodutivo	1976	Sucre 11192	Londoño & Clark 2002
SP	São Miguel Arcanjo	24°04'S.	47°50'W	800	Estéril	1990	Clark & Wingsch s.n.	RB
RJ	Petrópolis	x	x	x	Estéril	1972	Soderstron & Sucre 1985	RB
RJ	Paraty	x	x	x	Estéril	1991	Sarayba s.n.	RB
RJ	Nova Friburgo	x	x	960	Estéril	1992	Londõno & Sarayba s.n.	RB
RJ	Nova Friburgo	x	x	1100	Estéril	1992	Londõno & Sarayba s.n.	RB
RJ	Itatiaia	x	x	1110	Estéril	1992	Londõno & Sarayba s.n	RB
RJ	Teresópolis	x	x	1170	Estéril	1992	Londõno & Sarayba s.n	RB
ES	Viana	x	x	x	Reprodutivo	1987	Gomez 84	Londoño & Clark 2002
PR	Campina Grande do Sul	x	x	x	Reprodutivo	1972	Hatschbach 31014	Londoño & Clark 2002
RJ	Nova Friburgo	x	x	980	Reprodutivo	1972	Soderstron & Sucre 1978	Londoño & Clark 2002
RJ	Itatiaia	x	x	1150	Reprodutivo	1985	Zuloaga <i>et al.</i> 2344	Londoño & Clark 2002
RJ	Teresópolis	x	x	1000	Reprodutivo	1940	Brade 16566	Londoño & Clark 2002
RJ	Teresópolis	x	x	x	Reprodutivo	1968	Braga 28	Londoño & Clark 2002
RJ	Bom Jesus do Itabapoana	x	x	x	Reprodutivo	1982	Carauta <i>et al.</i> 4293	Londoño & Clark 2002
SC	Florianópolis	x	x	200	Reprodutivo	1965	Klein & Bresolin 6119	Londoño & Clark 2002
SC	Lauro Müller	x	x	350	Reprodutivo	1958	R. Reitz & Klein 7036	Londoño & Clark 2002

SC	Ilhota	x	x	300	Reprodutivo	1968	Reitz 6890	Londoño & Clark 2002
SP	x	x	x	x	Reprodutivo	1901	Hammar 6116	Londoño & Clark 2002
SP	x	x	x	x	Reprodutivo	1948	Kunthman s.n.	Londoño & Clark 2002
SP	Taubaté	x	x	x	Reprodutivo	1962	Medina 5	Londoño & Clark 2002
SP	x	x	x	x	Reprodutivo	1948	Pickel 589	Londoño & Clark 2002
SP	Igaratá	x	x	x	Reprodutivo	1952	Kuhlman & Gonzalves 3147	Londoño & Clark 2002
SP	x	x	x	x	Reprodutivo	1950	Kuhlman 2549	Londoño & Clark 2002
SP	Salesópolis	x	x	x	Reprodutivo	1949	Kuhlman 3146	Londoño & Clark 2002
RJ	Rio de Janeiro	x	x	x	Reprodutivo	1895	Ule 4113	Londoño & Clark 2002
RJ	Piraí	x	x	470	Reprodutivo	2006	Terra 350	Ainda não tombado
RJ	Parati	x	x	50	Reprodutivo	2001	Celina Lerena s.n.	Com. pessoal
SP	Cajati	x	x	x	Reprodutivo	2006	Marcello Guerreiro s.n.	Com. pessoal