

CAPÍTULO 3

Ecología y diversidad de lianas en la Selva Pedemontana de las Yungas australes

AGUSTINA MALIZIA

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas,
Instituto de Ecología Regional,
Universidad Nacional de Tucumán.
Tucumán, Argentina.
CONICET.

agustinamalizia@yahoo.com

HUGO R. AYARDE

Fundación Miguel Lillo.
Tucumán, Argentina.

YAMILA SASAL

Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche,
Universidad Nacional del Comahue.
Río Negro, Argentina.
CONICET.

Resumen. La Selva Pedemontana presenta la mayor diversidad de lianas de las Yungas australes. A escala regional, existe más información para el sector argentino que para el boliviano. En el noroeste de Argentina, se registraron 89 especies, 51 géneros y 22 familias, siendo sapindáceas, bignoniáceas, malpigiáceas y fabáceas las que presentaron el mayor número de especies. En el gradiente altitudinal, el 71% de las especies estuvieron muy bien representadas en esta franja, y las restantes ingresaron desde las áreas chaqueñas (16%) y montanas (13%), y el 25% de las especies exclusivas son de esta selva. En el gradiente latitudinal, el 95% de las especies ocurrieron en el sector norte (Jujuy y norte de Salta), con más del 50% de especies exclusivas, mientras que un 40% se encontraron en el sector sur (sur de Salta y Tucumán), con el 5% exclusivo. El mecanismo de trepado más común fue el prensil (45%) seguido por las espiras (30%) y ramas apoyantes (25%). La floración ocurrió durante los meses de mayores precipitaciones (diciembre a febrero). Las especies con frutos carnosos fueron dispersadas a finales de la época lluviosa (marzo–abril) y las especies con frutos secos fueron dispersadas durante la época seca (junio–julio). A escala de paisaje, las lianas fueron más abundantes en bosques con árboles grandes (>50 cm diámetro a la altura del pecho) y dosel bajo. Estas características implicarían condiciones favorables para el establecimiento y proliferación de lianas, incluyendo la ausencia de fuegos severos y la presencia de microambientes iluminados dentro del bosque. A escala liana–árbol huésped (local), las características arbóreas (e. g., tamaño, fenología) tuvieron un rol menor sobre la abundancia de lianas. No obstante, las lianas estuvieron fuertemente agregadas sobre los árboles huéspedes sugiriendo un proceso de facilitación entre ellas.

Abstract. *Liana ecology and diversity in premontane forests of the austral Yungas.*

Within the southern Yungas, the premontane forest has the highest liana diversity. At a regional scale, more studies have been carried out in the Argentinean than in the Bolivian region. In north–western Argentina, 89% liana species belonging to 51 genera and 22 families were recorded, being Sapindaceae, Bignoniaceae, Malpigiaceae and Fabaceae the most specious ones. At the altitudinal gradient, 71% of the species were characteristic within this premontane belt, and the rest entered from the semi–arid (16%) and montane (13%) nearby forests, while 25% of the species were exclusive of this premontane forest. At the latitudinal gradient, 95% of the species occurred within the north area (Jujuy and north of Salta) with more than 50% of the species being exclusive, while 40% occurred in the south area (south of Salta and Tucumán), with only 5% of the species exclusive. The most common climbing strategy was tendrils (45%) followed by twinning (30%) and scrambling (25%). Liana species flowered during the rainy season (December to February). Species with fleshy fruits were dispersed at the end of the rainy season (March–April) while species with dry fruits were dispersed during the dry season (June–July). At a landscape scale, lianas were more abundant in forest remnants with larger trees (>50 cm diameter at breast height) and lower canopies. These characteristics may imply favourable conditions for liana establishment and proliferation including the no occurrence of severe disturbances such as fires and well–lit microenvironments within the forest. At a local scale (liana–host tree), the tree characteristics studied (size, phenology) tended to play a minor role on liana abundance. However, lianas were strongly aggregated over trees suggesting a facilitation process among them.

INTRODUCCIÓN

Las lianas son plantas «trepadoras leñosas» típicas de ecosistemas boscosos tropicales y subtropicales (Putz 1984a, Gentry 1991, Bongers *et al.* 2002, Ayarde 2005, Campanello *et al.* 2007, Malizia 2007). En general crecen, florecen y fructifican significativamente en condiciones bien iluminadas del bosque (Gentry 1991, Putz 2005, pero ver Gilbert *et al.* 2006) y se desarrollan conspicuamente a nivel del dosel (Gentry 1991) y asociadas a disturbios naturales (e. g., claros generados por caída de árboles) (Schnitzer y Carson 2001) y antrópicos (e. g., explotación forestal) (Putz 1991, Fredericksen y Mostacedo 2000, Babaasa *et al.* 2004, Schnitzer *et al.* 2004). Presentan estructuras de soporte poco desarrolladas por lo que utilizan otras plantas, generalmente árboles u otras lianas, para apoyarse y trepar (Gentry 1991, Bongers *et al.* 2002). Contribuyen a la riqueza florística y estructura de los bosques, y cumplen un rol importante en la dinámica y funcionamiento de estos ecosistemas. Por ejemplo, en bosques tropicales, constituyen entre el 25 y el 30% de las especies leñosas y entre el 10 y el 20% de los tallos (Gentry y Dodson 1987, Hegarty y Caballé 1991, Senbeta *et al.* 2005). Además, interfieren con la regeneración arbórea dentro de claros generados por caída de árboles (Schnitzer *et al.* 2000, Schnitzer y Carson 2001) y afectan la demografía (crecimiento y mortalidad) y eco-fisiología de sus árboles huéspedes (Putz 1984a, Stevens 1987, Meinzer *et al.* 1999, Pérez-Salicrup y Barker 2000, Laurence *et al.* 2001, Campanello *et al.* 2007). También, contribuyen en gran proporción a la transpiración del bosque y reducen la captación total de carbono del bosque al interferir con la captación de carbono de sus árboles huéspedes (Phillips *et al.* 2002, Schnitzer y Bongers 2002).

El hábito trepador está presente en diferentes taxa del reino vegetal pero está más desarrollado en las plantas con flores (Putz 2005). Alrededor de la mitad de las familias de plantas vasculares cuentan con representantes trepadores e incluso algunas de ellas poseen casi exclusivamente este hábito (Putz 1984a). En algunas especies, el hábito trepador es facultativo y podría depender de las condiciones de luminosidad del micrositio donde se desarrollan (Meyer 1963, Putz 2005). Las lianas utilizan numerosos mecanismos para trepar, desde leves modificaciones morfológicas hasta órganos sumamente especializados (Darwin 1867, Meyer 1963, Putz 1984a, Putz y Chai 1987, Young 1993, Parthasarathy *et al.* 2004, Ayarde 2005). Según su mecanismo de trepado pueden clasificarse en: a) trepadoras con aparatos prensiles: aquellas cuya hoja o estípula modificada en zarcillos o uncínulos se enrosca en soportes pequeños (generalmente <5 cm de diámetro); b) trepadoras con espiras: aquellas cuyo tallo principal o ramas laterales se enroscan en soportes medianos (entre 15 y 20 cm de diámetro); c) apoyantes: aquellas que se recuestan en los so-

portes sin adherirse, muchas veces con la ayuda de ganchos o espinas que evitan el deslizamiento (en general, necesitan gran densidad de soportes pequeños); y d) trepadoras con raíces adventicias: aquellas que se adhieren a los soportes con secreciones glandulares o crecen dentro de grietas de la corteza (trepan soportes de cualquier tamaño) (Putz 1984a, Putz y Chai 1987, Hegarty 1991, Nabe-Nielsen 2001). Algunas especies de lianas combinan mecanismos de trepado y es difícil incluirlas dentro de una sola categoría, siendo los más comunes las espiras (tallos volubles) y los aparatos prensiles (zarcillos y uncínulos) (Hegarty 1991).

LIANAS EN LAS YUNGAS AUSTRALES

Las lianas son un componente importante de las selvas de montaña que forman las Yungas australes. De aquí en adelante, el término «liana» hace referencia a toda planta leñosa terrestre que necesita de un soporte para su crecimiento y normal desarrollo, independientemente del mecanismo utilizado para trepar. Incluye lianas o bejucos y arbustos marcadamente apoyantes. Aún cuando su conocimiento a nivel regional es incompleto, varios estudios han revelado su importancia en la contribución a la riqueza florística (Meyer 1963, Giusti *et al.* 1995, Killeen *et al.* 1998, Ayarde *et al.* 1999, Ayarde 2005), a la estructura (Killeen *et al.* 1998) y ecología de estos bosques (Malizia 2003, Malizia 2007). En general, existe más información para el sector argentino que para el boliviano. En el noroeste argentino, Ayarde (2005) reconoció alrededor de un centenar (106) de especies leñosas de hábito trepador, de las cuales más del 80% se concentraron en la franja pedemontana mientras que una escasa proporción (12%) alcanzó el nivel altomontano, es decir el Bosque Montano y el ecotono con el arbustal que se desarrolla por encima de éste. En el gradiente latitudinal, el número de especies aumentó fuertemente de sur (45%) a norte (90%) (Ayarde 2005). Si bien no existen estudios para el sector boliviano, podría esperarse una tendencia similar.

Diversidad florística y funcional de lianas en la Selva Pedemontana

Riqueza específica

A partir de una minuciosa revisión de material depositado en el herbario de la Fundación Miguel Lillo, para el sector argentino se registraron 89 especies repartidas en 51 géneros y 22 familias (Apéndice 1) de acuerdo con la nomenclatura botánica de Zuloaga y Morrone (1999). En general, se encontró que una alta proporción de los individuos presentes en los registros pertenecían a pocas familias, siendo

sapindáceas, bignoniáceas, malpigiáceas y fabáceas las que aportaron la mayoría de las especies (Apéndice 1). Para el sector boliviano no se cuenta con información precisa, salvo para una porción del bosque semi-decíduo del oriente boliviano en el extremo norte (Bosque Chiquitano en Santa Cruz), florísticamente afín a la Selva Pedemontana pero claramente separada de ésta, donde se registraron 85 especies de lianas (Killeen *et al.* 1998).

Conexiones altitudinales y latitudinales

La Selva Pedemontana conforma una estrecha cuña entre dos ambientes disímiles: las selvas y bosques montanos de características húmedas al oeste y los bosques chaqueños de condiciones marcadamente xéricas hacia el este. A partir de la revisión de material de herbario, gran proporción (71%) de las especies de lianas presentes en la Selva Pedemontana fueron propias de este ambiente, es decir, que se encontraron muy bien representadas en esta selva, mientras que las restantes ingresaron desde las áreas chaqueñas y montanas (16% y 13%, respectivamente). Del total, una cuarta parte (25%) de las especies fueron exclusivas de esta franja pedemontana de acuerdo con la idea de que la Selva Pedemontana constituye una unidad con rasgos característicos (Prado y Gibbs 1993, Prado 1995).

En el gradiente latitudinal, en territorio argentino, la riqueza de especies fue mucho mayor en el sector norte (Jujuy y norte de Salta) que en el sur (sur de Salta y Tucumán). Del total de especies (89), el 95% estuvieron presentes en el sector norte, con más de la mitad de especies exclusivas para dicho sector, mientras que alrededor del 40% se encontraron en el sector sur, con apenas el 5% exclusivo. La reconocida conexión florística entre el noroeste y el noreste de Argentina (Brown *et al.* 1993, Ayarde 2005) también se verificó para las lianas. Un 63% de las especies presentes en la Selva Pedemontana se encontraron en la región noreste de Argentina, en el área que corresponde a la Selva Paranaense (H. R. Ayarde datos no publicados). A nivel de lianas, la Selva Pedemontana también mostró similitudes con otras áreas boscosas de regiones limítrofes. Por ejemplo, compartió alrededor del 20% de las especies y del 50% de los géneros con el Bosque Chiquitano (Killeen *et al.* 1998) y con bosques semi-decíduos de Brasil meridional (Hora y Soares 2002, Udulush *et al.* 2004), de condiciones climáticas similares a las del noroeste argentino. Sin embargo, en la Selva Pedemontana de Argentina, en relación a sus similares de Bolivia (Killeen *et al.* 1998) y de Brasil (Udulusch *et al.* 2004), hubo una baja proporción de lianas respecto del total de trepadoras (incluyendo herbáceas y leñosas). En general, en esos bosques las lianas constituyen las dos terceras partes (75%) de las trepadoras, mientras que en la Selva Pedemontana argentina llegaron sólo al 40%.

Mecanismos de trepado y fenología reproductiva

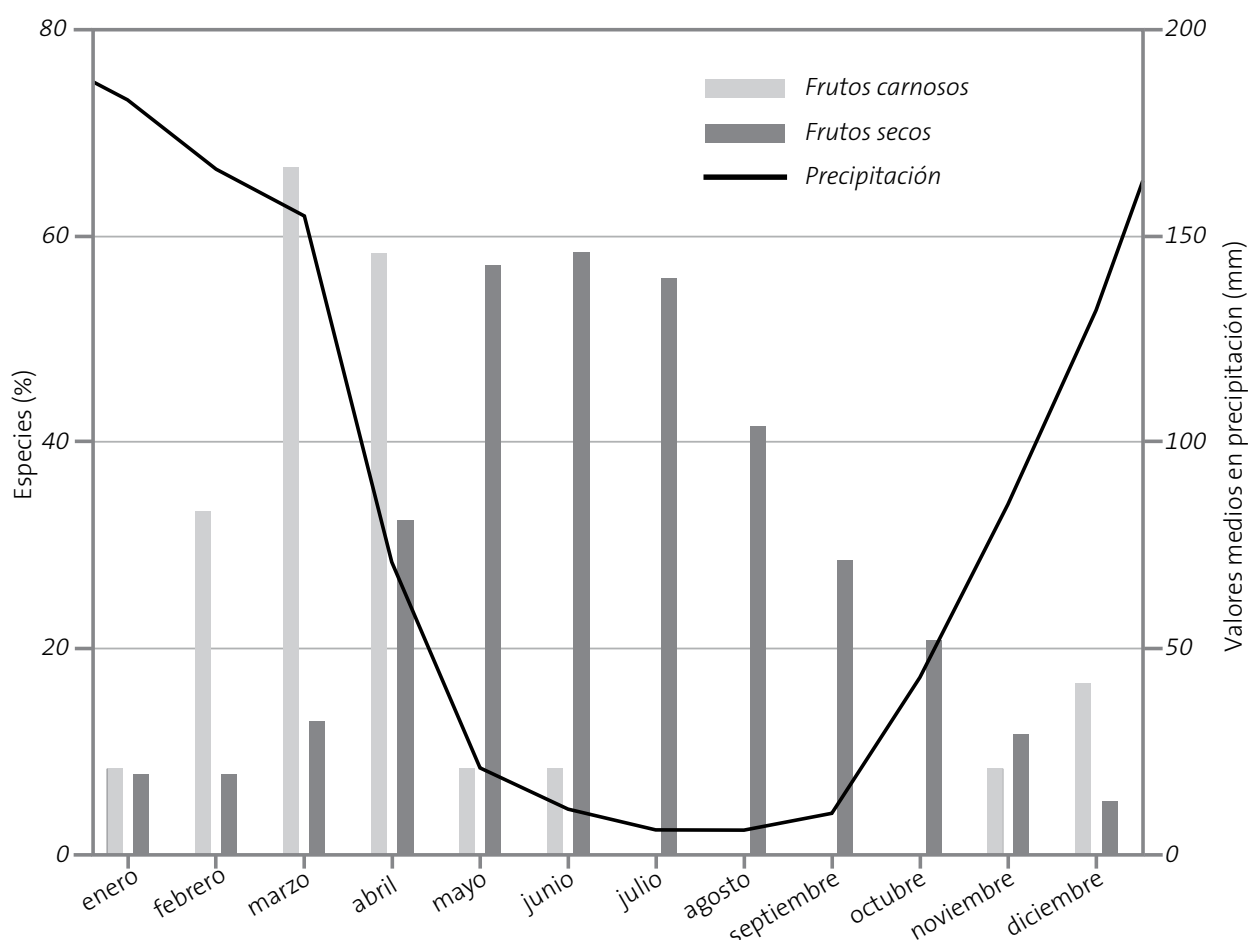
Si consideramos la forma de ascender hacia el dosel, las lianas registradas en la Selva Pedemontana presentaron siete mecanismos de trepado, aunque en términos de funcionalidad éstos fueron sólo tres: aparatos prensiles (45%), que incluye zarcillos caulinareos (29%), zarcillos foliares (11%) y uncínulos (5%); espiras (30%) que incluye tallos y pecíolos volubles (27% y 3%, respectivamente); y una estrategia de ascenso pasiva. Esta última consiste básicamente en el apoyo de las lianas sobre un soporte gracias a apéndices, a la arquitectura particular de las ramas, y a la flexibilidad de los tallos. Esta estrategia de ascenso pasiva constituyó el 25%, incluyendo ramas divaricadas (16%) y púas o espinas (9%). Udulusch *et al.* (2004) reportaron mecanismos y proporciones semejantes a los encontrados en el noroeste argentino para trepadoras de los bosques semi-decíduos del sureste de Brasil. Esto podría indicar cierta consistencia para los bosques estacionales de áreas bajas del subtrópico, sugiriendo que las lianas responderían a la estructura de la vegetación. Esta proporción es muy diferente a la registrada en bosques de otras regiones del mundo, incluyendo sitios en Asia (Putz y Chai 1987), India (Parthasarathy *et al.* 2004) y África (Senbeta *et al.* 2005) donde existe un claro predominio (superior al 50%) del hábito voluble.

Según observaciones fenológicas realizadas a campo por los autores en el sector jujeño y en el sector tucumano, y de acuerdo al promedio de datos mensuales de precipitaciones de 23 estaciones de registro distribuidas a lo largo del sector argentino provenientes de Bianchi y Yañez (1992), la floración de la mayoría de las especies de lianas de la Selva Pedemontana (más del 60%) ocurrió en los meses de mayores precipitaciones (diciembre, enero y febrero), mientras que en una gran proporción (del 40 al 50%) de sus diásporas fueron dispersadas en la época seca (junio y julio). Este comportamiento fenológico se encuentra fuertemente sesgado por las especies de fruto seco. En efecto, los eventos de dispersión entre especies de frutos secos y de frutos carnosos presentaron una clara separación durante el año (Figura 1). Las especies con frutos carnosos dispersaron sus semillas a finales de la época lluviosa, mientras que las especies con frutos secos las dispersaron en la época seca. La maduración de los frutos carnosos en la época lluviosa estaría relacionada con las mejores condiciones que se dan en esa época para su desarrollo y maduración, así como la vulnerabilidad que tendrían (a la desecación) si maduraran en la época seca (Morellato y Leitao Filho 1996). La maduración de los frutos secos en la época sin lluvias sería considerada como una estrategia para aprovechar la época de mayores vientos lo cual facilita su dispersión (Morellato y Leitao Filho 1996), y la de menor cantidad de follaje en el bosque, lo que origina claros funcionales que aumentarían la probabilidad de establecimiento de los propágulos (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991).

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LIANAS EN LA SELVA PEDEMONTANA DE LA ALTA CUENCA DEL RÍO BERMEJO: UN ESTUDIO DE CASO

A escala de paisaje, las lianas varían con las características estructurales de los bosques. Por ejemplo, las lianas son más abundantes en bosques sucesionales jóvenes (Vidal *et al.* 1997, Dewalt *et al.* 2000) y en sectores de bosque con mayor densidad de árboles (<10 cm diámetro a la altura del pecho) (Nabe-Nielsen 2001) probablemente por la mayor disponibilidad de soportes pequeños que éstos representan. Además, tienden a aumentar con la presencia de disturbios naturales como la caída de árboles, los cuales implicarían no sólo mayor disponibilidad de soportes sino también de otros recursos (e. g., luz) óptimos para su establecimiento y proliferación (Schnitzer y Carson 2001, Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002). Algunos disturbios antrópicos, como la explotación forestal, también pueden favorecer la abundancia de lianas al incrementar la disponibilidad de luz y de soportes (Putz 1991, Fredericksen y Mostacedo 2000, Babaza *et al.* 2004, Schnitzer *et al.* 2004), mientras que otros disturbios como los incendios severos po-

Figura 1. Fenología reproductiva de las especies de lianas de la Selva Pedemontana del sector argentino distribuida por meses.



drían afectarlas negativamente al reducir sus oportunidades de establecimiento (Kennard *et al.* 2002, Silva–Monteiro *et al.* 2004). En general, es difícil relacionar la distribución y abundancia de lianas a un solo factor, ya sea natural o antrópico, dado que muchos de éstos no son independientes entre sí (Gentry 1991, Hegarty y Caballé 1991, Rice *et al.* 2004).

A escala local (e. g., liana–árbol huésped), algunas especies de árboles son más susceptibles a la colonización por lianas (Putz 1984a, Clark y Clark 1990, Schnitzer *et al.* 2000). Las características de los árboles podrían representar una variedad de nichos para las especies de lianas dando lugar a asociaciones entre lianas y árboles, ya sea a nivel de especies o de grupos funcionales de árboles. Por ejemplo, las lianas tienden a aumentar con el diámetro (Clark y Clark 1990, Chittibabu y Parthasarathy 2001, Nabe–Nielsen 2001, Malizia 2003) y con la altura del árbol (Muthuramkumar y Parthasarathy 2001, Malizia 2003 pero ver Balfour y Bond 1993, Campbell y Newbery 1993). Otras características arbóreas relacionadas con el follaje, como su fenología foliar o la longitud de las hojas podrían reducir la abundancia de lianas al crear microambientes menos iluminados sobre sus copas y troncos (Putz 1984b, Malizia 2003). Alternativamente, varios estudios no han encontrado asociaciones claras entre árboles y lianas (Campbell y Newbery 1993, Carse *et al.* 2000, Pérez–Salicrup *et al.* 2001, Malizia y Grau 2006). Esta falta de asociación puede deberse a que las lianas que cuelgan de un árbol en particular (e. g., un árbol grande del dosel) pueden haber alcanzado la copa trepando soportes pequeños sucesivos (Putz 2005), o porque los árboles no difieren en su capacidad de actuar como estructuras de soporte. Como resultado, los árboles podrían hospedar las lianas que estén presentes en sus alrededores debido a otros factores como dispersión, crecimiento clonal, disturbios locales o condiciones microambientales, factores que pueden tener una mayor influencia en el establecimiento de lianas y su proliferación (Nabe–Nielsen 2001, Pérez–Salicrup *et al.* 2001, Malizia y Grau 2006). Además, una gran abundancia de lianas sobre un árbol huésped determinado podría implicar un proceso de facilitación entre lianas, es decir, una vez que un tallo de liana coloniza un árbol otros tallos podrían utilizarlo, a su vez, como soporte para trepar. Este proceso de facilitación, que da como resultado un patrón donde muchos árboles no cargan lianas y muchos otros hospedan varios tallos, ha sido registrado en varios bosques tropicales y subtropicales (Putz 1984a, Campbell y Newbery 1993, Laurance *et al.* 2001, Nabe–Nielsen 2001, Ibarra–Manríquez y Martínez–Ramos 2002, Campanello *et al.* 2007).

La Selva Pedemontana de Argentina ha sido severamente transformada por explotaciones forestales, las cuales han generado un mosaico de bosques remanentes con diferentes características estructurales. Aquí describimos la distribución y

abundancia de lianas entre remanentes de bosques con diferentes características estructurales (área basal, número de árboles en pie, altura promedio del dosel, número de árboles caídos y tocones), y analizamos las asociaciones entre la abundancia de lianas y sus árboles huéspedes considerando la identidad de las especies arbóreas y sus características morfológicas (diámetro, altura) y funcionales (fenología foliar).

MÉTODOS

Área de estudio

Realizamos este estudio en remanentes de bosques de la Selva Pedemontana en la Alta Cuenca del Río Bermejo (ACRB). Este franja abarca desde los 350 a los 500–600 msnm si se consideran paisajes sin pendiente y hasta los 900 m si se incluyen pendientes suaves a moderadas. La precipitación anual varía entre los 600 y los 950 mm, y está distribuida en un régimen monzónico, con veranos lluviosos e inviernos secos (Bianchi y Yañez 1992).

Estos bosques tienen entre 30 y 50 especies de árboles por hectárea, siendo deciduas el 70% (Brown y Malizia 2004). La vegetación arbórea del dosel está dominada por *Anadenanthera colubrina* (Fabaceae), *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae), *Calycophyllum multiflorum* (Rubiaceae), *Parapiptadenia excelsa* (Fabaceae), *Patagonula americana* (Boraginaceae) y *Phyllostylon rhamnoides* (Ulmaceae), y la vegetación arbórea del sotobosque está dominada por *Ruprechtia apetala* (Polygonaceae) y *Trichilia clausenii* (Meliaceae) (Apéndice 2). Estos bosques han sido severamente transformados por la explotación forestal no planificada y dio como resultado un mosaico de remanentes de bosques simplificados estructuralmente (Brown y Malizia 2004). Estos remanentes difieren en el tiempo e intensidad de las actividades de explotación, desde bosques muy disturbados hasta bosques poco modificados.

Distribución y abundancia de lianas

En noviembre y diciembre de 2002 seleccionamos nueve sitios en la Selva Pedemontana de la ACRB, desde 385 hasta 935 msnm (Figura 2). Escogimos los sitios buscando diferencias visuales en su intensidad de explotación, de acuerdo a su accesibilidad y favoreciendo el distanciamiento entre ellos (Tabla 1). Dentro de cada sitio, trazamos cinco transectas de 100 m x 10 m (0,5 ha en total por sitio),

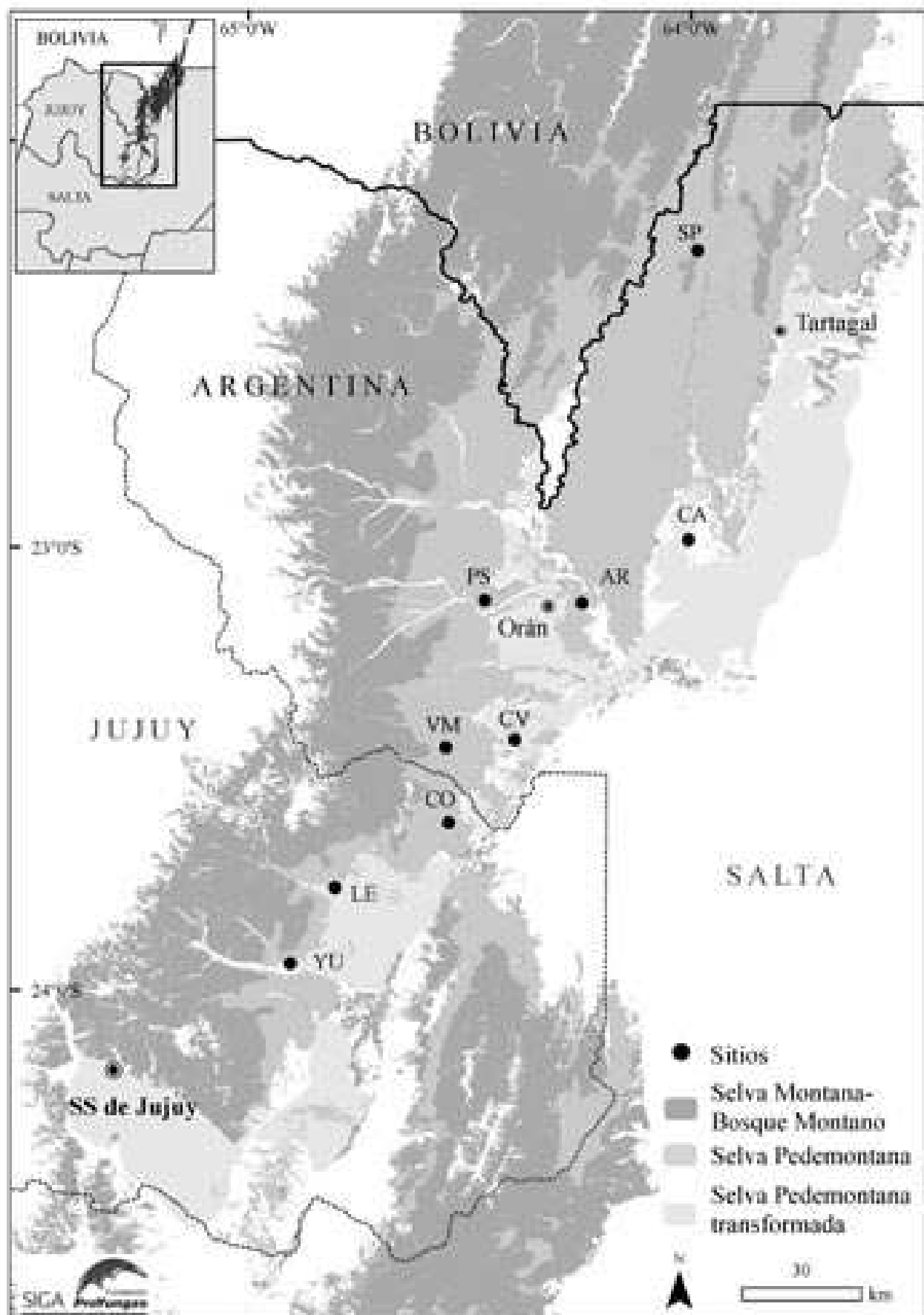
paralelas entre sí y separadas al menos por 50 m. En cada transecta, muestreamos todos los árboles vivos ≥ 10 cm de diámetro a la altura de pecho (DAP). Identificamos cada árbol a nivel de especie, registramos su DAP, estimamos visualmente su altura y medimos todos los tallos de lianas ≥ 1 cm de diámetro a 1,3 m desde el suelo del bosque que estuvieron relacionadas a cada árbol. Para medir la intensidad de los disturbios, en cada transecta contamos el número de árboles caídos (como medida de los disturbios naturales) y de tocones (como medida de la explotación forestal). Para cada transecta estimamos seis variables relacionadas con la abundancia de lianas: área basal total (cm^2), número total de tallos, porcentaje de árboles colonizados (con al menos un tallo de liana), número promedio de tallos por árbol colonizado, número de tallos ≤ 2 cm y número de tallos ≥ 10 cm. Para cada transecta, calculamos siete variables relacionadas con la estructura del bosque: número total de árboles, número de árboles ≤ 20 cm, número de árboles ≥ 50 cm, área basal total (m^2), altura promedio del dosel (m), y número total de árboles caídos y de tocones.

Exploramos si los sitios diferían en su abundancia de lianas realizando un ordenamiento de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, ver Kruskal y Wish 1978), basado en una matriz de distancia de Bray Curtis (Legendre y Legendre 1998) calculada a partir de las seis variables de lianas entre las 45 transectas de los sitios. El índice de Bray Curtis calcula la similitud entre dos transectas comparan-

Tabla 1. Características estructurales y abundancia de lianas de los nueve sitios de la Alta Cuenca del río Bermejo. Abreviaturas: AR Arenales; CA Campichuelo; CO Calilegua Oeste; CV Citrus Ville; LE Ledesma; PS Pozo Shell; SP San Pedro; VM Valle Morado; y YU Yuchán.

Características estructurales	AR	CA	CO	CV	LE	PS	SP	VM	YU
Área basal (m^2)	7	12	10	10	12	11	12	12	12
Número de árboles ≤ 20 cm DAP	79	183	87	83	143	109	116	112	110
Número de árboles ≥ 50 cm DAP	0	1	13	10	9	15	11	11	7
Número total de árboles	139	297	149	150	221	176	191	186	215
Altura promedio del dosel (m)	15	16	14	16	16	14	18	15	15
Número de especies de árboles	22	13	31	17	14	32	29	38	28
Número de árboles caídos	19	8	26	20	10	4	20	23	26
Número de tocones	17	9	4	18	9	7	2	10	17
Abundancia de lianas	AR	CA	CO	CV	LE	PS	SP	VM	YU
Área basal (cm^2)	2.83	3.85	5.95	3.81	9.70	7.79	4.83	8.95	9.51
Porcentaje de árboles colonizados	63	60	92	80	82	88	64	80	80
Nº prom. de tallos por árbol colonizado	4	3	7	5	6	6	4	6	6
Número de tallos ≤ 2 cm	185	215	452	293	319	352	182	273	458
Número de tallos ≥ 10 cm	3	1	1	0	4	3	0	10	10

Figura 2. Distribución de los sitios en la Alta Cuenca del Río Bermejo. Abreviaturas: AR Arenales; CA Campichuelo; CO Calilegua Oeste; CV Citrus Ville; LE Ledesma; PS Pozo Shell; SP San Pedro; VM Valle Morado; y YU Yuchán.



do todas las variables de lianas, cuanto más similares son más cercanas aparecen en el gráfico del ordenamiento (Jongman *et al.* 1995). Para disminuir el grado de variación entre las variables de lianas y mejorar la convergencia del NMDS, transformamos los datos con $\log_{10}(x+1)$ antes de realizar el ordenamiento. Utilizamos una configuración final de dos dimensiones dado que el estrés (un índice que indica el acuerdo entre las distancias en el gráfico del ordenamiento y la distancias en la matriz de Bray Curtis) fue de 6,7, lo que implica una calidad de ajuste muy buena para análisis de datos en ecología de comunidades (generalmente presentan un rango de estrés entre 10 y 20, McCune y Grace 2002). Luego, con los valores de las transectas sobre los dos ejes del NMDS realizamos análisis no paramétricos de Kruskal–Wallis y análisis pareados no paramétricos de Mann–Whitney para explorar si existían diferencias entre los sitios y cuáles sitios producían estas diferencias, respectivamente. Para determinar las variables de lianas que fueron importantes para separar las transectas de los sitios en el ordenamiento calculamos coeficientes no paramétricos de correlación de Kendall entre las variables de lianas y los valores de las transectas sobre los ejes de NMDS. Finalmente, exploramos si las diferencias en la abundancia de lianas entre las transectas de los sitios estuvieron asociadas con sus características estructurales, calculando coeficientes de correlación de Kendall entre las características estructurales y los valores de las transectas sobre los ejes del NMDS.

Asociaciones lianas–árboles huéspedes

Para cada árbol estimamos la carga de lianas de dos maneras, considerando área basal total de lianas (cm^2) y número total de tallos. Basados en Killeen *et al.* (1993), Brown (1995) y la opinión de expertos locales, clasificamos las especies de árboles de acuerdo con su fenología foliar, como deciduos si sus individuos arbóreos no tuvieron hojas por lo menos durante un mes, o perennes si fue de otro modo.

Para evaluar si la frecuencia de individuos arbóreos colonizados por lianas y su abundancia estuvo relacionada con la especie de árbol, consideramos todas las especies con ≥ 10 individuos (28 especies en total) y realizamos una prueba de independencia de χ^2 para evaluar diferencias entre los árboles colonizados observados y esperados dentro de especies, y un análisis de Kruskal–Wallis para evaluar diferencias en la abundancia de lianas entre especies. Realizamos comparaciones múltiples de rangos de medias para todas las especies para identificar grupos de especies. Para testear si la frecuencia de árboles colonizados por lianas y su abundancia se relacionaron con su fenología foliar, realizamos una prueba de independencia de χ^2 para evaluar diferencias entre los árboles colonizados ob-

servados y esperados dentro de las dos categorías analizadas de fenología foliar (perenne y decidua), y una prueba de Mann–Whitney para evaluar diferencias en la abundancia de lianas entre categorías. Para clasificar la influencia del diámetro y altura del árbol sobre las lianas agrupamos los diámetros de los árboles en clases de 10 cm: I) de 10 a 19,9 cm; II) de 20,0 a 29,9 cm; III) de 30,0 a 39,9 cm; IV) de 40,0 a 49,9 cm; V) de 50,0 a 59,9 cm; VI) de 60,0 a 69,9 cm; y VII) de 70,0 cm o más; y la altura en clases de 5 m: I) de 0 a 5 m; II) de 6 a 10 m; III) de 11 a 15 m; IV) de 16 a 20 m; V) de 21 a 25 m; VI) de 26 a 30 m; y VII) de 31 m o más. Realizamos una regresión múltiple usando las variables de tamaño como independiente, y la abundancia de lianas como la variable dependiente, y exploramos luego los coeficientes de correlación parcial para saber cómo influían las dos variables, chequeando previamente la normalidad y colinealidad de las variables. Para explorar los patrones de agregación de lianas sobre los árboles, realizamos una prueba de bondad de ajuste de χ^2 para comparar la distribución observada y esperada (de Poisson) de lianas por árbol.

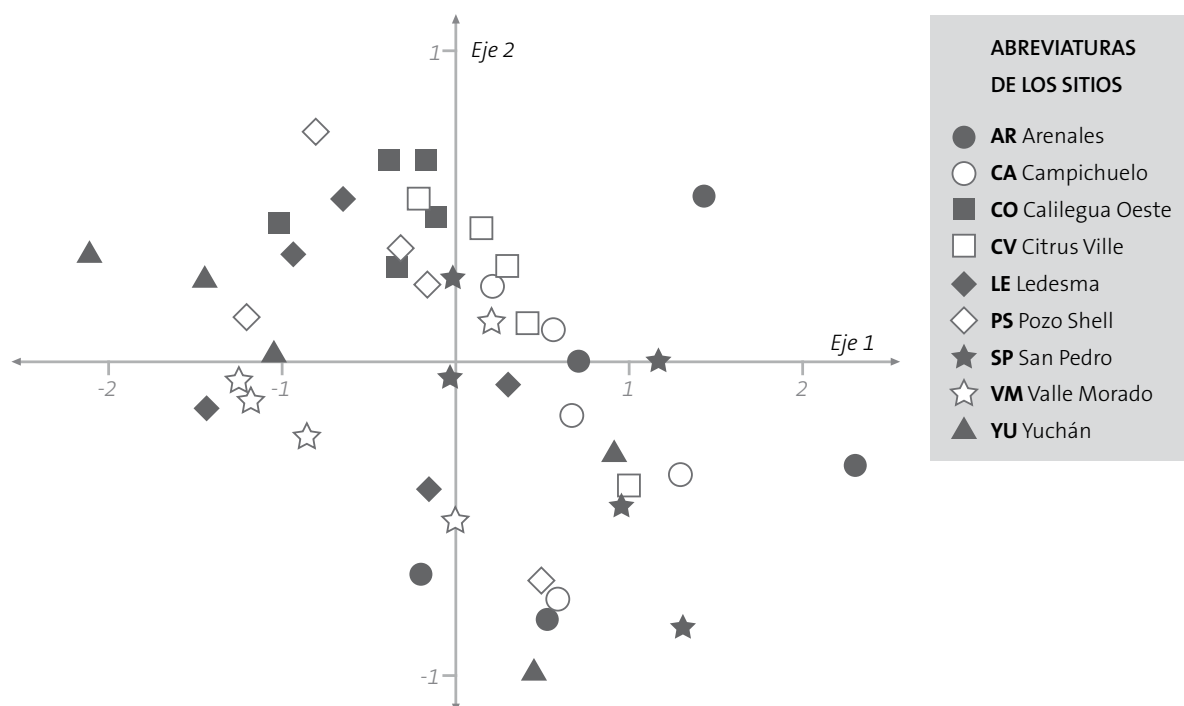
Para las pruebas múltiples, utilizamos correcciones de Tasas de Descubrimientos Falsos (FDR) para limitar la aceptación de hipótesis basadas sólo en azar. FDR es una corrección que examina el valor de P individual de cada prueba y considera el número (proporción) de pruebas que son significativas (Benjamini y Hochberg 1995). Realizamos los análisis multivariados con PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford 1999) y los univariados con STATISTICA 6.1 (StatSoft Inc. 2003).

RESULTADOS

Distribución y abundancia de lianas

Los sitios tendieron a segregarse a lo largo de las dos dimensiones del NMDS basado en la abundancia de lianas (eje 1: $H= 21,3$; $n= 45$; $P= 0,006$; eje 2: $H= 14,5$; $n= 45$; $P= 0,07$) (Figura 3). El eje 1 explicó el 88% de la variación total y el eje 2 explicó el 10%. Para el eje 1 identificamos que AR y CA formaron un grupo hacia el lado positivo del eje diferente de CO y LE ubicados en el lado negativo, mientras que el resto de los sitios mostraron posiciones intermedias entre estos dos grupos (Figura 4). Para el eje 2 identificamos que CO se ubicó hacia el lado positivo del eje y fue diferente de CA, SP, VM, YU ubicados hacia el lado negativo, mientras que el resto de los sitios mostraron posiciones intermedias (Figura 4). Las seis variables de lianas analizadas se correlacionaron negativamente con el eje 1, mientras que con el eje 2 se correlacionaron positivamente el número de tallos, el porcentaje

Figura 3. Diagrama de ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS) de los nueve sitios muestreados en la Alta Cuenca del Río Bermejo.



de árboles colonizados, el número promedio de tallos por árbol colonizado y el número de tallos ≤ 2 cm y negativamente el número de tallos ≥ 10 cm (Tabla 2). Entre las características estructurales consideradas, el número de árboles ≥ 50 cm se correlacionó negativamente con el eje 1, mientras que la altura promedio tendió a correlacionarse positivamente con este eje y negativamente con el eje 2 (Tabla 2).

Asociaciones lianas–árboles huéspedes

Registramos 6.989 tallos de lianas ≥ 1 cm de DAP considerando los nueve sitios. De los 1.724 árboles ≥ 10 cm de DAP registrados, 1.296 (75%) hospedaron al menos un tallo de liana. De las 62 especies registradas, 59 (95%) hospedaron lianas y la mayoría de las especies presentaron entre el 60 y el 90% de sus individuos colonizados. Muchas especies presentaron un amplio rango de tallos de lianas sobre sus individuos (Apéndice 2).

La frecuencia de individuos arbóreos colonizados por lianas difirió entre especies ($\chi^2 = 78,7$; $n = 1.598$; $P < 0,001$). *Astronium urundeuva*, *Gleditsia amorphoides*, *Parodiobdendron margivillosum*, *Trichilia clausenii* y *Urera baccifera* tuvieron menos individuos sin lianas que lo esperado por azar. *Urera baccifera* mostró también más individuos con lianas que lo esperado por azar. Las especies de árboles difirieron en el número de tallos que hospedaron ($H = 70,9$; $n = 1.206$; $P < 0,01$) y en el área basal de lianas ($H = 79,9$; $n = 1.206$; $P < 0,01$). Sin embargo, según las comparaciones múltiples

Figura 4. Medianas y rango completo de los valores de NMDS para los sitios en el eje 1 y en el eje 2 del ordenamiento, respectivamente. Letras diferentes implican diferencias significativas.

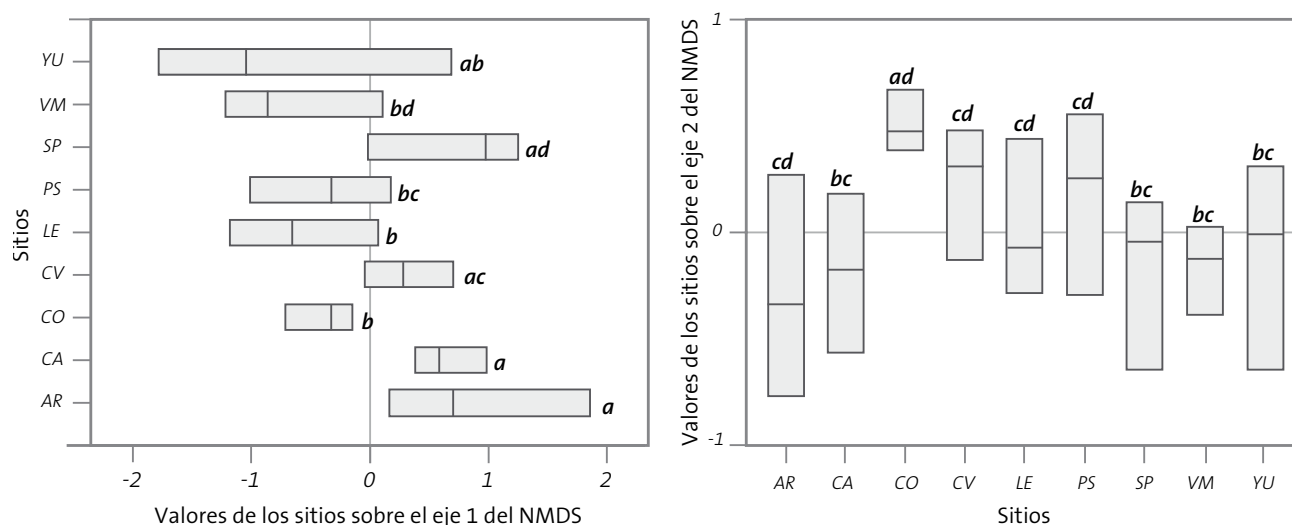


Tabla 2. Coeficientes de correlaciones de Kendall entre los valores de las transectas sobre los ejes del ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS) y las variables de lianas, y entre los valores de las transectas sobre los ejes de ordenamiento y las características estructurales de los sitios.

Variables		Eje 1	P	Eje 2	P
LIANAS	Área basal (cm ²)	0,74	< 0,001	0,15	ns
	Porcentaje de árboles colonizados	0,60	< 0,001	0,44	< 0,001
	Número promedio de tallos por árbol colonizado	0,64	< 0,001	0,47	< 0,001
	Número de tallos ≤2 cm	0,61	< 0,001	0,61	< 0,001
	Número de tallos ≥10 cm	0,48	< 0,001	-0,22	0,07
	Total de tallos	0,81	< 0,001	0,46	< 0,001
Variables		Eje 1	P	Eje 2	P
SITIOS	Área basal (m ²)	-0,15	ns	-0,09	ns
	Número de árboles ≤20 cm DAP	-0,07	ns	0	ns
	Número de árboles ≥50 cm DAP	-0,25	0,03	0,08	ns
	Número total de árboles	-0,13	ns	-0,10	ns
	Altura promedio del dosel (m)	0,22	0,06	-0,23	0,07
	Número de árboles caídos	0,03	ns	0,10	ns
	Número de tocones	0,10	ns	-0,19	ns

de rangos de medias entre especies y las correcciones posteriores de FDR sólo *Astro-nium urundeuva* hospedó mayor área basal de lianas que *Ruprechtia apetala*.

La frecuencia de individuos colonizados por lianas fue similar entre árboles deciduos (75%) y perennes (78%) ($\chi^2 = 0,91$; $n = 1.697$; $P = 0,34$). El número de tallos de lianas tendió a diferir entre categorías ($Z = 1,69$; $n = 1.296$; $P = 0,09$) aunque estas diferencias no fueron significativas (deciduos: mediana = 4, perennes: mediana = 3). El área basal de lianas difirió entre categorías ($Z = 2,63$; $n = 1.296$; $P < 0,01$) aunque estas diferencias fueron relativamente pequeñas (deciduos: mediana = 23,1 cm²; perennes: mediana = 17,6 cm²).

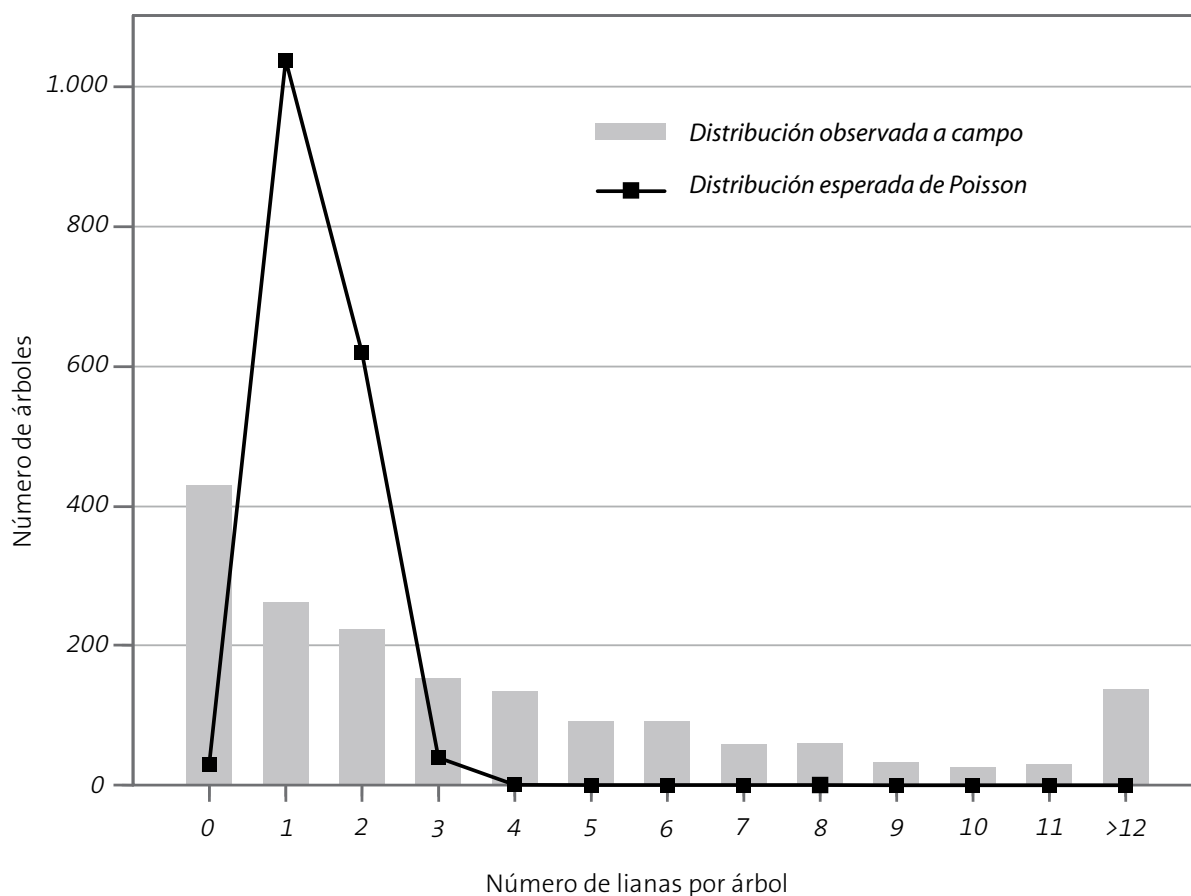
El diámetro y la altura del árbol combinados mostraron correlaciones bajas aunque estadísticamente significativas con el número de tallos de lianas (R^2 ajustado = 0,14; $n = 1.724$; $P < 0,01$) y con el área basal de lianas (R^2 ajustado = 0,23; $n = 1.724$; $P < 0,01$). El número de tallos de lianas aumentó con el diámetro (r parcial = 0,34; $P < 0,001$) y disminuyó con la altura (r parcial = -0,10; $P < 0,001$). El área basal de lianas también aumentó con el diámetro (r parcial = 0,39; $P < 0,001$) aunque no fue significativo para la altura (r parcial = -0,04; $P = 0,13$).

El número medio de tallos de lianas por árbol fue 4 ($EE = 0,13$) pero el rango fue amplio (entre 0 y 45 tallos). La distribución observada de tallos de lianas por árbol fue diferente a la distribución esperada de Poisson ($\chi^2 = 26,2$; $n = 1.724$; $P < 0,01$). Se registraron más árboles de los esperados por azar sin lianas y más árboles de lo esperado colonizados por varios tallos de lianas (entre 3 y 45) (Figura 5).

DISCUSIÓN

Distribución y abundancia de lianas

Los sitios tendieron a diferir en base a la abundancia de lianas. Las características estructurales del bosque que influyeron sobre estas diferencias fueron el número de árboles grandes (≥ 50 cm diámetro) y la altura promedio del dosel. Por ejemplo, AR y CA no presentaron árboles grandes (CA tuvo sólo un individuo arbóreo ≥ 50 cm diámetro), lo cual podría ser el resultado no sólo de actividades de explotación forestal intensa sino también de la ocurrencia de fuegos severos, muy comunes en estas selvas (A. D. Brown com. pers.) Apparently, cuando los fuegos son intensos, los árboles mueren dejando pocas evidencias, sus restos se pudren y se desintegran rápidamente (A. D. Brown com. pers.) En estas situaciones las lianas no serían capaces de establecerse, proliferar ni crecer vigorosamente. Por lo tanto, si bien en ciertas situaciones la explotación forestal favorece las lianas al proveer

Figura 5. Número de árboles con la carga de lianas (número de tallos) que hospedaron.

disponibilidad de soportes y luz (Putz 1991, Fredericksen y Mostacedo 2000, Baba-za *et al.* 2004, Schnitzer *et al.* 2004), cuando le siguen fuegos intensos podría ser devastador para ambos grupos de plantas y resultaría en remanentes de bosques sin árboles grandes y con poca abundancia de lianas. Consistentemente con esta idea, existe evidencia de que los fuegos intensos reducen la densidad de semillas viables y la dominancia de rebrotes de árboles y lianas en un bosque seco de tierras bajas de Bolivia (Kennard *et al.* 2002, pero ver Silva Monteiro *et al.* 2004). Contrariamente, sitios que presentaron árboles grandes, como CO y LE, probablemente han sido menos disturbados en general, posibilitando el establecimiento y consecuente proliferación de lianas. Estos bosques presentaron no sólo mayor abundancia de lianas en términos de área basal y densidad de tallos (pequeños y grandes), sino también mayor frecuencia de árboles colonizados y carga de lianas. Además, estos sitios y en particular CO, presentaron menor altura del dosel. Dosels más bajos implicarían mayor disponibilidad de luz dentro de los diferentes estratos del bosque, dando lugar a microambientes favorables para el establecimiento y proliferación de las lianas. Esta observación es consistente con la idea de que las lianas son formas de vida demandantes de luz (o al menos se benefician en ambientes iluminados) (Gentry 1991, pero ver Gilbert *et al.* 2006) y con varios

estudios desarrollados en ambientes tropicales donde se encontró una relación inversa entre la altura del dosel y la abundancia de lianas (Hegarty y Caballé 1991).

Asociaciones lianas–árboles huéspedes

Algunas pocas especies de árboles difirieron en la frecuencia de árboles colonizados por lianas (cinco especies de 28) y en la abundancia sobre sus troncos (sólo una especie). Estas diferencias podrían deberse a ciertas características específicas de las especies arbóreas (Putz 1984a, Clark y Clark 1990, Schnitzer *et al.* 2000). Por ejemplo, *Astronium urundeuva* presentó mayor frecuencia de árboles colonizados que lo esperado por azar y mayor abundancia de lianas que otras especies. Esta especie alcanza diámetros grandes y tiene corteza rugosa, características que favorecerían el establecimiento y proliferación de lianas. Sin embargo, este argumento no es suficiente para explicar el patrón observado en otras especies como *Trichilia clausenii* que presentó mayor frecuencia de árboles colonizados por lianas que lo esperado por azar, a pesar de alcanzar tamaños relativamente chicos y presentar corteza lisa. Asociaciones específicas entre lianas y árboles serían el resultado de un proceso más complejo que involucraría otras características arbóreas (e. g., fisiológicas), patrones espaciales de lianas y árboles, condiciones microambientales del suelo, crecimiento clonal de lianas y dispersión, entre otros. La falta de asociaciones claras entre lianas y árboles reportadas en este estudio es consistente con otros estudios que encontraron poca evidencia de asociaciones entre lianas y especies de árboles (Carse *et al.* 2000, Pérez–Salicrup *et al.* 2001, Malizia y Grau 2006). Además, la fenología foliar no influyó sobre la frecuencia de árboles colonizados y la abundancia de lianas, consistentemente con lo reportado por Malizia y Grau (2006).

Tanto el diámetro y la altura del árbol mostraron cierta relación con la abundancia de lianas, siendo el diámetro más influyente que la altura del árbol. Árboles grandes implican mayor tiempo de exposición, más área disponible y probablemente copas más iluminadas (los árboles grandes generalmente alcanzan el dosel). Estos resultados son consistentes con otros estudios donde la abundancia de lianas aumenta con el tamaño del árbol (Clark y Clark 1990, Chittibabu y Parthasarathy 2001, Muthuramkumar y Parthasarathy 2001, Nabe–Nielsen 2001, Malizia 2003, Pérez–Salicrup y de Meijere 2005). Sin embargo, en este estudio el tamaño del árbol tendría una influencia menor sobre la abundancia de lianas dado que explicó entre el 14 y el 23% de la variación total. Estas tendencias entre las características arbóreas estudiadas y la abundancia de lianas sugieren que los árboles podrían estar actuando como estructuras de soportes ecológicamente neutrales

con mayores niveles de lianas asociados a tamaños grandes, consistentemente con Malizia y Grau (2006).

Alternativamente, las lianas estuvieron fuertemente agregadas sobre los árboles, algunos árboles hospedaron gran cantidad de tallos mientras que otros hospedaron pocos o ningún tallo. Esto sugiere un proceso de facilitación entre lianas, es decir, una vez que las lianas colonizan un árbol, otros tallos podrían utilizarlas como soportes para trepar. En este sentido, las especies de lianas registradas en la Selva Pedemontana presentan mecanismos de trepado (aparatos prensiles, espiras y ramas apoyantes) que necesitan soportes medianos y pequeños (otras lianas) para poder trepar (Putz 1984a, Putz y Chai 1987, Nabe-Nielsen 2001). Este patrón de facilitación es consistente y similar a los patrones de distribución de lianas registrados en otros bosques tropicales y subtropicales (Putz 1984a, Campbell y Newbery 1993, Laurance *et al.* 2001, Nabe-Nielsen 2001, Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002, Campanello *et al.* 2007).

IMPORTANCIA DE LAS LIANAS EN UN CONTEXTO DE CONSERVACIÓN

Las lianas, y las trepadoras en general, son consideradas el principal obstáculo en bosques con aprovechamiento forestal (Putz 1991, Bongers *et al.* 2002). Aparentemente, las lianas producen efectos negativos en la producción forestal al reducir el crecimiento de los árboles, al aumentar el número de árboles caídos o dañados cuando se cosecha un árbol y al causar problemas sobre el fuste de los árboles reduciendo así su valor comercial (Putz 1991, Bongers *et al.* 2002). En este sentido, se ha sugerido que el corte de lianas previo a la cosecha arbórea podría ser una herramienta de manejo eficaz para reducir la abundancia de lianas y sus efectos negativos sobre los árboles (Alvira *et al.* 2004, Schnitzer *et al.* 2004; pero ver Parren y Bongers 2001). Sin embargo, es necesario que esta herramienta sea aplicada con cuidado (por ejemplo, si el dosel de bosque se abre drásticamente los rebrotes de lianas proliferan y se pierde el sentido del tratamiento) (Putz 1991) y considerando aspectos relevantes de la dinámica de lianas como su relación con el régimen de disturbios y su dinámica espacial. Por ejemplo, Malizia (2007) encontró que claros recientes y adyacentes influyen en la diversidad y abundancia de lianas. Por lo tanto, se podría planificar un manejo donde los claros sean producidos separados en el espacio y en el tiempo, favoreciendo la no agregación de claros recientes y retardando la dispersión desde claros recientes adyacentes.

Alternativamente, las lianas cumplen un rol importante en el funcionamiento

de los bosques al aportar recursos y hábitats (Putz 2005) y al proveer continuidad física en el dosel permitiendo el desplazamiento de una variedad de aves, reptiles y mamíferos (Emmons y Gentry 1983). Por ejemplo, en algunos bosques las flores y frutos de las lianas constituyen la fuente más importante de alimento para mamíferos arborícolas, aves e insectos (Morellato y Leitaó Filho 1996) mientras que el follaje, que puede aportar hasta el 40% de la biomasa foliar del bosque (Ogawa *et al.* 1965 y en Putz 1984a), sería una fuente inagotable de recursos para los folívoros.

Algunos géneros de lianas son utilizadas en la economía humana. En la Selva Pedemontana se destacan los géneros *Ipomoea*, *Rubus* y *Solanum*. También es importante la cantidad de especies con valor ornamental, como *Macfadyena unguis-cati*, *Mandevilla laxa*, *Vernonia fulva*, *Dolichandra cynanchoides* o las especies del género *Arrabidaea* y *Amphilophium*, entre otras. Finalmente, si bien los endemismos de trepadoras son más importantes a nivel de herbáceas, se conocen tres especies de lianas (*Heteropterys schulziana*, *Ipomoea schultzeana* y *Galactia stricta* var. *crassirachis*) que hasta el presente fueron encontradas sólo en la Selva Pedemontana.

En conclusión, este trabajo integró aspectos taxonómicos y ecológicos de las lianas resumiendo información sobre todo para el sector argentino. Las lianas son un componente importante dentro de la Selva Pedemontana, aportando a la diversidad y estructura del bosque. Remanentes de bosques que no han sufrido disturbios muy severos en el pasado (como fuegos devastadores) y con microambientes iluminados en su interior favorecerían a las lianas. En general, las lianas estuvieron fuertemente agregadas sobre los árboles huéspedes y sugieren un proceso de facilitación entre ellas, pese a que las características arbóreas tuvieron un rol menor sobre su abundancia.

AGRADECIMIENTOS

A J. Karlanian que colaboró pacientemente en el campo, a L. R. Malizia y A. C. Monmany que facilitaron la logística en varios sitios, a C. Blundo y A. D. Brown que colaboraron con la identificación de árboles, a L. Cristóbal que realizó la figura del área de estudio, a A. D. Brown, L. R. Malizia, C. Blundo, T. Easdale y H. R. Grau que proveyeron información sobre la fenología foliar de los árboles. H. R. Grau, A. D. Brown, S. A. Schnitzer, D. Pérez-Salicrup, N. Parthasarathy y dos revisores anónimos aportaron comentarios que mejoraron considerablemente el manuscrito. H. R. Ayarde realizó las observaciones a campo de la fenología reproductiva. A. Malizia y Y. Sasal realizaron el estudio de caso subsidiadas con el programa ProYungas (Programa de Conservación para la ACRB).

LITERATURA CITADA

- Alvira A., Putz F. E. y T. S. Fredericksen. 2004.** Liana loads and post–logging liana densities after liana cutting in a lowland forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 190: 73–86.
- Ayarde H. R. 2005.** Vegetación lianescente de las áreas montanas del noroeste de Argentina. *Lilloa* 42: 95–128.
- Ayarde H. R., Boero C., Moris M., Slanis A. y J. A. González. 1999.** Flora y Vegetación de Tariquía. Pp. 29–62 en Relevamiento de la biodiversidad de la Reserva Nacional de Flora y Fauna Tariquía (Tarija, Bolivia). González J. A., Scrocchi G. J. y E. O. Lavilla (Eds.). Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- Babaasa D., Eliu G., Kasangaki A., Bitariho R. y A. McNeilage. 2004.** Gap characteristics and regeneration in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* 42: 217–224.
- Balfour D. A. y W. J. Bond. 1993.** Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest. *Journal of Ecology* 81: 93–99.
- Benjamini Y. y Y. Hochberg. 1995.** Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society B* 57: 289–300.
- Bianchi A. R. y C. R. Yañez. 1992.** Las Precipitaciones del noroeste argentino. INTA, Estación Experimental Agropecuaria Salta. 383 Pp.
- Bongers F., Schnitzer S. A. y D. Traore. 2002.** The importance of lianas and consequences for forest management in West Africa. *BioTerre special issue*: 59–70.
- Brown A. D. 1995.** Fenología y caída de hojarasca en las selvas montanas del Parque Nacional El Rey, Argentina. Pp. 93–102 en Investigación, conservación y desarrollo en las selvas subtropicales de montaña. Brown A. D. y H. R. Grau (Eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Tucumán. 270 Pp.
- Brown A. D. y L. R. Malizia. 2004.** Las selvas pedemontanas de las Yungas: en el umbral de la extinción. *Ciencia Hoy* 14: 52–63.
- Brown A. D., Placci L. G. y H. R. Grau. 1993.** Ecología y biodiversidad de las selvas subtropicales de Argentina. Pp. 215–222 en Elementos de Política Ambiental. Goin F. y R. Goñi (Eds.). Honorable Cámara de Diputados, Buenos Aires.
- Campanello P. I., Garibaldi J., Gatti M. G. y G. Goldstein. 2007.** Lianas in a subtropical Atlantic Forest: host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250–259.
- Campbell E. J. F. y D. M. Newbery. 1993.** Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 469–490.
- Carse L. E., Fredericksen T. S. y J. C. Licona. 2000.** Liana–tree species associations in a Bolivian dry forest. *Tropical Ecology* 41: 1–10.
- Clark D. B. y D. A. Clark. 1990.** Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321–331.
- Chittibabu C. V. y N. Parthasarathy. 2001.** Liana diversity and host relationships in a tropical evergreen forest in the Indian Eastern Ghats. *Ecological Research* 16: 519–529.

- Darwin C. 1867.** On the movements and habitats of climbing plants. *Journal of the Linnean Society of London (Botanica)* 9: 1–118.
- Dewalt S.J., Schnitzer S. A. y J. S. Denslow. 2000.** Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1–19.
- Emmons L. H. y A. H. Gentry. 1983.** Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. *American Naturalist* 121: 513–524.
- Fredericksen T. S. y B. Mostacedo. 2000.** Regeneration of timber species following selection logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131: 47–55.
- Gentry A. H. 1991.** Distribution and evolution on climbing plants. Pp. 3–49 en *The biology of vines*. Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Gentry A. H. y C. D. Dodson. 1987.** Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149–156.
- Gilbert B., Wright S. J., Muller-Landau H. C., Kitajima K. y A. Hernández. 2006.** Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87: 1281–1288.
- Giusti L., Slanis A. y P. Aceñolaza. 1995.** Fitosociología de los bosques de aliso (*Alnus acuminata* HBK. ssp. *acuminata*) de Tucumán (Argentina). *Lilloa* 38: 93–120.
- Hegarty E. E. y G. Caballé. 1991.** Distribution and abundance of vines in forest communities. Pp. 313–335 en *The biology of vines*. Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hegarty E. E. 1991.** Vine-host interactions. Pp. 357–375 en *The biology of vines*. Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hora R. C. y J. J. Soares. 2002.** Estrutura fitossociológica da comunidade de lianas em uma floresta estacional semidecidual na Fazenda Canchim, Sao Carlos, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 323–329.
- Ibarra-Manríquez G. y M. Martínez-Ramos. 2002.** Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91–112.
- Ibarra-Manríquez G., Sánchez-Garfías B. y L. González-García. 1991.** Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotrópica* 23: 243–234.
- Jongman R. H. G., ter Braak C. J. F. y O. F. R. van Tongeren. 1995.** Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 299 Pp.
- Kennard D. K., Gould K., Putz F. E., Fredericksen T. S. y F. Morales. 2002.** Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162: 197–208.
- Killeen T. J., García E. y S. G. Beck. 1993.** Guía de los árboles de Bolivia. Missouri Botanical Garden Press, La Paz. 958 Pp.
- Killeen T. J., Jardim A., Mamani F. y N. Rojas. 1998.** Diversity, composition and structure of a tropical semidecidua forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803–827.

- Kruskal J. B. y M. Wish 1978.** Multidimensional scaling. Sage Publications, Beverly Hills, California. 97 Pp.
- Laurence W. F., Pérez–Salicrup D., Delamónica P., Fearnside P. M., D'Angelo S., Jerozolinski A., Pohl L. y T. E. Lovejoy. 2001.** Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105–116.
- Legendre P. y L. Legendre. 1998.** Numerical Ecology. Elsevier Science, Amsterdam. 853 Pp.
- Malizia A. 2003.** Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of northwest Argentina. *Selbyana* 24: 196–205.
- Malizia A. 2007.** Interacciones entre lianas y árboles en una selva montana madura de las Yungas argentinas. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán. 116 Pp.
- Malizia A. y H. R. Grau. 2006.** Liana–host tree associations in a subtropical montane forest of north–western Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 22: 331–339.
- McCune B. y J. B. Grace. 2002.** Analysis of ecological communities. Mjm Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 237 Pp.
- McCune B. y M. J. Mefford. 1999.** Multivariate analysis of ecological data. Version 4.01. Mjm Software Desing, Gleneden Beach, Oregon.
- Meinzer F. C., Andrade J. L., Goldstein G., Holbrook N. M., Cavelier J. y S. J. Wright. 1999.** Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* 121: 293–301.
- Meyer T. 1963.** Estudios sobre la selva tucumana. La Selva de Mirtáceas de las Pavas. *Opera Lilloana* 10: 1–144.
- Morellato P. C. y H. F. Leitao–Filho. 1996.** Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28: 180–191.
- Muthuramkumar S. y N. Parthasarathy. 2001.** Tree–liana relationships in a tropical evergreen forest at Varagalaiair, Anamalais, Western Ghats, India. *Journal of Tropical Ecology* 17: 395–409.
- Nabe–Nielsen J. 2001.** Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1–19.
- Parren M. P. E. y F. Bongers. 2001.** Does climber cutting reduce felling damage in southern Cameroon? *Forest Ecology and Management* 141: 175–188.
- Parthasarathy N., Muthuramkumar S. y M. Sridhar Reddy. 2004.** Patterns of liana diversity in tropical perenne forests of peninsular India. *Forest Ecology and Management* 190: 15–31.
- Pérez–Salicrup D. R. y M. G. Barker. 2000.** Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* 124: 469–475.
- Pérez–Salicrup D. R. y W. de Meijere. 2005.** Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 37: 153–156.
- Pérez–Salicrup D. R., Sork V. L. y F. E. Putz. 2001.** Lianas and trees in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33: 34–47.
- Phillips O. L., Vásquez Martínez R., Arroyo L., Baker T. R., Killeen T., Lewis S. L., Malhi Y., Monteagudo–Mendoza A., Neillq D., Núñez Vargas P., Alexiades M., Cerón C., Di Fiore A., Erwinkk T., Jardim A.,**

- Palacios W., Saldías M. y B. Vinceti. 2002.** Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770–774.
- Prado D. E. 1995.** Selva Pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pp. 19–52 en *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña*. Brown A. D. y H. R. Grau (Eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Tucumán.
- Prado D. E. y P. E. Gibbs. 1993.** Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- Putz F. E. 1984a.** The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65: 1713–1724.
- Putz F. E. 1984b.** How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16: 19–23.
- Putz F. E. 1991.** Silvicultural effects of lianas. Pp. 493–501 en *The biology of vines*. Putz F. E. y H. A. Mooney (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Putz F. E. 2005.** Ecología de las trepadoras. *Ecología* 24. <http://www.ecologia.info/trepadoras.htm>
- Putz F. E. y P. Chai. 1987.** Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 75: 523–531.
- Rice K., Brokaw N. y J. Thompson. 2004.** Liana abundance in a Puerto Rican forest. *Forest Ecology and Management* 190: 33–41.
- Schnitzer S. A. y F. Bongers. 2002.** The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223–230.
- Schnitzer S. A. y W. P. Carson. 2001.** Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913–919.
- Schnitzer S. A., Dalling J. W. y W. A. Carson. 2000.** The impact of lianas on the tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655–666.
- Schnitzer S. A., Parren M. P. E. y F. Bongers. 2004.** Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190: 87–98.
- Senbeta F., Schmitt C., Denich M., Demissew S., Vlek P. L. G., Preisinger H., Woldemariam T. y D. Teketay. 2005.** The diversity and distribution of lianas in the Afromontane rain forests of Ethiopia. *Diversity and Distributions* 11: 443–452.
- Silva Monteiro A. L., Moreira de Souza Jr. C., Gonçalves Barreto P., de Sousa Pantoja F. L. y J. J. Gerwing. 2004.** Impactos da exploração madeireira e do fogo em florestas de transição de Amazônia Legal. *Scientia Forestalis* 64: 11–21.
- StatSoft Inc. 2003.** Statistica for Windows (data analysis software system). Version 6.1. Tulsa. Oklahoma.
- Stevens G. C. 1987.** Lianas as structural parasites: The *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77–81.
- Udulutsch R. G., Assis M. A. y D. G. Picchi. 2004.** Florística de trepadeiras numa floresta estacional semidecídua, Rio Claro–Araras, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 125–134.

- Vidal E., Johns J., Gerwing J. J., Barreto P. y C. Uhl. 1997.** Vine management for reduced–impact logging in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Managment* 98: 105–114.
- Young K. R. 1993.** Woody and scandent plants on the edges of an Andean timberline. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 1–18.
- Zuloaga F. O. y O. Morrone. 1999.** Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. Volumen I y II. Missouri Botanical Garden Press, Missouri. 500 Pp.