

# Floraciones de bambúes en Chile y Argentina: actual floración masiva del colihue, historia natural y riesgos asociados

Andrés Holz<sup>a\*</sup>, R. Eduardo Palma<sup>b</sup>

<sup>a</sup> School of Plant Science, University of Tasmania, Hobart 7001, Australia,

<sup>b</sup> P. Universidad Católica de Chile, Departamento de Ecología, Alameda 340, Santiago 6513677 Chile.

\*E-mail: andres.holz@utas.edu.au

## Resumen

Presentamos una revisión acerca de las floraciones de los bambúes y el riesgo que dichos fenómenos pueden acarrear, en los bosques temperados del sur de Chile y Argentina. Tras una breve revisión de la historia natural y autoecología de las especies de *Chusquea* (especialmente del colihue) en los bosques del sur de Chile y Argentina, examinamos la incipiente literatura que podría explicar el ciclo sexual de estas gramíneas. Además, reportamos la actual extensión geográfica y estado del ciclo de floración-semillación-mortalidad del colihue para las zonas afectas para las cuales se posee información. La floración y muerte sincrónica de culmos de colihue aumenta vertiginosamente la proporción de combustible fino seco en el sotobosque, pudiendo incrementar el riesgo de incendios forestales durante años sin sequía. Epidemiológicamente uno de los riesgos más altos tras la semillación de gramíneas del género *Chusquea*, son las "ratadas" o grandes irrupciones poblacionales de roedores, particularmente del ratón colilargo *Oligoryzomys longicaudatus*. El riesgo asociado de sobrepoblación es que esta especie es el reservorio principal del virus Hanta, agente etiológico del síndrome pulmonar por Hantavirus (HCPS) que afecta a la población humana con tasas de mortalidad de entre 30-35%. Dado que existen varios estudios acerca de la dinámica de la floración y posterior irrupción poblacional tanto de la *Chusquea* como de los ratones, es previsible tomar las precauciones del caso y así alertar a la población humana acerca de los riesgos que ésta puede enfrentar al verse expuesta a rápidos cambios en la inflamabilidad del sotobosque y en la sobrepoblación de roedores.

## 1. Introducción

Las especies de bambúes en general poseen varias características que las hacen únicas. A diferencia de la mayoría de sus parientes (los pastos), los bambúes pueden vivir muchos años (McClure 1993). Además, y a diferencia de la mayoría de las especies de pastos y plantas, las cuales florecen anualmente, la mayoría de las especies de bambúes posee un ciclo de floración muy particular. Mientras individuos aislados florecen total o parcialmente casi todos los años (produciendo normalmente semillas estériles), durante esporádicos eventos, la gran mayoría de los individuos en una región pueden florecer masiva y simultáneamente, alcanzando las decenas o cientos de miles de hectáreas continuas de floración (McClure 1993, Keeley y Bond 1999). Más importante aún es la cadena de eventos ecológicos de gran escala, que tienen un legado tanto al corto como al mediano plazo, y que es gatillada por estas floraciones y semillaciones masivas, y mortalidades sincrónicas en el sur de Chile y Argentina (Gallardo y Mercado 1999, Jaksic y Lima 2003). Basado principalmente en la literatura, pero también en nuestras observaciones y mediciones en terreno, esta revisión tiene por objeto a) describir la autoecología del colihue o caña (*Chusquea culeou*), b) reportar la distribución de su actual floración, y c) destacar los riesgos asociados a

dichas floraciones.

*Autoecología e historia natural del colihue.* El colihue o caña (*Chusquea culeou*), es una gramínea perenne perteneciente a la subfamilia de los bambúes (McClure 1993). El género *Chusquea* está ampliamente distribuido en América Central y Sudamérica (Clark 1989, Judziewics *et al.* 1999). En Chile y Argentina, existen cerca de diez especies del género *Chusquea*, con varias subespecies, las cuales están distribuidas entre los 30° S y los 49° S aproximadamente (Urban 1934, Parodi 1945, Veblen *et al.* 1980, Veblen 1982). El colihue tiende a ubicarse en zonas con precipitaciones de entre 600 y 4000 mm anuales (i.e. entre los 50 y 1500 metros sobre el nivel del mar), en el sur de Chile y Argentina (Veblen *et al.* 1981, Donoso 1993). Tradicionalmente, la floración de las bambúceas del sur de Chile y Argentina, como fenómeno cultural está inmersa en la memoria colectiva (González Cangas and González 2006). En la literatura existe una disparidad de propuestas acerca del número de años en el ciclo de floración del colihue, las cuales varían entre 15 y 70 años (Hosseus 1915, Gunckel 1948, Veblen 1982, Pearson *et al.* 1994). En la zona norte de la Patagonia Argentina, quizás una de las zonas mejor estudiadas hasta ahora (respecto de sus floraciones y

mortalidades sincrónicas), existen reportes de floraciones masivas en los años 1900, 1915, 1938, y 2001-02 (Hosseus 1915, Pearson *et al.* 1994, Marchesini *et al.* 2009) que apoyan dicha frecuencia de eventos.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar evolutivamente el ciclo esporádico de reproducción sexual de las *Chusqueas*, incluyendo la influencia de la precipitación y la Oscilación del Sur (ENSO; Jaksic y Lima 2003), y/o la co-dependencia con incendios forestales (Keeley y Bond 1999). Actualmente, la hipótesis más aceptada para explicar el ciclo de floración de los bambúes gira en torno a un mecanismo de “saciar el hambre” de los depredadores con una abundancia inesperada de toneladas de alimento (semillas; Janzen 1976; Fig. 1). De esta forma, existe una ventana de tiempo, en donde los depredadores no pueden comerse todas las semillas, y éstas a su vez tendrían una mayor probabilidad de germinar antes de que las poblaciones de depredadores (normalmente roedores) se multipliquen, y depreden un porcentaje mayor de semillas. En otras palabras, existiría un “reloj genético” que sincronizaría la floración masiva de bambúes para 1-2 temporadas determinadas. Esto explicaría que entre el año 2010 y 2011 haya ocurrido una floración masiva en poblaciones a kilómetros de distancia, expuestas a regímenes climáticos distintos. Sin embargo, esta hipótesis carece de una claridad en todos sus aspectos ecológicos, generando varias preguntas sin respuesta; por ejemplo, ¿cómo se contextualiza evolutivamente la disparidad entre la vida promedio de los roedores y el ciclo de las floraciones? ¿Quizás esta adaptación se generó como respuesta evolutiva a otro depredador? Estudios preliminares mostrarían una alta variabilidad genética entre plantas vecinas florecidas y no florecidas, sugiriendo que existirían distintas sub-poblaciones co-existiendo en una misma zona (datos no publicados, A. Premoli). Estos resultados podrían explicar en parte a) la aparente disyuntiva en el número de años entre floraciones recogidos de los testimonios y anécdotas de pobladores, y b) el patrón espacial que comúnmente se observa en las floraciones de colihue, en donde plantas florecidas coexisten en parches aledaños a parches no florecidos (Obs. Pers.). Sin embargo, aún sabemos muy poco acerca de este tema.



Figura 1. Semillas en espiga de planta de colihue.

**Actual floración.** Durante los veranos de 2010-11 y 2011-12 recorrimos la zona de los lagos, y gran parte de la zona An-

dino-Patagónica de Argentina y Chile como parte de nuestras campañas de trabajo de campo, en donde informalmente registramos la ocurrencia de culmos de colihue florecidos. Tanto en Chile como en Argentina, consultamos a personal de aduana, del SAG y del SENASA (Argentina), ecólogos y guardaparques locales, acerca de la ocurrencia de floración del colihue. Según la información recopilada, podemos aseverar que la floración en curso tiene una distribución latitudinal de al menos 850 km. El límite norte documentado está ubicado en las cercanías del lago Lacar en Argentina (40°S; T. Kitzberger, comm. pers.), mientras que el límite sur estaría ubicado en Chile, camino a Caleta Tortel en la cuenca baja del río Baker (47°45'S; sin embargo, es factible que existan culmos florecidos aun más al sur; Obs. pers.).

Debido a que tras la floración, abundantes cantidades de las semillas de estas gramíneas son dispersadas, las poblaciones de roedores granívoros locales responden con eventos de sobre abundancia poblacional conocidos como “ratadas” (Hosseus 1915, Gallardo y Mercado 1999). Al momento de someter este trabajo, ya se habían reportado irrupciones de roedores en los alrededores del río Manso (Manso inferior) en Argentina, mientras que en Chile se reportaron ratadas en la precordillera Andina entre la regiones de la Araucanía y de Los Lagos, en Lago Verde y en Coyhaique en la región de Aysén, entre otras (Obs. Pers.). Paradójicamente, las localidades que han sido afectadas por la continua erupción del cordón Caulle en Chile y en Argentina, han visto cómo la ceniza se ha acumulado y ha cubierto las semillas del colihue, impidiendo parcialmente el acceso a las semillas por parte de los roedores, y por tanto disminuyendo la explosión demográfica de los mismos (J. Paritsis, com. pers.).

**Riesgos asociados:** proliferación de roedores y aumento en la inflamabilidad del bosque. La magnitud de las floraciones de la mayoría de las especies de bambúes en Chile y Argentina, gatilla un sinnúmero de cambios en la ecología de nuestros ecosistemas, del corto al mediano plazo. Desde cambios en la cantidad de luz, humedad y nutrientes que tras la floración llega al suelo (Marchesini *et al.* 2009, Austin y Marchesini 2012), hasta la creación de una oportunidad única de plántulas de árboles, previamente suprimidas en el sotobosque por la densa capa de bambúes, y que repentinamente tienen la oportunidad de alcanzar el dosel arbóreo (González *et al.* 2002, Holz y Veblen 2006, Marchesini *et al.* 2009). Dentro de los efectos directos relacionados a la floración, semillación y mortalidad sincrónica del colihue (como también de la quila), quizás los cambios mas visibles sean a) el incremento en la proporción de combustible fino seco, y por tanto un cambio en la inflamabilidad del sotobosque (González Cangas y González 2006, Obs. Pers.) y b) un cambio en el comportamiento y demografía de los depredadores de semillas (Murúa *et al.* 1996, Gallardo and Mercado 1999, Jaksic y Lima 2003). Las floraciones de los bambúes, especialmente de la quila y el coligue, resultan en un cambio importante en la cantidad y calidad (i.e. inflamabilidad) del combustible fino seco en el sotobosque de los bosques nativos del sur de Chile y Argentina (CONAF 1999, Sepúlveda 2004). A su vez, este rápido

aumento en la inflamabilidad del sotobosque aumentaría el riesgo de incendios forestales. A diferencia de las irrupciones de roedores, las cuales pueden durar entre 1 a 2 años aproximadamente tras la floración, el efecto en el aumento del riesgo de incendios puede durar hasta 10 o más años aproximadamente, dependiendo de la especie de bambú y del sitio en cuestión. Aunque escasea la evidencia cuantitativa, tras casi 12 años de la floración registrada en el 2001-02 (Holz y Veblen 2006), el Tihuén, Taihuén caña chica (*Chusquea montana f. montana*) aun posee una altura promedio de 0.8-1m de altura (Alvarez, Comm. pers.). Así, una floración y mortalidad sincrónica puede generar condiciones al interior del bosque, similares a las que resultan debido a una sequía, incrementando el riesgo de incendios en veranos considerados como de “no sequía”. Por ejemplo, grandes incendios en los años 1940s, además de coincidir con una sequía, coincidieron con la floración y mortalidad masiva del colihue del sur de Chile y Argentina, incluyendo Chiloé, la Araucanía, y en la zona norte de la Patagonia Argentina (Gunckel 1948, Pearson *et al.* 1994).

Otro de los efectos que generan las floraciones de los bambúes son los cambios en la demografía poblacional de depredadores, los cuales pueden sub-dividirse cronológicamente en: a) un efecto directo en la demografía a corto plazo (1-2 años; Jaksic y Lima 2003), y b) un efecto indirecto en la variabilidad genético poblacional a mediano y largo plazo (Boric-Bargetto *et al.* en prensa). Entre las especies nsamás afectadas por la floración del colihue, entre otros, se puede mencionar al chucao (ave paseriforme típica de los cañaverales), el monito del monte (pequeño marsupial arborícola endémico de los bosques de *Nothofagus* del sur de Chile y Argentina), la paloma araucana, el comesebo, la cabecita negra y distintas especies de roedores (ver a continuación). De estos últimos, las irrupciones de colilargos han generado históricamente preocupación y a veces caos en la ciudadanía.

*FloreCIMIENTO de bambúes y epidemiología.* Una de las especies de roedores que preferentemente responde al florecimiento y posterior semillación de las gramíneas quila y colihue, es el roedor de la subfamilia *Sigmodontinae* *Oligoryzomys longicaudatus* comúnmente conocido como “ratón colilargo” (Fig. 2; Mann 1978). Esta especie, habita desde los 28 a los 55° S en Chile, primariamente en los bosques temperados del sur y áreas adyacentes en Argentina, así como también en los bosques patagónicos (Mann 1978, Belmar-Lucero *et al.* 2009, Palma *et al.* 2012). Al colilargo se le ubica en zonas de matorrales, quilantales y cañaverales, y prefiere áreas con mucha humedad (Mann 1978, Palma *et al.* 2005). Su dieta es preferencialmente granívora (Meserve 1981), caracterizándose además por su alta vagilidad y amplio ámbito de hogar (entre 320 y 4.800 m<sup>2</sup>; Murúa *et al.* 1986), siendo uno de los roedores sigmodontinos con más amplia capacidad de desplazamiento si se le compara con otras especies de sigmodontinos con las que comúnmente coexiste: *Abrothrix olivaceus* y *A. longipilis* (Murúa *et al.* 1986).

Debido fundamentalmente a la dieta del colilargo y al tipo de

hábitat donde se encuentra en las regiones de bosques temperados del sur, su abundancia aumenta en forma considerable cuando se produce el florecimiento y posterior semillación de la quila o el colihue, fenómeno conocido como “ratadas” (Philippi 1879, Hershkovitz 1962, Murúa *et al.* 1986, 1996, Gallardo y Mercado 1999, González *et al.* 2000, Jaksic y Lima 2003). Las mismas se reportan desde tiempos tan antiguos como del período de los conquistadores españoles en el siglo XVI. La noción de que las ratadas estaban asociadas a irrupciones poblacionales de roedores se reportan ya en la literatura desde fines del siglo XVIII (Jaksic y Lima 2003). Pero, ¿qué entendemos por ratada?; algunos autores la definen como “fuertes irrupciones poblacionales en cortos (meses) períodos de tiempo” (Hershkovitz 1962, Gallardo y Mercado 1999). Otros autores señalan que se habla de ratada cuando más de 50 ratones de una misma especie se capturan en una superficie de una hectárea (Jaksic y Lima 2003). Como se mencionó, la literatura reporta varios eventos de ratadas debido al florecimiento del bambú, aunque muchos de ellos informados coloquialmente (González-Cangas y González 2006). Estudios recientes han demostrado que hasta dos o más ratones por trampa Sherman se han capturado en períodos de ratada en el sur de Chile (Murúa *et al.* 1996). Entre las últimas ratadas reportadas destaca la ocurrida debido al florecimiento de la quila entre las regiones de Los Ríos y Los Lagos en el sur de Chile, entre los años 1993 y 1994, en el área del Fundo San Martín (Valdivia) y en el sector de Peulla, Parque Nacional Vicente Pérez Rosales (provincia de Osorno; González *et al.* 2000). En esta ratada dos especies de roedores incrementaron significativamente su abundancia, *Oligoryzomys longicaudatus* y *Abrothrix olivaceus* en San Martín y Peulla, respectivamente (González *et al.* 2000). Una de las últimas ratadas reportadas en Chile fue en la zona del Parque Nacional Villarrica (región de la Araucanía) y de Panguipulli (región de Los Ríos) en el invierno-primavera de 2001, por el florecimiento del colihue (Boric-Bargetto *et al.* en prensa). En esta ratada fue el ratón colilargo *O. longicaudatus* la especie que respondió notoriamente a la semillación del colihue. Finalmente, durante el invierno-primavera de 2011 otra ratada se reporta en la región de Aysén en Chile debido también al florecimiento y semillación del colihue. Muestreos preliminares recientes en esta región muestran una sobreabundancia notoria de colilargos, pero también de especies como *A. longipilis*, *L. micropus* y *A. olivaceus* (M. Acuña com. pers.).

Las ratadas pueden llegar a constituir un problema epidemiológico mayor debido a la sobrepoblación de *Oligoryzomys longicaudatus*. Ello debido a que esta especie constituye el reservorio principal del virus Hanta, agente etiológico que provoca el síndrome cardiopulmonar por Hantavirus (HCPS) en la especie humana (Duchin *et al.* 1994, Mills y Childs 1998, Toro *et al.* 1998). La enfermedad fue primeramente detectada en el suroeste de los Estados Unidos en 1993 (Nichol *et al.* 1993, Hjelle *et al.* 1994) y los primeros casos en Chile en 1995 (Toro *et al.* 1998), aunque estudios retrospectivos la datan desde 1975 en nuestro país (Baró *et al.* 1999, Parisi *et al.* 1996). La cepa viral responsable de la enfermedad en Chile

es la Andes (ANDV), la cual es transmitida a los humanos por exposición directa o indirecta a excreciones de roedores como saliva, orina y fecas (Bottenet *et al.* 2002, Padula *et al.* 2004). Al respirar en lugares donde se encuentren excretas del roedor puede producirse el contagio siendo las áreas de más alto riesgo los recintos cerrados con escasa o nula ventilación como bodegas, cabañas deshabitadas por largo tiempo y ubicadas en zonas aisladas, rurales o semi-rurales. Asimismo, trabajadores agrícolas y forestales constituyen también población de alto riesgo al realizar labores como movimiento de troncos, desmalezamiento, movimiento de leña y maderas, etc. que pueden haber recientemente servido de refugio a roedores del tipo colilargos, y donde existan excretas (Torres-Pérez *et al.* 2004). Asimismo, hay algunos casos reportados de contagio del ANDV de persona a persona (Padula *et al.* 1998, Ferres *et al.* 2007). La tasa de mortalidad por Hantavirus en la población humana en Chile es de alrededor de un 35 a 37% de acuerdo a datos proporcionados por el Ministerio de Salud ([www.minsal.cl](http://www.minsal.cl)). Por otro lado, la tasa intra-específica de individuos positivos a Hantavirus en *Oligoryzomys longicaudatus* fluctúa entre un 5 a 6% (Medina *et al.* 2009). Otras especies de roedores sigmodontinos que también han resultado ser positivas al virus pero a una tasa muchísimo menor (~ 1-2%) son *Abrothrix olivaceus* (ratón oliváceo), *A. longipilis* (ratón de pelo largo) y *Loxodontomys micropus* (ratón de pie chico) (Medina *et al.* 2009, Torres-Pérez *et al.* 2010).



Figura 2. *Oligoryzomys longicaudatus*, “ratón colilargo”. Foto Mariana Acuña

**Sugerencias, riesgos asociados e implicancias prácticas.** En relación a los riesgos asociados a las floraciones, semillación y mortalidad sincrónica del coligue, podemos sugerir implicancias prácticas que han sido propuestas por las autoridades de CONAF y el SAG. El peligro y riesgo de incendios forestales en bosques cuyo sotobosque está dominado por el coligue es real, ya que este combustible fino seco simula las condiciones de sequía extrema (Fig. 3). Específicamente, durante los primeros 2-4 años tras la floración y mortalidad, los culmos secos de colihue continúan proveyendo de una “escalera” para que potencialmente el fuego llegue a la copa de árboles. Así, durante temporadas sin gran sequía, el colihue facilitaría incendios de copa, potencialmente incrementando la intensidad de eventos de baja a mediana o alta intensidad. Esto tiene importantes consecuencias de riesgo tanto para la ciudadanía, como también para especies arbóreas que normal-

mente podrían soportar incendios de baja-mediana intensidad en el sotobosque, pero no necesariamente eventos de gran intensidad (e.g. *Araucaria araucana*; González *et al.* 2005). En términos prácticos, la primera y más importante acción es la pronta comunicación por parte de las autoridades para que se tomen medidas preventivas, las cuales simulen una temporada de muy alto riesgo de incendios por sequía. Así, las quemadas de barbechos, y restos de cosechas, se deberían posponer hasta las lluvias del otoño. Del mismo modo, los veraneantes debiesen estar alertados de las condiciones del sotobosque para que por un par de temporadas estivales se avise preventivamente por los medios y se monitoree acerca del uso de fogatas. Naturalmente, ésta y muchas otras acciones preventivas requieren el apoyo de las autoridades centrales, ya que normalmente las autoridades locales carecen de los recursos para llevar a cabo campañas de prevención masivas.

Aunque a nuestro entender no existen experiencias de manejo publicadas, “una idea a probar” sería el aprovechar la corta ventana de tiempo entre la floración y semillación de los culmos, para talar estos últimos. Bajo el supuesto de que el fenómeno de la “floración, semillación y muerte sincrónica” estaría en marcha una vez iniciada la floración (gatilladas por “el reloj genético”), se podría esperar que la tala de los culmos gatillase un débil o nulo rebrote (ya que “las energías” estarían ya distribuidas en la floración y futura semillación). En teoría, esta práctica podría eventualmente disminuir el aumento en el riesgo de incendios forestales. En caso de ser una actividad efectiva para disminuir el riesgo asociado al colihue seco e incendios, esta práctica podría ser útil en pequeñas superficies (debido al gran trabajo físico necesario para talar grandes superficies de colihue florido) en áreas rurales. Potencialmente, y en la inmediatez de poblados rurales, esta misma práctica podría ser efectiva para disminuir la producción de semillas y la eventual explosión demográfica de roedores.

En relación a las ratadas, y de acuerdo a datos reportados en la literatura, la floración de los bambúes se produce normalmente en la primavera de un determinado año, y la semillación en el verano del próximo año (aproximadamente 14-16 meses después), mientras que la ratada irrumpe en el otoño-invierno del mismo año (Jaksic y Lima 2003). Entonces, una vez iniciada la semillación, la explosión demográfica ocurre entre 4 a 6 meses tras la semillación, o casi 2 años después del florecimiento del bambú. Estos antecedentes dan tiempo suficiente para alertar a la población anticipadamente acerca de los riesgos, así como de las recomendaciones que se deben proveer particularmente en localidades rurales o semi-rurales por las potenciales ratadas tras la floración y semillación del bambú. Dichas recomendaciones son las que periódicamente se dan a conocer localmente a través de las informaciones proporcionadas tanto por el Ministerio de Salud, así como el de Agricultura a través de SAG y CONAF. Por otro lado, además está señalar la importancia que el rol de los controladores naturales de roedores como son las aves rapaces y zorros cumplen en la regulación poblacional de estos roedores. Su protección y cuidado pasan a ser fundamentales sobre todo en eventos de sobrepoblación de ratones.

Esta revisión ilustró la historia natural, autoecología e hipótesis relacionadas al ciclo sexual de las especies de *Chusquea* (especialmente del colihue) en los bosques del sur de Chile y Argentina. Reportamos la extensión geográfica y etapa del ciclo de floración-semillación-mortalidad del colihue para las zonas afectadas en las cuales se posee información. En relación al efecto directo que la floración del colihue tiene sobre el bosque templado, hicimos hincapié en los cambios en la proporción de combustible fino seco en el sotobosque, y en el aumento en el riesgo de incendios forestales bajo la ausencia de sequías. En la parte epidemiológica, revisamos el riesgo asociado a las ratadas debido al florecimiento y posterior semillación de las especies de *Chusquea*. La sobrepoblación de roedores, particularmente la de *Oligoryzomys longicaudatus*, colilargo, puede llegar a ser preocupante debido a que esta especie constituye el vector del virus Hanta, agente etiológico causante del Hantavirus, que provoca el síndrome pulmonar por Hantavirus en la población humana más expuesta: trabajadores rurales, habitantes de zonas rurales y semi-rurales en general. Concluimos esta nota abordando las implicancias prácticas asociadas a los riesgos directos e indirectos tras las floraciones de las *Chusqueas*.



Figura 3. Culmos secos de colihue. Foto: J. Paritsis

## Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo del Laboratorio de Biogeografía, Departamento de Geografía, de la Universidad de Colorado, EE.UU., y del Laboratorio de Biología Evolutiva, Departamento de Ecología, P. Universidad Católica de Chile, “the Chilean Hanta Crew”, y los proyectos de investigación NSF 0956552; NIH: NIH U01 AI045452, NIH-ICDR I U19

AI-45452-01; Fondecyt 1110664, 1070331, 1100558 y CASEB 1501-0001.

## Referencias

- Austin AT, VA Marchesini. 2012. Gregarious flowering and death of understorey bamboo slow litter decomposition and nitrogen turnover in a southern temperate forest in Patagonia, Argentina. *Functional Ecology* 26:265-273.
- Baró M, J Vergara, M Navarrete. 1999. Hantavirus en Chile: revisión y análisis de casos desde 1975. *Revista Médica de Chile* 127:1513–1523.
- Belmar-Lucero S, P Godoy, M. Ferrés, P Vial, RE Palma. 2009. Range expansion of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in Patagonian Chile, and first record of Hantavirus in the region. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:265-275.
- Botten J, K Mirowsky, CY Ye, K Gottlieb, M Saavedra, L Ponce, B Hjelle. 2002. Shedding and intracage transmission of Sin Nombre hantavirus in the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) model. *Journal of Virology* 76:7587–7594.
- Clark LG. 1989. Systematics of *Chusquea* section *Swallenochloa*, section *Verticillatae*, section *Serpentes*, and section *Longifoliae* (Poaceae–Bambusoideae). *Systematic Botany Monographs* 27:1-127.
- CONAF. 1999. Plan de Presupresión y supresión X Región. Temporada 1999-2000. Page 79 in U. d. G. M. d. Fuego, editor. CONAF, Puerto Montt, Chile.
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Editorial Universitaria S.A., Santiago, Chile.
- Duchin JS, FT Koster, CJ Peters, GL Simpson, B Tempest, SR Zaki, TG Ksiazek, PE Rollin, S Nichol, ET Umland, RL Moolenaar, SE Reef, KB Nolte, MM Gallaher, JC Butler, RF Breiman. 1994. Hantavirus pulmonary syndrome: A clinical description of 17 patients with a newly recognized disease. *New England Journal of Medicine* 330:949–955.
- Ferrés M, P Vial, C Marco, L Yáñez, P Godoy, C Castillo, B Hjelle, I Delgado, SJ Lee, GJ Mertz. 2007. Prospective evaluation of household contacts of persons with hantavirus cardiopulmonary syndrome in Chile. *Journal of Infectious Diseases* 195:1564–1571.
- Gallardo MH y CL. Mercado. 1999. Mast seeding of bamboo shrubs and mouse outbreak in Southern Chile. *Mastozoología Neotropical* 6:103-111.
- González Cangas Y, ME González. 2006. Memoria y saber cotidiano. El florecimiento de la “quila” en el sur de Chile: De pericotes, ruinas y remedios. *Revista Austral de Ciencias*

Sociales 10:75-102.

González LA, R Murúa, C Jofré. 2000. Habitat utilization of two muroid species in relation to population outbreaks in southern temperate forest of Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73, 489-495.

González ME, TT Veblen, C. Donoso, L Valeria. 2002. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in South-Central Chile. *Plant Ecology* 161:59-73.

González ME, TT Veblen, JS Sibold. 2005. Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile. *Journal of Biogeography* 32:1187-1202.

Gunckel LH. 1948. La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. *Ciencia e Investigación (Chile)* 4:91-95.

Hershkovitz P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana, Zoology* 46:1-524.

Holz CA, TT Veblen. 2006. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes. *Journal of Vegetation Science* 17:19-28.

Hosseus CK. 1915. Las cañas de bambú en las cordilleras del sud. *Boletín del Ministerio de Agricultura (República Argentina)* 19:195-208.

Jaksic FM, M Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28:237-251.

Janzen DH. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:347-391.

Judziewics EJ, LG Clark, X Londoño, MJ Stern. 1999. *American Bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, US.

Keeley JE, WJ Bond. 1999. Mast flowering and semelparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis. *American Naturalist* 154:383-391.

Mann G. Los pequeños mamíferos de Chile. 1978. *Gayana (Zoología)*: 40:1-342.

Marchesini VA, OE Sala, AT Austin. 2009. Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo (*Chusquea culeou*) in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 20:424-432.

Medina RA, F Torres-Pérez, H Galeno, M Navarrete, PA Vial, RE Palma, M Ferrés, JA Cook, B Hjelle. 2009. Ecology, genetic diversity, and phylogeographic structure of Andes

virus in humans and rodents in Chile. *Journal of Virology* 83:2446-2459.

McClure, F. A. 1993. *The Bamboos*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.

Meserve PL. 1981. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.

Mills JN, J Childs. 1998. Ecological studies of rodents reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4:529-537.

Murúa R, LA González, PL Meserve. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philipii* (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *Journal of Animal Ecology* 55:281-293.

Murúa R., LA González, ME González, C Jofré. 1996. Efectos del florecimiento del arbusto *Chusquea quila* Kunth (Poaceae) sobre la demografía de poblaciones de roedores de los bosques templados fríos del sur chileno. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 67:39-44.

Padula PJ, A Edelstein, SDL Miguel, NM López, CM Rossi, RD Rabinovich. 1998. Hantavirus pulmonary syndrome outbreak in Argentina: molecular evidence for person-to-person transmission of Andes virus. *Virology* 241:323-330.

Padula PJ, R Figueroa, M Navarrete, E Pizarro, R Cadiz, C Bellomo, C Jofre, L Zaror, E Rodriguez, R Murúa. 2004. Transmission study of Andes hantavirus infection in wild sigmodontine rodents. *Journal of Virology* 78:11972-11979.

Palma RE, E Rivera-Milla, J Salazar-Bravo, F Torres-Pérez, UFJ Pardiñas, PA Marquet, AE Spotorno, AP Meynard, TL Yates. 2005. Phylogeography of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in temperate South America. *Journal of Mammalogy* 86:191-200.

Palma RE, D Boric-Bargetto, F Torres-Pérez, CE Hernández, TL Yates. 2012. Glaciation effects on the phylogeographic structure of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the southern Andes. *PLoS ONE* 7: e32206. doi:10.1371/journal.pone.0032206.

Parisi M, D Enria, N Pini, MS. Sabatini. 1996. Detección retrospectiva de infecciones clínicas por hantavirus en la Argentina. *Medicina (Buenos Aires)* 56: 1-13.

Parodi RL. 1945. Sinopsis de las gramíneas chilenas del género *Chusquea*. *Revista Universitaria (Chile)* 30:61-71.

Pearson AK, OP. Pearson, IA Gómez. 1994. Biology of the bamboo *Chusquea culeou* (Poaceae, Bambusoideae) in southern Argentina. *Vegetatio* 111:93-126.

Philippi R. 1879. A plague of rats. *Nature* 20:530.

Sepúlveda RA. 2004. Evaluación de las medidas de prevención, presupresión y combate de incendios forestales, efectuadas a raíz del florecimiento y desecación de *Chusquea valdiviensis* E. Desv. (Quila del Sur) en la Décima región, período 1994-2000. Universidad Católica de Temuco, Chile, Temuco, Chile.

Toro J, JD Vega, AS Khan, JN Mills, P Padula, W Terry, Z Yadón, R Valderrama, BA Ellis, C Pavletic, R Cerda, S Zaki, S Wun- Ju, R Meyer, M Tapia, C Mansilla, M Baro, JA Vergara, M Concha, G Calderon, D Enria, CJ Peters, TG Ksiazek. 1998. An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome, Chile, 1997. *Emerging Infectious Diseases* 4:687-694.

Torres-Pérez F, J Navarrete-Droguett, R Aldunate, TL Yates, GJ Mertz, PA Vial, M Ferres, PA Marquet, RE Palma. 2004. Peridomestic small mammals associated with confirmed cases of human hantavirus disease on southcentral Chile. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 70:305-309.

Torres-Pérez F, RE Palma, B Hjelle, M Ferrés, JA Cook. 2010. Andes virus infections in the rodent reservoir and in humans

vary across contrasting landscapes in Chile. *Infection, Genetics and Evolution* 10:820-825.

Urban O. 1934. Botánica de las plantas endémicas de Chile. Sociedad Imprentera y Litográfica, Concepción, Chile, Concepción, Chile.

Veblen TT 1982. Growth-Patterns of *Chusquea* Bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109:474-487.

Veblen TT, C Donoso, FM Schlegel, B Escobar. 1981. Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography* 8:211-247.

Veblen TT, FM Schlegel, B Escobar. 1980. Dry-Matter Production of 2 Species of Bamboo (*Chusquea-culeou* and *Chusquea-tenuiflora*) in South-Central Chile. *Journal of Ecology* 68:397-404.