

## CRECIMIENTO Y PARTICION DE MATERIA SECA EN *Senecio madagascariensis* POIRET (*Compositae*) \*

O. N. Fernández y C. A. Verona (1)

Recibido: 24/12/81

Aceptado: 7/9/83

### RESUMEN

Se analiza el crecimiento y la partición de materia seca de plantas de *Senecio madagascariensis* implantadas en distintas épocas del año. El crecimiento en materia seca se vio afectado por la fecha de implantación mientras que la partición de asimilatos respondió a un patrón general, más allá de los efectos atribuibles a cambios ambientales. Las tasas de crecimiento específico iniciales, en materia seca ( $R_w$ ) y en área foliar ( $R_A$ ), correlacionaron en forma positiva con la temperatura media; ambos índices presentaron valores comparables al de algunas malezas anuales.

En los primeros estadios de desarrollo hubo un predominio de asignación de materia seca a tejidos foliares. Luego prevaleció la proporción asignada a estructuras de sostén; la materia seca en tallos llegó a representar el 60% del peso total. La asignación a raíces decreció rápidamente con la edad, ubicándose, alrededor de los 90 días posteriores a la emergencia, en un valor aproximadamente constante (ca. 10%).

Se discuten las consecuencias ecológicas de la modalidad de asignación de recursos observada, en relación con la supervivencia de las plantas de esta maleza, su potencial reproductivo y capacidad competitiva.

### GROWTH AND DRY MATTER PARTITION IN *Senecio madagascariensis* POIRET (*Compositae*)

### SUMMARY

The growth and dry matter partition of plants of *Senecio madagascariensis* established on different dates were analysed. Even though the plant growth was affected by the planting time, a general dry matter allocation pattern was recognized, notwithstanding the effects of environmental changes. The specific growth rates both in dry matter ( $R_w$ ) and leaf area ( $R_A$ ) were positively correlated to the mean air temperature; the values of both indices were similar to those from some annual weeds.

Dry matter allocation to leaves prevailed during the early developmental stage. Later, a raising proportion of assimilates in stems was observed, coming near to 60% of total plant weight. Conversely, the allocation to roots decreased rapidly with plant age to a nearly constant value of 10% around 90 days after emergence.

The ecological implications of the dry matter allocation pattern were discussed in relation to the survival, reproductive potential and competitive ability of the individuals.

---

\* Trabajo realizado con un subsidio de la Secretaría de Estado de Ciencia y Tecnología de la Nación (Subsidio N° 9092/80-3; Resolución N° 441).

(1) Cátedra de Ecología. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata, Casilla de Correo 276 (7620) Balcarce.

## INTRODUCCION

Para una especie, desde una perspectiva ecológico-evolutiva, su estrategia adaptativa está ligada a la modalidad de partición de recursos ente los distintos órganos y funciones de sus individuos, y a sus características reproductivas (Cody, 1966; Harper, 1967).

Esas características funcionalmente integradas en cada individuo, están sujetas a la acción de fuerzas selectivas cuyo efecto es más notorio a nivel poblacional (Harper, 1977). Esta es una de las razones por las que, en los últimos años, los estudios sobre la biología de poblaciones vegetales han centrado su enfoque en el análisis del complejo de adaptaciones que configuran la historia de vida de las plantas (Bostock y Benton, 1979; Bravo, 1980; Brouillet y Simon, 1979; Gadjil y Solbrig, 1972; Gaines, *et al.*, 1974; Harper y Ogden, 1970; Harris y Lovell, 1980; Hickman, 1975; Mc Naughton, 1975; Ogden, 1968; Pitelka, 1977; Primack, 1979; Rapoport y Drausal, 1979; Turkington y Cavers, 1978; Van Andel y Vera, 1977; Wilbur, 1976; 1977).

*Senecio madagascariensis*, especie capaz de crecer y reproducirse durante gran parte del año en los ambientes más diversos, se presenta formando poblaciones con una estructura demográfica generalmente compleja debido a la superposición de generaciones (Verona *et al.*, 1982).

Aún cuando la estructura genética de estas poblaciones se desconoce, es posible inferir que se está frente a una especie en activo proceso de ajuste a los ambientes que invade, dado su reciente ingreso en el área y su rápida difusión.

Teniendo en cuenta estas consideraciones este trabajo se planificó con miras a describir y analizar el crecimiento y la partición de materia seca de las plantas, en relación con el momento en que se produce su establecimiento. Con la información obtenida se procura lograr una primera aproximación al conocimiento de la estrategia adaptativa de esta especie y, consecuentemente a interpre-

tar el éxito como maleza de sus distintos sistemas demográficos.

## MATERIALES Y METODOS

El material estudiado consistió en plantas de *Senecio madagascariensis* cultivadas bajo condiciones controladas y luego trasplantadas (cohortes I, II, III, IV y VI), y las pertenecientes a una cohorte de implantación natural (cohorte V). La experiencia, que fue conducida en la E.E.R.A. Balcarce del INTA (37° 45' L. S. y 58° 18' L. W.; 130 m s. n.m.), se extendió por un período comprendido entre el 2/2/78 al 5/12/79.

Las plantas de las cohortes trasplantadas se obtuvieron sembrando aquenios de plantas preexistentes en el área de estudio. La siembras se realizaron aproximadamente cada 2 meses, en macetas plásticas de 5 cm de diámetro, mantenidas en invernáculo (20 ± 2°C, luz natural, 70 por ciento de HR aproximadamente, y buena disponibilidad de agua), a razón de 3 aquenios por maceta, sobre un suelo de tipo Brunizem, tamizado y parcialmente esterilizado con bromuro de metilo. A la semana de producirse la emergencia, se procedió al raleo de plántulas dejando sólo una por maceta, descartándose las consideradas defectuosas. Desde la siembra hasta el estado de "plántula tipo" (6 a 7 hojas verdaderas y un peso seco promedio de 68,5 ± 2,2 mg), transcurrieron alrededor de 30 días. A partir de ese momento se procedió al trasplante, el cual se efectuó sobre un terreno que había permanecido cubierto por una vegetación gramínea dominada por *Agropyron repens*, mantenida a 4-5 cm de altura mediante cortes mecánicos. Antes de cada trasplante, se eligieron al azar 4 surcos, de un total de 24 surcos de 12 m de largo, espaciados 0,30 m entre sí. A fin de recibir las plántulas los surcos fueron convenientemente acondicionados mediante labores de desmalezado y remoción del suelo. Se procedió a ubicar las plántulas con una separación de 30 cm entre sí, e inmediatamente

después se regaron y espolvorearon con un insecticida a base de heptacloro. La cohorte V estuvo constituida por individuos establecidos espontáneamente durante la segunda semana de mayo de 1978, en una pastura polifítica fuertemente degradada, donde la especie dominante era *Lolium perenne*. La densidad media de esta cohorte estimada sobre 50 muestras de 2.500 cm<sup>2</sup> (50 x 50 cm), en el estadio de plántula tipo (*vide supra*), fue de 18 individuos por m<sup>2</sup>, con valores extremos de 1 y 46. Las plantas elegidas para este estudio se encontraban a no menos

de 30 cm de su vecina más proxima de la misma especie (medidos a nivel de la base del tallo).

En el momento de trasplantar cada cohorte (Cuadro 1), o bien, cuando en la cohorte V se alcanzó el estado de plántula tipo, se iniciaron las determinaciones de peso seco y área foliar por planta, sobre 4 individuos representativos de cada conjunto (en el diseño de trasplantes se eligió una planta de cada surco). Para las determinaciones de peso los individuos fueron fraccionados en las partes que se indican en el Cuadro 2; cada fracción fue secada en estufa a 60-70° durante no menos de 48 horas y luego pesada. La totalidad de la fracción foliar fotosintéticamente activa o una muestra de la misma (no menor al 10 por ciento de su peso fresco), fue empleada en la determinación del área foliar, la que se realizó empleando un planímetro electrónico. Después del trasplante, procurando hacer un seguimiento detallado del crecimiento de los individuos, las determinaciones referidas se realizaron a intervalos comprendidos entre 1 y 7 semanas.

CUADRO 1: Fechas en que los individuos de las distintas cohortes alcanzaron el estadio de "plántula tipo".

Cohorte	Fecha
CI	2/2/78
CII	18/1/79
CIII	20/3/79
CIV	2/6/79
CV	8/7/79
CVI	17/9/79

CUADRO 2: Fracciones consideradas en el estudio de la partición de materia seca y relaciones alométricas calculadas a partir del peso seco de las mismas.

- Hv = Hojas verdes (excluye partes amarillentas).  
 Hs = Hojas secas (hojas muertas, senescentes y partes amarillentas de las hojas verdes).  
 Tv = Tallos verdes (partes vivas de estructuras caulinares no suberizadas).  
 T1 = Tallos suberizados (partes vivas de estructuras caulinares con tejido cortical suberizado).  
 Ts = Tallos secos (partes muertas de tallos, ramas y pedúnculos).  
 R = Raíces (masa radicular obtenida por excavación del terreno hasta una profundidad aproximada de 25 cm y un radio de 15 cm alrededor de cada planta; este procedimiento permitió recuperar en casi su totalidad la masa radicular formada por raicillas de hasta 1 mm de diámetro extendida por debajo de una superficie, establecida de acuerdo con el diseño de implantación adoptado).  
 F = Estructuras florales (conjunto de primordios de inflorescencias, capítulos, receptáculos vacíos e inflorescencias muertas).
- $\%Hv = (Hv/W) \cdot 100$  (donde W = peso seco total)  
 $\%Hs = (Hs/W) \cdot 100$   
 $\%T = ((Tv + T1)/W) \cdot 100$   
 $\%T1 = (T1/W) \cdot 100$   
 $\%Ts = (Ts/W) \cdot 100$   
 p/r = Relación pie/raíz  $((Hv + Tv + T1 + F) / R) \cdot 100$

Nota: El %Hv subestima la asignación de recursos a tejidos fotosintéticos, ya que las ramas no suberizadas, los pedúnculos y algunas estructuras florales también poseen clorofila y eventualmente llegan a representar una proporción importante de la superficie asimilatoria total.

Con la información obtenida se efectuó el análisis del crecimiento de las plantas empleando la técnica de ajuste de funciones ("functional approach" de R. Hunt, 1978), calculándose los índices de crecimiento presentados en el Cuadro 3. En el estudio de la partición de materia seca se calcularon las relaciones alométricas que se detallan en el Cuadro 2. Por último, se contó con información ambiental procedente de la estación agrometeorológica de la E.E.R.A. Balcarce del INTA.

**CUADRO 3:** Índices calculados a partir de los datos de peso seco (W) y área foliar fotosintéticamente activa (A) por planta.

$R_w$	= Índice de crecimiento relativo ( $R_w = (1/W) (W/t)$ ).
$R_A$	= Índice de crecimiento foliar relativo ( $R_A = (1/A) (A/t)$ ).
$f$	= Relación de área foliar ( $f = A/W = R_w/E$ ).
$E$	= Eficiencia de asimilación neta ( $E = (W/t) (1nA/A)$ ).

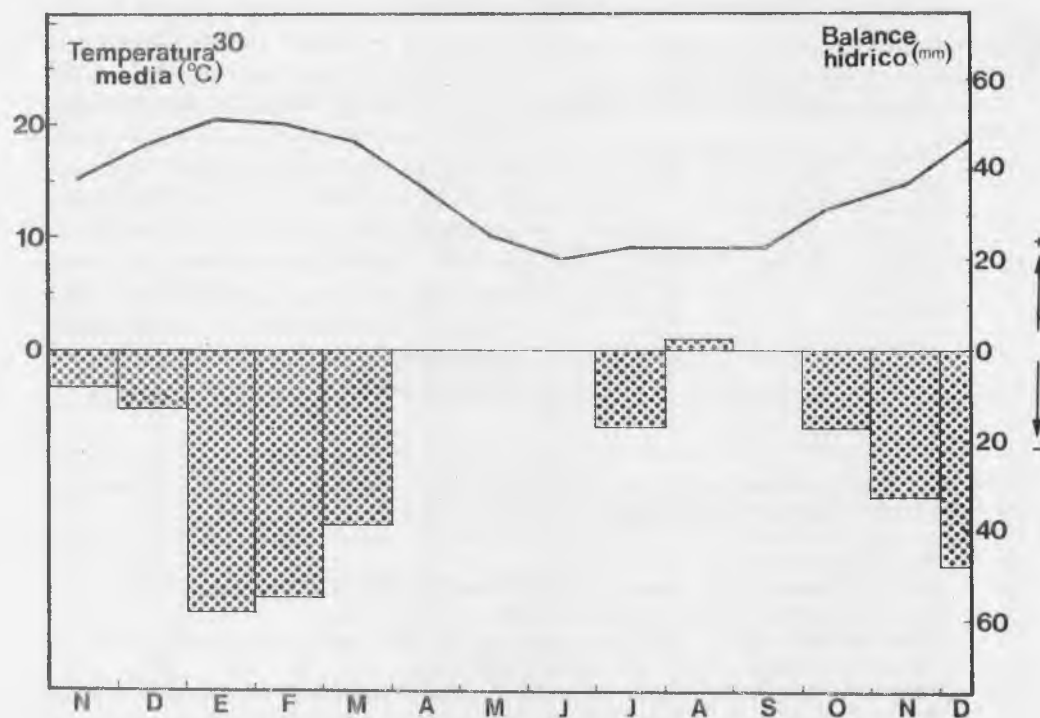


Figura 1: Temperaturas medias mensuales y balance hídrico correspondientes al período 1/2/78 a 15/12/79, según datos de la estación agrometeorológica de la E.E.R.A. Balcarce del INTA. - y + indican déficit o superávit de agua, respectivamente, en relación con el nivel de capacidad de campo del suelo (0 mm).

## RESULTADOS

### Crecimiento

Las Figuras 2 y 3 muestran la evolución del peso y del área foliar por planta, respectivamente, durante el período en estudio.

Las dos primeras cohortes alcanzaron

valores máximos de peso seco por planta de aproximadamente 95 g. Mientras que en las cohortes III y IV el peso seco tendió a estabilizarse en valores inferiores al de las anteriores, las plantas de las cohortes V y VI continuaron incrementando sus valores de fitomasa, aunque con una tasa decreciente, hacia el final del experimento.

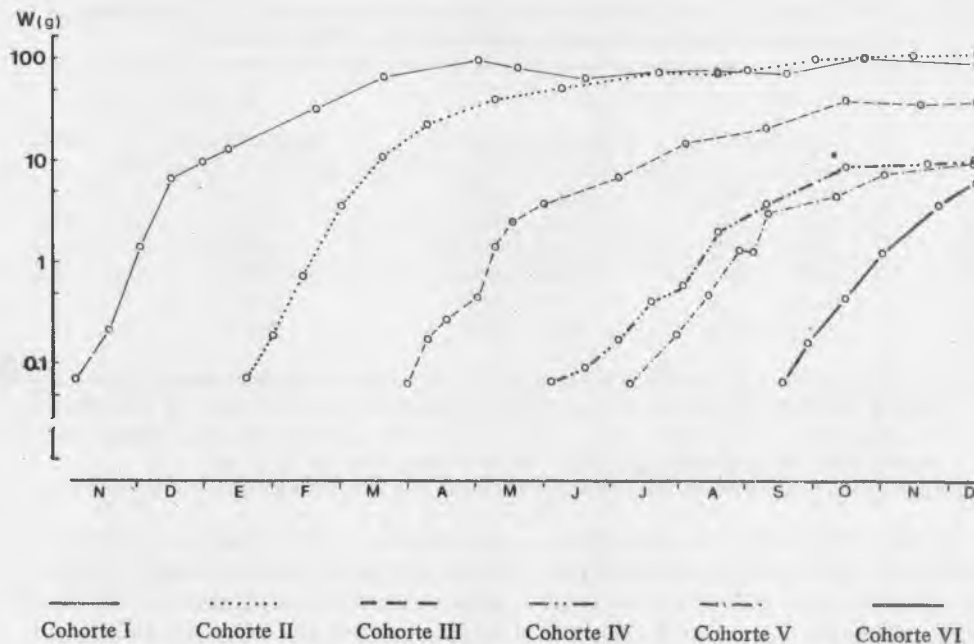


Figura 2: Variación del peso seco medio por planta (W, en escala logarítmica).

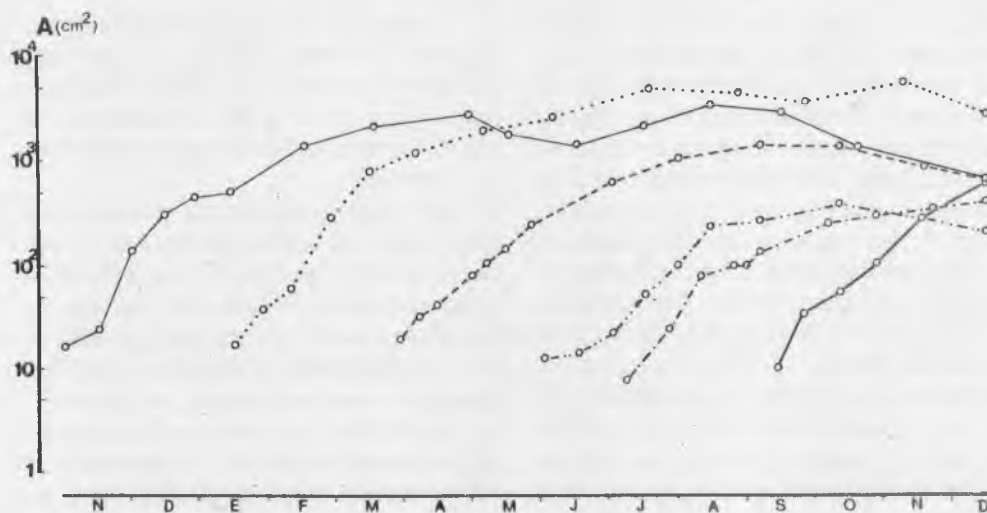


Figura 3: Variación del área foliar media por planta (A, en escala logarítmica). Las referencias son como en la Figura 2.

CUADRO 4: Comparación de los índices de crecimiento relativo ( $R_w$ ) y de crecimiento foliar relativo ( $R_A$ ), y de la eficiencia de asimilación neta ( $E$ ) correspondientes a los 40 días siguientes al estadio de "plántula tipo". Se presentan además las temperaturas medias correspondientes al mismo período ( $T$ ).

Cohorte	$R_w$ ( $g\ g^{-1}\ día^{-1}$ )	$R_A$ ( $cm^2\ cm^{-2}\ día^{-1}$ )	$E$ ( $mg\ día^{-1}\ cm^{-2}$ )	$T$ ( $°C$ )
I	9,35 . $10^{-2}a$	6,57 . $10^{-2}a$	0,97 a	16,8
II	8,86 . $10^{-2}a$	6,81 . $10^{-2}a$	0,81 a	19,9
III	6,77 . $10^{-2}a$	5,34 . $10^{-2}a$	0,45 b	12,9
IV	4,08 . $10^{-2}b$	2,83 . $10^{-2}b$	0,30 b	8,6
V	6,38 . $10^{-2}ab$	5,70 . $10^{-2}a$	0,31 b	9,2
VI	6,48 . $10^{-2}ab$	4,96 . $10^{-2}a$	0,45 b	11,5

Nota: Los valores de  $R_w$  y  $R_A$  fueron calculados como los coeficientes lineales del modelo  $\ln y = a + bt$ , donde  $b$  resultó siempre distinto de 0 ( $p < 0,05$ ), de acuerdo a la prueba de Tukey.  $E$ ,  $R_w$  y  $R_A$  correlacionaron en forma positiva con  $T$  ( $r = 0,91, 0,89$  y  $0,74$  respectivamente). En el último caso la correlación no fue significativa ( $p < 0,05$ ). El modelo lineal se explica en el texto.

Los datos de  $W$  y de  $A$  correspondientes a los primeros 40-45 días posteriores al estadio de plántula tipo, fueron ajustados por regresión al modelo  $\ln y = a + bt$ , donde  $y$  es  $W$  ó  $A$ ;  $a$  es el valor del  $\ln y$  para  $t = 0$ , y  $b$  es el valor absoluto de  $R_w$  ó  $R_A$  respectivamente. Estos índices presentan, en esta fase de crecimiento exponencial, sus valores máximos (Grime y Hunt, 1975), los que se listan en el Cuadro 4 junto a los valores de temperatura media correspondientes al mismo período. Si bien los valores de  $R_A$  fueron siempre menores a los de  $R_w$ , en todas las cohortes, ambos mantuvieron una secuencia similar en el ordenamiento de sus valores, excepto en el caso de  $R_A$  para la cohorte V, que mejoró su posición relativa en razón, probablemente, a las condiciones favorables del balance hídrico que prevalecieron durante el mes de agosto (Figura 1). Del mismo modo que los índices mencionados, la eficiencia de asimilación neta correlacionó en forma positiva con la temperatura media (Cuadro 4), siendo en este caso aún más estrecha la correlación que en los casos anteriores.

#### Partición de materia seca

La situación de partida de las plántulas

trasplantadas y las establecidas en el pastizal difirió significativamente en cuanto a la partición de materia seca (Cuadro 5). No obstante, la distribución de asimilatos mostró, para las distintas cohortes, una dinámica similar (Figura 4). A continuación se comenta las observaciones sobre la asignación de asimilatos considerando separadamente las distintas fracciones estudiadas.

La fracción raíz ( $\%R$ ), partiendo de valores que fluctuaban entre 30 y 40 por ciento, disminuyó en todos los casos, estabilizándose al cabo de 50 ó 60 días a partir de la primera determinación, en valores próximos al 10 por ciento.

Esto hizo posible que las plantas alcanzaran valores de  $p/r$  de alrededor de 14, los que de acuerdo con Struik y Bray (1970) resultan relativamente altos aún para plantas mesófitas anuales. No obstante, al analizar esta relación se deben distinguir, *a priori*, dos situaciones: una representada por las cohortes trasplantadas, y la otra, por la de implantación natural (cohorte V). Las primeras parten de un valor inicial medio de 1,7 y la segunda de 3,5. Sin embargo, al cabo de 60 días de esta primera estimación, todas las plantas alcanzan un valor medio de  $p/r$  próximo a 7. A partir de allí, el aumento continúa de forma más atenuada hasta llegar a los

CUADRO 5: Diferencias en algunas características de las "plántulas tipo" crecidas en un pastizal (cohorte V) o en invernáculo (cohortes I, II, III, IV y VI).

	edad (días)	Número de hojas	W (mg)	A (cm <sup>2</sup> )	p/r	%H	%T	%R	PEF (mg/cm <sup>2</sup> )
Cv	ca. 60	6-7	62	11	3,5	63	13	24	3,7
C <sub>I</sub> , C <sub>II</sub>	ca. 30	6-7	69	17	1,7	51	12	37	2,1
C <sub>III</sub> , C <sub>IV</sub>		NS	NS	+	+	+	NS	+	+
C <sub>VI</sub>									

Nota: NS indica que las diferencias observadas no son significativas ( $p < 0,05$ ). (+) indica diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

valores máximos ya mencionados. De todos modos, esta relación mostró fuertes oscilaciones que se correspondieron con los momentos de intenso crecimiento aéreo o los de máxima senescencia foliar.

Las fracciones caulinares (%T) aumentaron constantemente durante el período analizado, experimentando pequeñas caídas, de escasa duración, como las que presentaron las fracciones vivas (Tv y T1) en relación con los aumentos en la fracción %Hv (Figura 4). Precisamente, la proporción de tejido foliar verde aumentó en forma rápida durante los primeros 20 a 30 días de crecimiento en el campo, alcanzándose entonces un pico que resultó mayor en las cohortes de implantación otoño-invernal (ca. 63% en julio para plantas de la cohorte V). Los momentos en que se alcanzaron esos máximos, coincidieron, en todas las cohortes con la aparición de los primordios florales y con la aproximación del por ciento R a sus niveles de estabilización. Desde esos porcentajes iniciales la foliosidad decreció permanentemente durante la vida de las plantas salvo cuando las condiciones ambientales fueron favorables para la producción de nuevas hojas.

Las variaciones del área foliar y las que derivan de la partición de asimilatos hacia las hojas, determinaron cambios en el peso específico foliar (PEF). En todas las cohortes esta variable creció rápidamente, lo que estuvo acompañado por una manifiesta reducción del tamaño medio de las hojas (no fue medido). En general las plantas adultas tu-

vieron un PEF de alrededor de 6 mg/cm<sup>2</sup>, no encontrándose diferencias significativas entre las distintas cohortes. El PEF disminuyó en los períodos en que se produjeron rebrotes, hasta valores próximos a 4 mg/cm<sup>2</sup>.

El "esfuerzo reproductivo" medido como la proporción de materia seca en órganos reproductivos (%F), alcanzó su máxima expresión en las plantas de la cohorte II (21 por ciento) durante el mes de diciembre. Sin embargo se debe destacar que este índice mostró gran variabilidad (coeficientes de variación de 116 por ciento) cuando se compararon plantas de igual edad cronológica pertenecientes a distintas cohortes (Cuadro 6).

CUADRO 6: Comparación del esfuerzo reproductivo entre plantas de igual edad cronológica pertenecientes a las distintas cohortes (aproximadamente 90 días después de la emergencia).

Cohorte	%F	CV (%)
I	14,8	45
II	8,0	39
III	2,5	19
IV	0,0	-
V	0,0	-
VI	3,8	31
x	4,9	
CV <sub>x</sub> (%)	116	

Nota: CV es el coeficiente de variación calculado a partir de los %F en plantas de las distintas cohortes. CV<sub>x</sub>, es el coeficiente de variación calculado con las medias de cada cohorte, que figuran en la columna de %F.



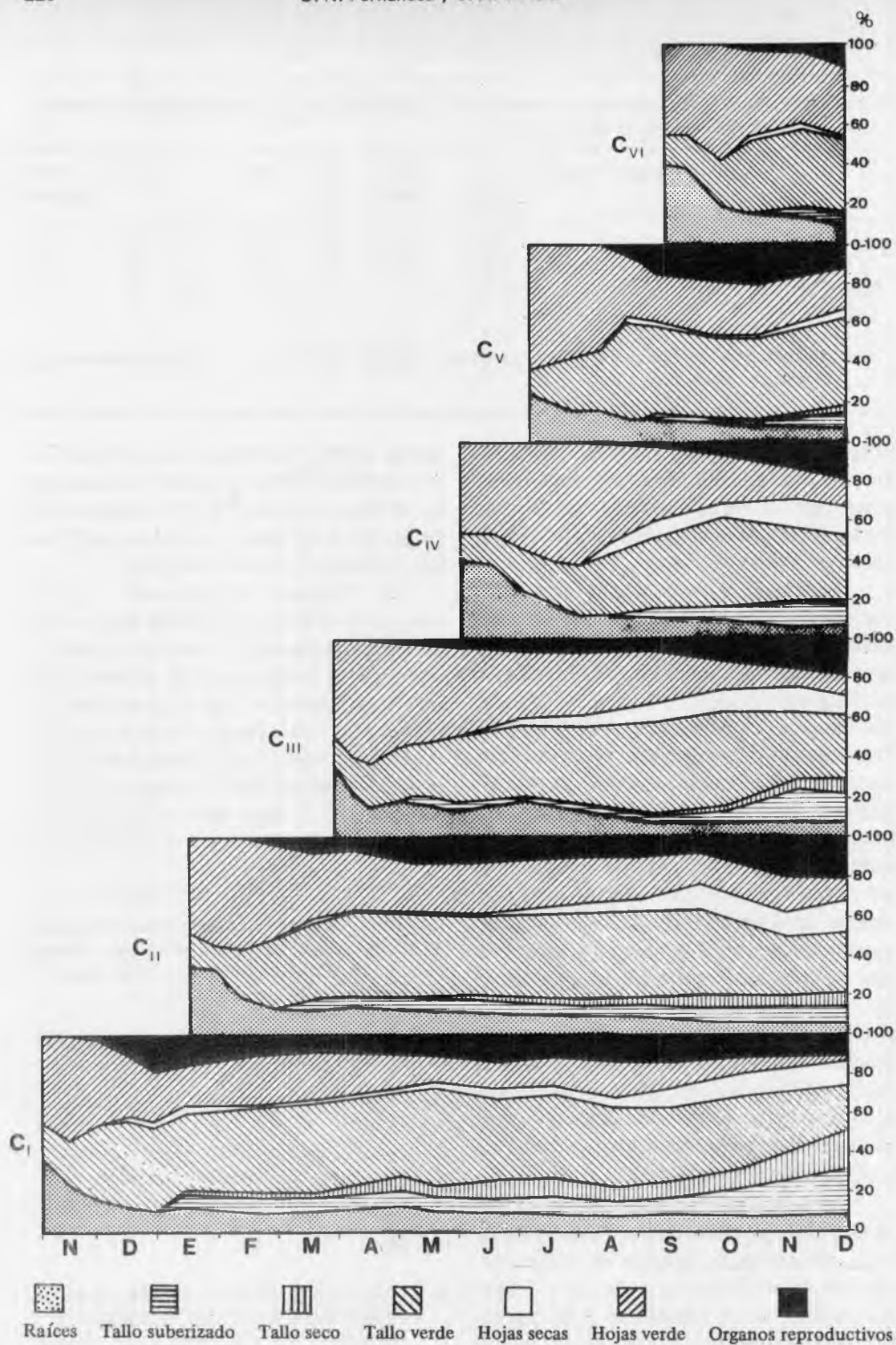


Figura 4: Partición de materia seca en plantas de *Senecio madagascariensis* pertenecientes a las cohortes I (C<sub>I</sub>); II (C<sub>II</sub>); III (C<sub>III</sub>); IV (C<sub>IV</sub>); V (C<sub>V</sub>) y VI (C<sub>VI</sub>).



## DISCUSION

Del conjunto de resultados presentados importa discutir cinco aspectos del crecimiento y la partición de materia seca que resultan relevantes en relación con la estrategia adaptativa de esta especie.

Un primer punto a considerar está referido al análisis del crecimiento. Precisamente, la importancia de conocer los valores que toman los diferentes índices de crecimiento de una especie, está en la posibilidad de compararlos (como se hace en el Cuadro 7), a fin de evaluar el significado adaptativo de las potencialidades de una especie. Bradshaw *et al.* (1964) y Parson (1968) asociaron las especies con altos valores de  $R_w$  con ambientes muy productivos (estrategias competitiva y ruderal de Grime, 1977). Los altos  $R_w$  permiten respuestas rápidas -por ejemplo en el crecimiento en altura, en la extensión radicular o en área foliar- incluso ante variaciones ambientales de escasa duración que lleguen a afectar la oferta de recursos. Este comportamiento confiere a una planta la capacidad para efectuar una explotación "oportunistamente" de los recursos, atributo típico de especies colonizadoras (Harper, 1977).

Por el contrario, las especies con bajos  $R_w$  son más frecuentes en ambientes poco productivos, que padecen deficiencias crónicas. En tales circunstancias un crecimiento lento tiene el valor adaptativo de impedir un rápido agotamiento de recursos en las pocas

oportunidades en que los mismos están disponibles, permitiendo la supervivencia de las especies durante períodos prolongados de escasez.

Otro aspecto interesante resulta de analizar la relación entre la biomasa aérea y la subterránea (relación pie/raíz). La alta relación encontrada en *Senecio madagascariensis* es un indicio de que en términos de economía de agua, la escasa asignación de asimilatos a los órganos de absorción debe estar compensada por características de xerofitismo foliar y caulinar (suberificación), proliferación de raíces adventicias, y una distribución subsuperficial del sistema radicular que le permite captar con eficiencia el agua proveniente de lluvias pequeñas y esporádicas (Epstein, 1973; Wieland y Bazzaz, 1975).

Por otra parte, en este caso, los bajos valores observados en el  $\%R$  permiten suponer que difícilmente las raíces tengan un papel importante en el almacenamiento temporario de asimilatos. Esa función seguramente le está reservada a la parte inferior del tallo y a las ramas más viejas, ya que con frecuencia se ve como a partir de estos órganos enraizados se regenera completamente toda la estructura aérea.

Una tercera cuestión de interés resulta al considerar las variaciones del peso específico foliar a nivel de la planta entera. Aún cuando no puede descartarse una activa movilización de asimilatos hacia los sitios de crecimiento, es una situación común que los valores de PEF sean más bajos en las hojas jóvenes

CUADRO 7: Comparación del índice de crecimiento relativo ( $R_w$ ) y de la eficiencia de asimilación neta (E) calculados para algunas especies de malezas que crecieron en condiciones de campo (se indican los valores extremos observados en cada caso).

Especie	$R_w$	E	Referencia
	( $g \cdot g^{-1} \cdot sem.^{-1}$ )	( $g \cdot dm^{-2} \cdot sem.^{-1}$ )	
<i>Portulaca oleracea</i>	0,40-0,60	0,73-1,17	Zimmerman, 1976
<i>Polygonum persicaria</i>	0,69-0,86	0,21-0,62	Hammerton, 1965
<i>Senecio madagascariensis</i>	0,29-0,65	0,21-0,67	Este trabajo

Nota: Los valores de  $R_w$  y E correspondientes a *Senecio madagascariensis*, han sido tomados del Cuadro 5.

nes. Ahora bien, cuando las hojas alcanzan el estado de desarrollo en que pasan a contribuir activamente en el proceso de ganancia neta de carbono, el PEF permite caracterizar distintos tipos de adaptaciones, particularmente en plantas de ambientes áridos. Por ejemplo, las plantas esclerófilas *arido-activas* (que conservan sus tejidos fotosintetizantes durante los períodos de deficiencias hídricas) tienen un PEF de 10 a 12 mg/cm<sup>2</sup>, en tanto que en las plantas herbáceas *arido-pasivas* (que en general pasan el período desfavorable sin actividad asimilatoria), es de alrededor de 4 mg/cm<sup>2</sup>. En este trabajo las plantas más viejas (cohorte I) alcanzaron valores de PEF superiores a 7 mg/cm<sup>2</sup>, los que son mayores a los observados en especies arbustivas y herbáceas perennes de zonas áridas (Deputit y Caldwell, 1975) y comparables a los de algunas especies del género *Lupinus* que habitan litorales marinos (Pitelka, 1977).

Los incrementos del PEF, por otra parte, han sido atribuidos a aumentos en la proporción de tejidos foliares no fotosintéticos, lo que en algunos casos, está asociado a una reducción en la tasa máxima de fotosíntesis (Fisher y Turner, 1978; Orians y Solbrig, 1977; Pitelka, 1977). Sin embargo hay abundantes evidencias (por ejemplo en *Dactylis glomerata*, Treharne y Eagles, 1970; alfalfa, Wolf y Blazer, 1972; Ku y Hunt, 1973; *Lolium*, Charles-Edwards y Sawyer, 1979; *Capsicum*, Steer, 1971; soja, Bowes *et al.*, 1972) sobre la existencia de una relación positiva entre PEF y E, por lo menos en un rango bastante amplio del peso específico foliar.

En relación con el esfuerzo reproductivo, cabe señalar que los valores hallados para *Senecio madagascariensis* caen dentro del rango en el que se hallan comprendidas distintas especies de malezas perennes herbáceas, algunas de las cuales poseen además propagación vegetativa como *Helianthus laetiflorus* (Gaines *et al.*, 1974), y por debajo del correspondiente a especies monocárpicas efímeras como *Senecio vulgaris* (26-27 por ciento, Harper y Ogden, 1970), *Medicago lupulina* (31 por ciento, Turkington y Cavers, 1978) o *Polygonum cascadenense* (30 a 70 por

ciento, Hickman, 1975). Este hecho será analizado en más detalle en un próximo trabajo (Fernández y Verona, en preparación), en el que se aborda centralmente el estudio de las características reproductivas de esta especie.

Finalmente, de la confrontación entre las observaciones efectuadas sobre los individuos trasplantados y los de implantación natural surgen dos cuestiones interesantes. En primer término, puede inferirse que las condiciones ambientales imperantes alrededor del momento de la emergencia de las plántulas e inmediatamente después, generan cambios sustanciales en la morfología de las plantas y en la partición de asimilatos entre las diferentes partes de las mismas (Cuadro 5).

El que las plantas nacidas en el campo hayan demorado prácticamente el doble de tiempo para alcanzar el estadio de plántula tipo, que las que lo hicieron en el invernáculo, está indicando que, para las primeras, las condiciones de crecimiento fueron menos favorables. En gran medida esto puede explicarse por los efectos de interferencia producidos sobre la maleza por la vegetación de la pastura que tal vez condicionó la respuesta observada en términos del R<sub>A</sub>, el cual como se comentó antes, resultó relativamente alto.

Esto concuerda con las observaciones realizadas por Abrahamsom y Gadgil (1973) sobre especies de *Solidago* respecto a que frente a la competencia por luz con plantas de mayor porte, una especie prioriza el crecimiento de su área foliar, asignando una mayor proporción de asimilatos a las hojas. En segundo término, parece relevante el hecho de que aún cuando los individuos trasplantados no estaban fisiológica y morfológicamente aclimatados a su nuevo hábitat, su crecimiento y desarrollo no mostraron alteraciones importantes frente a los fuertes cambios experimentados en las condiciones ambientales, sobreviviendo al trasplante casi la totalidad de los individuos. Sin embargo, cabe esperar resultados muy diferentes, en términos de supervivencia y crecimiento, si el trasplante se realizara en condiciones más competitivas para las plantas.

## Implicancias ecológicas

Sintetizando, puede decirse que *Senecio madagascariensis* es capaz de efectuar una rápida y eficiente utilización de recursos, sobre todo durante los estadios juveniles.

Además, puede mantener un balance de carbono favorable aún bajo condiciones excepcionalmente deficitarias en cuanto al balance hídrico, como las registradas durante el período de estudio (ver Figura 1 y Cousillas y Vidal, 1979). La partición de materia seca mostró un patrón poco variable entre las distintas cohortes, ubicando a esta maleza entre las mesófitas anuales en cuanto a la relación entre partes aéreas y raíz. Sin embargo, a diferencia con estas especies, *Senecio madagascariensis* asignan la mayor parte de los asimilatos a la construcción de una importante estructura de sostén y almacenamiento. Lo anterior representa una característica valiosa para la supervivencia, ya sea considerando las ventajas competitivas que otorga, como la posibilidad de tomar parte activa en el proceso de rejuvenecimiento asociado este último, al hábito decumbente de ramas capaces de emitir raíces adventicias y a un "banco" de yemas numeroso. Como contraparte, tanto los bajos porcentajes de asimilatos asignados a la raíz, como las proporciones decrecientes en tejidos fotosintéticos, están seguramente relacionados a la decrepitud de las plantas, aún cuando esto pueda estar compensado en parte por características de xerofitismo y algún incremento en la eficiencia fotosintética. A lo anterior cabe agregar, como lo destacara Monsi (1968), la desventaja que representa para las especies con hojas deciduas, como *Senecio madagascariensis*, tener que afrontar el "costo de reposición" del follaje, cada nueva estación de crecimiento (véase también Orians y Solbrig, 1977).

En relación con las implicancias ecológicas comentadas, pueden considerarse como líneas de investigación promisorias, aquellas que permiten analizar en forma causal las relaciones entre modificaciones del patrón de partición de asimilatos, y la productividad y longevidad de *Senecio madagascariensis*.

## CONCLUSIONES

En *Senecio madagascariensis*, tanto el crecimiento en peso seco como en área foliar están fuertemente ligados al momento del año en que se establecen las plantas. Los efectos ambientales están mediados por cambios en la eficiencia de asimilación neta y en la morfogénesis foliar (variaciones del peso específico foliar).

El patrón de partición de materia seca fue poco afectado por el momento de implantación excepto en lo concerniente al esfuerzo reproductivo, caracterizándose por el predominio creciente de las estructuras de sostén y almacenamiento, a medida que las plantas avanzan en su desarrollo, una relativamente alta relación pié/raíz y una gran variabilidad en la asignación de asimilatos a la reproducción, aún dentro de una misma cohorte.

Las características del crecimiento y de la partición de materia seca observadas, son atributos que confieren tanto capacidad para captar y utilizar rápidamente los recursos ambientales, como la de tolerar restricciones prolongadas en la disponibilidad de los mismos. Esto permite explicar, al menos en parte, la aptitud de esta especie para colonizar a corto plazo ambientes severamente disturbados y para sobrevivir a la competencia de especies herbáceas en comunidades más estables.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Est. Imelda Colombo el asesoramiento brindado durante el análisis y computación de los resultados.

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, el que a través de las instalaciones, equipos y personal de la E.E.R.A. Balcarce, hizo posible la realización del presente trabajo.

## BIBLIOGRAFIA

- 1) Abrahamson, W. G. and M. Gadgil, 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, *Compositae*). *Amer. Natur.* 107: 651-661.
- 2) Bostock, S. J. and R. A. Benton, 1979. The reproductive strategies of five perennial compositae. *J. Ecol.* 67: 91-107.
- 3) Bowes, G., W. L. Ogren and R. H. Hageman, 1972. Light saturation, photosynthesis rate, Ru-DP carboxilasa activity and specific leaf weight in soybean under different light intensities. *Crop Sci.* 12: 77-79.
- 4) Bradshaw, A. D.; M. J. Chadwick; D. Jowett and R. W. Snaydon, 1964. Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. *J. Ecol.* 52: 665-676.
- 5) Bravo, A. W., 1980. Estrategias reproductivas en anuales de dunas. Tesis Lic. Biol., Universidad Católica de Chile.
- 6) Brouillet, L. and J. P. Simon, 1979. Resources allocation and phenology of two species of *Aster* (*Asteraceae*) and their hybrid. *Can. J. Bot.* 57: 1792-1799.
- 7) Charles-Edwards, D. A. and F. I. Sant, 1974. Leaf photosynthetic activity in six temperate grass varieties grown in contrasting light and temperature environments. *J. Exp. Bot.* 25: 715-724.
- 8) Cody, M. L., 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* (Lancaster) 20: 174-184.
- 9) Cousillas, C. F. y N. A. Vidal, 1979. Análisis de la situación meteorológica ocurrida en Balcarce desde el mes de mayo hasta el 15 de noviembre de 1979. Pub. Int. E.E.R.A. Balcarce, INTA Balcarce.
- 10) Depuit, E. J. and M. M. Caldwell, 1975. Gas exchange of three cool semidesert species in relation to temperature and water stress. *J. Ecol.* 63: 835-858.
- 11) Epstein, E., 1973. Roots. *Scientific American* 228: 48-61.
- 12) Fernández, O. N. y C. A. Verona (en preparación). Características reproductivas de *Senecio madagascariensis* Poiré (*Compositae*).
- 13) Fischer, R. A. and N. C. Turner, 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29: 277-317.
- 14) Gadgil, M. and O. T. Solbrig, 1972. The concept of *r* and *K* selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.* 106: 14-31.
- 15) Gaines, M. S.; K. J. Vogt; J. L. Hamrick and J. Caldwell, 1974. Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers (*Helianthus*) *Amer. Natur.* 108: 889-894.
- 16) Grime, J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* 107: 1169-1194.
- 17) Grime, J. P. and R. Hunt, 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.
- 18) Hammerton, J. L., 1965. Studies on weed species of the genus *Polygonum* L. I. Physiological variations within *Polygonum persicaria* L. *Weed Res.* 5: 13-26.
- 19) Harper, J. L., 1967. A darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55: 247-270.
- 20) Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press. New York.
- 21) Harper, J. L., and J. Ogden, 1970. The reproductive strategies of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris*. L. *J. Ecol.* 58: 681-698.
- 22) Harris, G. R. and P. H. Lovell, 1980. Growth and reproductive strategy in *Veronica* spp. *Ann. Bot.* 45: 447-458.
- 23) Hickman, J. C., 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (*Polygonaceae*). *J. Ecol.* 63: 689-701.
- 24) Hughes, A. P. and K. E. Cockshull, 1971. The effects of light intensity and carbon dioxide on the growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne. *Ann. Bot.* 35: 899-914.
- 25) Hunt, R., 1978. Plant Growth analysis. Studies in Biology Nº 96. Edward Arnold, Londres.
- 26) Ku, S. B. and L. A. Hunt, 1973. Effects of temperature on the morphology and photosynthetic activity of newly matured leaves of alfalfa. *Can. J. Bot.* 51: 1907-1916.
- 27) Mc Naughton, S. J., 1975. *r* and *K* selection in *Typha*. *Amer. Natur.* 109: 251-261.
- 28) Monsi, N., 1968. Mathematical models of plant communities, In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. F. Eckard (ed) UNESCO. Paris.
- 29) Ogden, J., 1968. Studies on reproductive strategies with particular reference to selected *Compositae*. Ph. D. Thesis. University of Wales.
- 30) Orians, G. H. and O. T. Solbrig, 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *Amer. Natur.* 111: 677-690.
- 31) Parsons, R. F., 1968. The significance of growth rate comparison for plant ecology. *Amer. Natur.* 102: 595-597.
- 32) Pitelka, L., 1977. Comparative energy allocation in annual and perennial *Lupinus* (*Leguminosae*) *Ecology* 58: 1055-1065.
- 33) Primack, R. B., 1979. Reproductive effort in

- annual and perennial species of *Plantago* (*Plantaginaceae*). *Amer. Natur.* 114: 51-62.
- 34) Rapoport, E. H. y B. Lrausal, 1979. Tácticas y estrategias r, K, y S.O.S. In Tópicos de ecología contemporánea. J. Rabinovich y G. Halffter (eds.). Fondo de Cultura Económica. México.
- 35) Steer, B. T., 1971. The dynamics of leaf growth and photosynthetic capacity in *Capsicum frutescens* L. *Ann. Bot.* 35: 1003-1015.
- 36) Struik, G. J. and J. R. Bray, 1970. Root/shoot ratios of native forest herbs and *Zea mays* at different soil moisture levels. *Ecology* 51: 892-893.
- 37) Treharne, K. D. and C. F. Eagles, 1970. Effect of temperature on photosynthetic activity of climatic races of *Dactylis glomerata* L. *Photosynthetical* 4: 107-117.
- 38) Turkington, R. A. and P. B. Cavers, 1978. Reproductive strategies and growth patterns in four legumes. *Can. J. Bot.* 56: 413-416.
- 39) van Andel, J. and F. Vera, 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *J. Ecol.* 65: 747-758.
- 40) Verona, C. A., O. N. Fernández, L. Montes y S. I. Alonso, 1982. Problemática agroecológica y biología de *Senecio madagascariensis* Poir. (*Compositae*). *Ecología* 7: 17-30.
- 41) Wieland, N. K. and F. A. Bazzaz, 1975. Physiological ecology of three codominant successional annuals. *Ecology* 56: 681-688.
- 42) Wilbur, H. M., 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*. *J. Ecol.* 64: 223-240.
- 43) Wilbur, H. M., 1977. Propagule size, number and dispersion pattern in *Ambrystoma* and *Asclepias*. *Amer. Natur.* 111: 43-68.
- 44) Wolf, D. D. and R. E. Blazer, 1972. Growth rate and physiology of lucerne as influenced by canopy and light. *Crop Sci.* 12: 26-28.
- 45) Zimmerman, C. A., 1976. Growth characteristics of weediness in *Portulaca oleracea* L. *Ecology* 57: 964-964.
-