

CARACTERISTICAS REPRODUCTIVAS DE *Senecio madagascariensis* Poirlet (*Compositae*) *

O. N. Fernández y C. A. Verona (1)

Recibido: 1/8/83
Aceptado: 30/3/84

RESUMEN

Senecio madagascariensis se presenta como una especie invasora de elevada plasticidad ecológica, lo que sugiere una alta capacidad para adecuar su estrategia reproductiva a los diferentes ambientes que coloniza. Esta capacidad comprende variaciones en su esfuerzo reproductivo y en los componentes de la producción de semillas. En este trabajo se analizan tales variaciones como respuesta a cambios en las condiciones ambientales y en relación con el crecimiento de los individuos.

La época de implantación afectó la longitud del período pre-reproductivo, la fenología reproductiva y la evolución del esfuerzo reproductivo, determinando distintas estrategias de utilización de recursos. El componente reproductivo más afectado por la época de implantación, fue el número de capítulos por eje florífero, mientras que el número de ejes floríferos por planta dependió en mayor medida de la edad de la planta.

No se observaron diferencias en el peso medio de los achenios, ni en los porcentajes de materia seca encontrados en distintas partes de las inflorescencias. Por el contrario, el esfuerzo reproductivo fue sumamente variable, frente a todos los factores considerados en este trabajo.

El amplio rango de respuestas en la mayoría de las características analizadas es considerado como un atributo fundamental en la historia de vida de *Senecio madagascariensis* ya que permitiría a esta especie expresar diferentes comportamientos demográficos en concomitancia con cambios temporales y espaciales de los sistemas en que se establecen sus poblaciones.

REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF *Senecio madagascariensis* Poirlet (*Compositae*)

SUMMARY

Senecio madagascariensis appears as an invader with a significant ecological plasticity, suggesting a high ability to adjust its reproductive strategy to the colonized habitat. This ability involves changes in reproductive effort, seed yield components and phenology in response to environmental conditions that affect the growth and development of the individuals. This work was conducted to study such changes when growing conditions were affected by planting time, climatic conditions and population density.

Planting time affected the length of the pre-reproductive stage, the phenology and the evolution of the reproductive effort during the plant growth, determining different strategies of resources allocation. The number of capitula per reproducing branch was the most affected component while the number of different order branches was mainly dependent on the plant age. More suitable growing conditions and lower densities enhanced the reproductive effort.

Mean seed weight and proportions of dry matter in different parts of the inflorescences were constant.

The wide range of responses in most of the studied reproductive traits was considered as a fundamental attribute of the life history of *Senecio madagascariensis* since it would allow to express different demographic behaviours according to temporal and spatial variations in the invaded systems.

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

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

INTRODUCCION

El conocimiento de las variaciones cuali y cuantitativas de las características reproductivas de una planta, es fundamental para comprender los procesos que regulan la producción de su descendencia, y consecuentemente, el crecimiento de sus poblaciones.

Atributos tales como la cantidad de semillas que produce un individuo, la cronología de la diseminación durante su vida, las características de sus disemínulos -que en conjunto conforman la "estrategia reproductiva" de una especie (Harper, 1967; Ogden, 1968)- llevan impreso un profundo significado adaptativo. Mediante su comprensión es posible interpretar causalmente el comportamiento de sus poblaciones, cuando éstas se establecen en diferentes circunstancias ecológicas (cenopoblaciones de Rabotnov, 1969).

El esfuerzo reproductivo de las plantas (Ogden *op. cit.*) tiene componentes cualitativos y cuantitativos, siendo los primeros de mayor heredabilidad que los últimos (Harper, 1977). Entre los atributos cualitativos se cuentan el peso de los disemínulos y las características asociadas a la dispersión de los mismos (por ejemplo, la longitud del papus en las compuestas; Bradshaw, 1965; Pamblad, 1968; Harper, Lovell y Moore, 1970; Wilbur, 1976; Werner y Platt, 1976). Los otros, también denominados componentes reproductivos o componentes del rendimiento, reflejan en mayor medida los efectos del ambiente, mediante cambios en el número de semillas que produce una planta o población (Adams, 1967; Stebbins, 1971). El análisis de las variaciones de los componentes reproductivos, permite entender la naturaleza de las respuestas denominadas plásticas, que se observan frente a cambios en la densidad poblacional (fecundidad denso-dependiente).

El carácter compensatorio observado en la variación de los componentes reproductivos (Adams, 1967; Primack, 1978; Primack *et al.*, 1981) determina la existencia de un mecanismo amortiguador de las fluctuaciones ambientales, de modo tal que las mismas

no alcanzan a afectar sensiblemente al peso medio de los disemínulos, carácter de reconocido valor adaptativo (Pamblad, 1968; Baker, 1972). De este modo puede explicarse la relativa constancia de este componente, principalmente en especies de crecimiento indeterminado en comparación con las de crecimiento determinado (Harper, 1977). No obstante, ambos grupos de especies pueden mostrar variaciones del peso medio de semillas, aún dentro de una misma infrutescencia, lo que se ha atribuido a la competencia por nutrientes provistos por la planta madre (Wood *et al.*, 1977). De cualquier manera, tanto la amplitud del rango de variación de ese componente, como el polimorfismo somático observado en las semillas, parecen ser consecuencias de la selección natural (Roberts y Feast, 1973; Stebbins, 1971; Harper, 1977), ejercida principalmente por la competencia, la depredación y la frecuencia y grado de disturbios ambientales.

La teoría de selección *r-K* (MacArthur y Wilson, 1967) predice que los genotipos seleccionados bajo un régimen de selección *r*, realizan un esfuerzo reproductivo relativamente alto, el que es particionado en una prole numerosa de individuos pequeños (disemínulos, en las plantas). Lo contrario sucedería bajo un régimen de selección *K* (Pianka, 1970). Sin embargo, aún cuando esta predicción ha sido corroborada en gran número de especies animales y vegetales, los ejemplos que escapan a la misma no son pocos entre las últimas (Pitelka, 1977; Andel y Vera, 1977; Watkinson y Harper, 1978). En las plantas no siempre existe, como en los animales, una relación directa entre el esfuerzo reproductivo y la cantidad de descendientes que produce un individuo. De aquí que, como lo destacó Kawano (1981), sea importante considerar tanto la magnitud del esfuerzo reproductivo, como la capacidad reproductiva de una población. Este autor puso de manifiesto además, los riesgos que implican formular conclusiones acerca de la estrategia reproductiva de una población, basadas sólo en una de esas características, y sin

tomar en cuenta los siguientes aspectos: distribución ecológica, modalidades reproductivas, mecanismos de dispersión, y los patrones de supervivencia (junto a los factores de mortalidad comprometidos).

Dentro del marco teórico precedente, y considerando que *Senecio madagascariensis* se presenta como una especie de extrema plasticidad ecológica (Verona *et al.*, 1982), se planteó la necesidad de estudiar las variaciones fenotípicas en su estrategia reproductiva. A tal fin se analizaron los efectos ambientales y los relacionados con la edad y estado de desarrollo de los individuos, sobre los componentes reproductivos, la fenología reproductiva y el esfuerzo reproductivo. Lo anterior, además de constituir el objetivo específico de este trabajo, se ha considerado una etapa preliminar a la formulación de modelos demográficos para esta maleza, a través de lo que se espera explicar y predecir el funcionamiento de sus cenopoblaciones, en los diferentes sistemas que invade.

MATERIALES Y METODOS

Las observaciones que se detallan a continuación fueron realizadas sobre plantas de *Senecio madagascariensis* pertenecientes a poblaciones naturales o trasplantadas. Las primeras se establecieron en forma espontánea durante 1978 y 1979, en una pastura polifítica muy degradada por el pastoreo de vacunos, y estaban acompañadas por una vegetación gramínea dominada por *Lolium perenne*. Las poblaciones trasplantadas, una el 2/11/78 ("cohorte primaveral") y otra el 20/3/79 ("cohorte otoñal"), fueron las mismas empleadas en un estudio anterior (cohortes I y III, en Fernández y Verona, 1983; véase este trabajo para detalles metodológicos sobre condiciones experimentales y procedimientos seguidos en la toma de datos).

Componentes reproductivos

Sobre 10 individuos de cada una de las cohortes trasplantadas, se midió periódica-

mente la evolución del número de ejes floríferos, discriminados por orden de ramificación (R_i), y el número de capítulos por planta presentes en cada momento. A partir de estos datos, se calculó el número de capítulos por eje florífero (= N^o capítulos sobre ejes de orden i/N^o de ejes de orden i). Sobre muestras de 10 capítulos tomados al azar en la cohorte primavera, se determinó el número de ovarios por capítulo y el porcentaje de ovarios fértiles, diferenciando para ello los ovarios no viables (sin pigmentación ni consistencia). Se determinó el peso seco medio por aquenio tomando en cada oportunidad el peso seco de 3 muestras de 500 aquenios cada una, recolectados al azar en ambas cohortes, las que fueron secadas a 60-70°C durante no menos de 48 horas.

Fenología reproductiva

Se siguió la dinámica de las poblaciones de capítulos en plantas de las cohortes trasplantadas, reconociéndose 6 estadios de desarrollo de estas inflorescencias, a saber:

- F1: primordios de capítulos, hasta flósculos visibles;
- F2: desde flósculos visibles, hasta mitad de las lígulas de las flores radiales desplegadas;
- F3: desde más de la mitad de las lígulas desplegadas, hasta flósculos de color castaño (post-fecundación);
- F4: desde post-fecundación hasta papus visible;
- F5: capítulos en diseminación y receptáculos vacíos;
- F6: capítulos muertos antes de completar su desarrollo.

Se determinaron las proporciones de capítulos en cada estadio, en las fechas en que se midió el esfuerzo reproductivo, promediando los valores correspondientes a 4 plantas de cada corte. Se anotó, además, la longitud del período pre-reproductivo en cada caso,

así como el peso seco medio y el área foliar media por planta, correspondientes a la fecha de comienzo de la fase reproductiva (primordios visibles) y de la diseminación (primeros receptáculos vacíos).

Análisis del esfuerzo reproductivo

El esfuerzo reproductivo (ER) se calculó como la proporción de la biomasa total (área y subterránea), en peso seco, correspondiente a las inflorescencias (F1 a F6). Los valores observados, tanto en las poblaciones naturales como en las trasplantadas, fueron corregidos adicionando las pérdidas por abscisión de estructuras florales y por diseminación. Estas fueron estimadas a partir de la diferencia entre el peso seco medio de receptáculos vacíos y el de capítulos en el estadio F4 (peso seco máximo). La relación entre el ER y la densidad fue estudiada en la población natural establecida en mayo de 1979, dentro de la cual se delimitaron 9 planteles que variaban en su densidad entre 75 y 1.460 plantas por metro cuadrado. El ER referido a cada plantel se midió sobre 5 plantas representativas de cada situación, en 3 fechas sucesivas (4/9/79; 25/9/79; 11/10/79). La comparación de valores de ER entre la población natural establecida durante 1978 con los de la población de 1979, se efectuó, utilizando 30 individuos de cada población elegidos de manera de cubrir el rango de variación de tamaño de planta observado.

Se analizó además, la partición del ER entre los distintos componentes de las inflorescencias: receptáculos, restos florales (incluyendo el *pappus*) y aquenios. Estas partes fueron secadas y pesadas, procediéndose como se indicó antes para los aquenios. El análisis se efectuó sobre 5 muestras de 20 capítulos cada una, tomados al azar en las poblaciones naturales y trasplantadas, eligiendo los que se encontraban en un estado avanzado de post-fecundación (F4; poco antes de la inflexión completa del receptáculo; momento en que las pérdidas de restos florales son mínimas).

RESULTADOS

La evolución del número de capítulos por planta fue afectada por la época de implantación (Figura 1). El análisis del comporta-

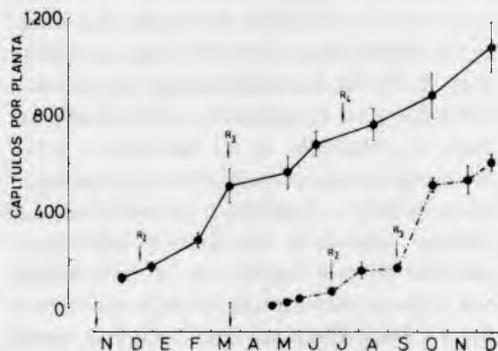


Figura 1: Evolución del número de capítulos por planta en la cohorte otoñal (línea cortada) y la cohorte primaveral (línea continua). Se señalan con flechas los momentos en que comienza la floración en ejes de segundo (R2), tercero (R3) y cuarto orden (R4), así como las fechas de trasplante (T). Los segmentos verticales indican ± 1 error estándar.

miento diferencial de las cohortes primaveral y otoñal se realizó considerando las variaciones del número medio de ejes floríferos en cada orden de ramificación, y el número medio de capítulos por eje florífero (Cuadro 1, a y b). En el Cuadro 1 puede observarse que la variable mencionada en primer término mostró escasas diferencias entre las cohortes, tendiendo a valores superiores en la cohorte otoñal. Las principales diferencias se observaron en el número medio de capítulos por eje, que fue superior en la cohorte primaveral excepto en los ejes de tercer orden. En este caso la cohorte otoñal supera en más de un 25 por ciento a la anterior. Esta diferencia, sumada al elevado número de ejes de ese mismo orden, determinó un crecimiento de tipo exponencial en el número de capítulos por planta en la primavera (Figura 1).

CUADRO 1: a) Número de ejes floríferos y b) Número de capítulos por eje florífero, en plantas de las cohortes primaveral (P) y otoñal (O). Ro (= eje principal), R1, R2, R3, R4 indican el orden de ramificación. Con + y NS se indican diferencias significativas y no significativas ($P \leq 0,05$), respectivamente.

a)	Cohorte	Ro	R1	R2	R3	R4
	P	1	14 ± 1	71 ± 4	215 ± 26	341 ± 36
	O	1	17 ± 1	75 ± 7	255 ± 25	-
			+	NS	NS	
b)	Cohorte	Ro	R1	R2	R3	R4
	P	11 ± 1	7,7 ± 0,8	5,5 ± 0,2	1,9 ± 0,1	0,6 ± 0,1
	O	8 ± 2	2,1 ± 0,3	1,4 ± 0,2	2,4 ± 0,2	-
		NS	+	+	+	

El número de ovarios por capítulo en plantas de la cohorte primaveral, mostró una tendencia declinante con la edad de los individuos (Figura 2): desde un máximo de 113 ± 4 , en capítulos desarrollados sobre el eje principal y ramas primarias, hasta un mínimo de 83 ± 2 , en capítulos de ramas de tercero y cuarto orden. Por su parte, el por-

centaje de ovarios fértiles, en las mismas plantas, tendió a aumentar durante el transcurso de cada pulso de floración (diciembre a marzo y junio a noviembre, Figura 2), no observándose una relación simple entre esta característica y la edad de las plantas.

El análisis de correlaciones entre el número de capítulos por planta con el número de ovarios por capítulo y el porcentaje de ovarios fértiles, sólo arrojó resultados significativos ($P \leq 0,01$) entre los dos primeros componentes ($r = -0,82$).

Como consecuencia de las variaciones señaladas, el número de aquenios por capítulo osciló entre valores extremos de 22 ± 4 y 98 ± 3 , con un promedio de 60 ± 7 . El peso seco medio de estos frutos, recolectados en plantas de las dos cohortes estudiadas, se ubicó entre valores extremos de 123 ± 3 y 159 ± 4 μg , con un promedio de 137 ± 2 μg (correspondiente a un total de 27 muestras). No se observó en este componente ningún patrón de variación ni diferencias significativas entre las cohortes.

Las plantas de las diferentes cohortes difirieron ($P \leq 0,01$) tanto en la longitud del período pre-reproductivo como en el peso seco total y en el área foliar por planta al co-

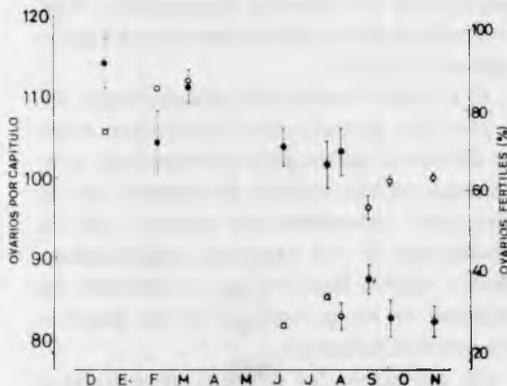


Figura 2: Variación del número de ovarios por capítulo (●) y del porcentaje de ovarios fértiles (○) en plantas de la cohorte primaveral. Los segmentos verticales indican ± 1 error estándar.

CUADRO 2. Longitud del período pre-reproductivo, medido desde emergencia hasta comienzo de floración (C_f) y comienzo de diseminación (C_d), y peso seco (W) y área foliar (A) por planta (promedio de 10 plantas) en C_f , en las cohortes primaveral (P) y otoñal (O). Con + se indican diferencias significativas ($P \leq 0,05$)

Cohorte	C_f (días)	C_d (días)	W (mg)	A (cm^2)
P	59	78	1.423 ± 107	143 ± 26
O	78	121	2.906 ± 366	310 ± 35
			+	+

menzar la fase reproductiva (Cuadro 2). En ambas cohortes, la floración y fructificación se prolongaron sin interrupción desde su comienzo hasta la finalización del estudio. No obstante, se observaron variaciones en el predominio de los diferentes estadios de desarrollo de las inflorescencias, los que estuvieron relacionados con los pulsos de floración y los períodos de desarrollo reproductivo más lento, durante el invierno (Figura 3). En

durante el verano, en la cohorte primaveral, y la gradual caída durante el invierno en la otoñal. En este último caso se observó además, una elevada mortalidad de capítulos al comienzo de la primavera, principalmente de aquellos ya fecundados (**F4**) y que se encontraban parasitados por trips (estos insectos se alimentan de los ovarios en crecimiento). Por otra parte, el aumento del porcentaje de capítulos muertos observado a fines de la primavera de 1979 en la cohorte primaveral, estuvo principalmente ligado a la mortalidad de primordios (**F1**).

El desarrollo de los capítulos fue acompañado por un aumento en su peso seco (Cuadro 3), anotándose los valores máximos en el estadio **F4**. Si bien los pesos fueron siempre mayores en las cohortes trasplantadas, sólo en el estadio **F4** las diferencias fueron significativas ($P \leq 0,05$).

El Cuadro 4 resume las observaciones sobre la partición del esfuerzo reproductivo entre las diferentes partes de la inflorescencia consideradas en este trabajo. Al respecto, no se observaron diferencias en relación con la procedencia de los capítulos, registrándose además valores bajos en los coeficientes de variación de los porcentajes de las distintas fracciones (Cuadro 4).

La evolución del esfuerzo reproductivo durante el crecimiento de las plantas trasplantadas mostró patrones disímiles en relación con la época de implantación (Figura 4). En la cohorte primaveral se observó un pico en la asignación de materia seca a órganos re-

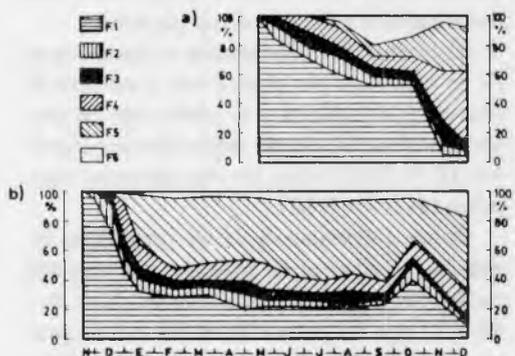


Figura 3: Variación de los porcentajes de capítulos en diferentes estadios de desarrollo (F_1 a F_6 , definidos en Materiales y Métodos). a) cohorte otoñal y b) cohorte primaveral.

la Figura 3 puede observarse una marcada diferencia en la velocidad con que maduran los primordios de inflorescencia (**F1**) entre las dos cohortes. Esto queda ilustrado por una rápida declinación en la proporción de **F1**

CUADRO 3: Peso seco medio por capítulo (mg) en diferentes estadios de desarrollo (F1 a F5; definidos en Materiales y Métodos). Los valores entre paréntesis indican los números de capítulos a los que se refieren los promedios, los que fueron recolectados sobre 5 plantas de cada procedencia, con floración en ejes primarios y secundarios. Para el cálculo de los promedios y la comparación entre procedencias se utilizaron los pesos medios de los capítulos en distintos estadios recolectados sobre cada planta. Con + y NS se indican diferencias significativas ($P \leq 0,05$) y no significativas, respectivamente.

Procedencia	F1	F2	F3	F4	F5
Poblaciones naturales	1,95 ± 0,03 (857)	9,40 ± 0,76 (136)	14,30 ± 0,82 (171)	16,25 ± 0,41 (539)	3,70 ± 0,13 (366)
Poblaciones trasplantadas	2,33 ± 0,25 (817)	10,87 ± 0,26 (172)	16,40 ± 0,74 (204)	22,87 ± 1,21 (334)	5,07 ± 0,53 (750)
	NS	NS	NS	+	NS

CUADRO 4: Partición de materia seca en capítulos en estadio F4 (definición en Materiales y Métodos). Los porcentajes son promedios de 5 muestras de 20 capítulos cada una, recolectados al azar dentro de las poblaciones cuya procedencia se indica. Con \bar{x}_{10} y CV_{10} se indican el promedio y el coeficiente de variación correspondiente a cada fracción, cuando se analizaron en forma conjunta las muestras de las distintas procedencias.

Procedencia	Receptáculos (%)	Restos florales + papus (%)	Aquenos (%)
Poblaciones naturales	30,6 ± 0,1	13,2 ± 1,2	56,2 ± 1,6
Poblaciones trasplantadas	29,8 ± 0,1	13,1 ± 0,8	57,1 ± 1,3
\bar{x}_{10}	30,2	13,1	56,7
CV_{10}	0,04	0,17	0,05

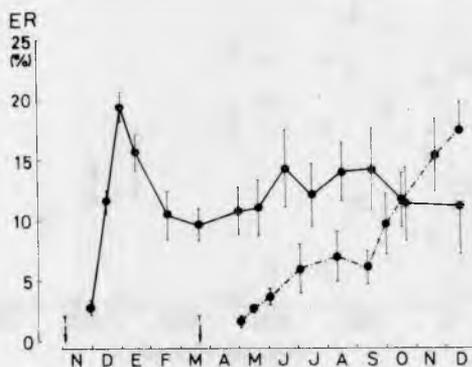


Figura 4: Variación del esfuerzo reproductivo (ER) en plantas de la cohorte primaveral (línea continua) y la cohorte otoñal (línea cortada). Se señalan con flechas las fechas de trasplante (T). Los segmentos verticales indican ± 1 error estándar.

productivos, coincidente con el primer pulso de floración (diciembre-enero) de alrededor de un 20 por ciento, para luego declinar rápidamente y ubicarse en valores comprendidos entre un 10 y un 15 por ciento. En la cohorte otoñal, el crecimiento del ER fue casi permanente excepto entre agosto y setiembre; en ese momento predominó el crecimiento de estructuras vegetativas. En ambas situaciones, y en forma análoga a lo observado con la marcha de la fenología reproductiva, las variaciones del ER estuvieron en gran medida controladas por el desarrollo de nuevos órdenes de ramificación.

El esfuerzo reproductivo de plantas pertenecientes a las poblaciones naturales, mostró

diferencias entre años, cuando se compararon individuos en similar estado de desarrollo (hasta ejes floríferos de primer orden). En la Figura 5 puede verse que las condiciones ambientales (Cuadro 5) afectaron tanto

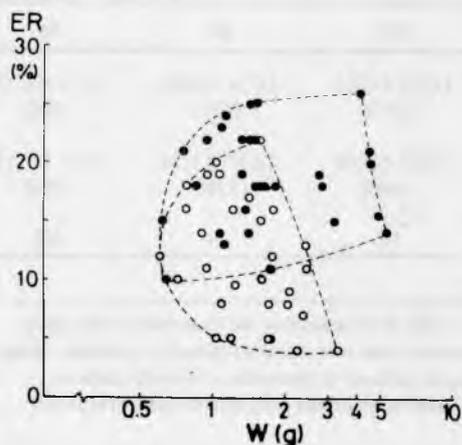


Figura 5: Diagrama de dispersión del esfuerzo reproductivo (ER) y del peso seco (W, en escala logarítmica) de plantas florecidas sobre el eje principal y ejes primarios, pertenecientes a poblaciones naturales (•) 6/11/78; (o) 11/10/79. La delimitación de los conjuntos de puntos mediante líneas de trazo es arbitraria y se incluye al sólo efecto de facilitar una rápida visualización de los mismos.

CUADRO 5: Sinopsis climática correspondiente al trimestre septiembre-octubre-noviembre, basada en datos de la Estación Agrometeorológica de la E.E.R.A. Balcarce del INTA.

	Año	
	1978	1979
Radiación global (Ly/día)	1.467,1	1.684,9
Temperatura media (°C)	13,0	12,1
Días con heladas	12	28
(+) Lluvia (mm)	244,1	150,4
(+) Evaporación (mm)	228,0	273,5

(+) acumuladas durante el período considerado.

al peso medio de los individuos como al ER medio de cada población. Además, la dispersión de esos valores estimada a través del coeficiente de variación, mostró cambios de un año a otro: en 1978, el CV para peso seco fue de 0,43 y para el ER de 0,46; en 1979, fue de 0,68 y 0,23, respectivamente, lo que también puede observarse en la figura citada.

Por último, se analizó el efecto de la densidad sobre el ER, de individuos en la población natural, a través de sucesivas determinaciones entre comienzo de floración y plena floración (Figura 6). En cada oportunidad, se observó un incremento del ER al disminuir la densidad, hasta valores máximos ubicados en densidades intermedias (alrededor de 300 plantas por metro cuadrado). En densidades superiores a 600 plantas por metro cuadrado, el incremento indicado fue más notorio con el avance de la estación reproductiva. Se observó además, en las densidades más altas, una disminución del número de plantas que se reproducían, aún cuando la densidad total de esos mismos plántulos no se modificó durante el período de observación.

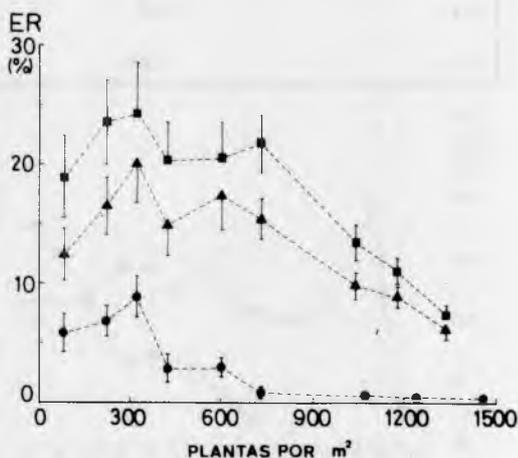


Figura 6: Evolución del esfuerzo reproductivo (ER) en relación con la densidad, en una población natural. • 4/9/79; ▲ 25/9/79; ■ 11/10/79. Los segmentos verticales indican ± 1 error estándar.

DISCUSION

En *Senecio madagascariensis*, como se esperaba de acuerdo a su modalidad de crecimiento determinado, tanto el número de capítulos como la fenología reproductiva y el esfuerzo reproductivo, estuvieron en gran medida gobernados por la secuencia de ramificación y el número de ejes caulinares que, en distintos momentos del año, alcanzaron la fase reproductiva. Sin embargo, el momento de implantación afectó escasamente la morfogénesis de estructuras caulinares en cuanto al número de ejes floríferos en cada orden de ramificación (Cuadro 1 a), y las diferencias en el comportamiento reproductivo de las cohortes trasplantadas estuvieron asociadas principalmente al número de capítulos desarrollados sobre cada eje (Cuadro 1 b). Esto último, junto a diferencias en la longitud del período juvenil y en el desarrollo fenológico, determinó que las cohortes comparadas difirieran en la modalidad de asignación de asimilatos.

Tanto el número de flores por capítulo como la fertilidad de las mismas resultaron muy probablemente afectadas por las condiciones climáticas prevalecientes durante el desarrollo de las inflorescencias. Numerosas evidencias experimentales demuestran que el aborto de ovarios y la abscisión de frutos o semillas son mecanismos adaptativos que hacen posible la regulación del potencial reproductivo de las plantas (Stephenson, 1979; 1980; Wyatt, 1980), frente a variaciones en la disponibilidad de recursos. Sumado a estos factores, la depredación de primordios por hormigas, y la de ovarios en crecimiento por trips y otros insectos no identificados, constituyen agentes de regulación importantes de la capacidad reproductiva de *Senecio madagascariensis*.

Los pesos de semillas observados, son comparables a los de plantas herbáceas adaptadas a ambientes que ofrecen buenas condiciones para el establecimiento de plántulas (Harper *et al.*, 1970; Baker, 1972; Werner y Platt, 1976). Las escasas variaciones observa-

das en este componente reproductivo parecen confirmar lo destacado por Harper (1977) en cuanto a que aún siendo más frecuente encontrar variaciones en el peso medio de los diseminulos en especies de crecimiento determinado, cuando este hábito de crecimiento va acompañado por la capacidad de modificar el número de inflorescencias por planta, como en *Senecio madagascariensis*, se espera que estas variaciones sean mínimas.

El hecho de que la longitud del período pre-reproductivo sea un carácter heredable (Pahlen, 1980; Harper y White, 1974), indica que la misma lleva implícita alguna ventaja adaptiva. Esta ventaja, en nuestro caso, estuvo ligado a la capacidad para comenzar a producir numerosos aquenios al cabo de unas 10 semanas de la emergencia (como sucedió en la cohorte primaveral), la mayoría de los cuales pueden germinar poco después de la diseminación (Alonso *et al.*, 1982).

Consecuentemente, un corto período juvenil en esta maleza puede traducirse en una efectiva precocidad, ya que le permite producir más de una generación por año. Harper y White (*op. cit.*) reunieron evidencias que permiten establecer una relación lineal entre la longitud del período pre-reproductivo y la longitud del ciclo de vida de especies perennes. Confrontando nuestra información con la de estos autores, vemos que los valores observados en *Senecio madagascariensis* se ajustan a dicha relación, al tratarse de una especie caméfito de vida corta (Verona *et al.*, 1982).

Las diferencias observadas en la evolución del esfuerzo reproductivo entre las cohortes trasplantadas, están caracterizando estrategias reproductivas contrastantes. Mientras que en las plantas establecidas bajo condiciones menos favorables -principalmente en cuanto a temperatura y radiación- presentan lo que podría denominarse una estrategia de utilización de recursos más cautelosa o conservadora. Esto último conduce a que en la primavera siguiente los individuos pueden realizar un significativo aporte a la produc-

ción de semillas, contando para esto con una población numerosa de ejes floríferos, desarrollados durante el período adverso para la reproducción. Cabe destacar que estas diferentes estrategias reproductivas son consecuencia de variaciones fenotípicas, ya que ambas cohortes se originaron a partir de semillas de igual procedencia, lo cual, por otra parte, pone en evidencia que la plasticidad fenotípica juega un papel importante en la estrategia adaptativa de esta maleza.

El incremento casi continuo del ER en la cohorte otoñal, estrechamente vinculado al desarrollo de nuevos órdenes de ramificación, puede relacionarse con el estado de decrepitud que se observa en plantas de *Senecio madagascariensis* que producen inflorescencias sobre ejes de 5^o y 6^o orden. Por otra parte, puede explicar el efecto rejuvenecedor producido por la poda de la parte aérea que se observa luego de los cortes mecánicos de limpieza en pasturas invadidas.

La diferencia observada en los ER medios correspondientes a las cohortes naturales establecidas en años sucesivos, puede estar asociada con condiciones climáticas menos favorables para la reproducción durante 1974, principalmente en términos del número de días con heladas y de las condiciones hídricas. Estas adversidades pueden explicar en gran medida la baja proporción de ejes caulinares que no alcanzaron a producir inflorescencias durante esa estación reproductiva, o cuando lo hicieron, el desarrollo de las mismas se vio interrumpido en una fase temprana. Esta situación fue más notoria en plantas que crecían aisladas, y consecuentemente, habían logrado un mayor desarrollo de su canopeo al comenzar la floración. Se ha sugerido (Pollock y Ross, 1972; Hickman, 1975) que este comportamiento, también observado en otras especies (por ejemplo en trigo; Verona *et al.*, 1980), respondería a mecanismos fisiológicos que optimizan la partición de asimilatos entre destinos reproductivos en crecimiento, asegurando que al menos algunos frutos logren completar su desarrollo.

La alta variabilidad observada en el ER contrasta con lo registrado para otras malezas (por ejemplo: *Senecio vulgaris*; Harper y Ogden, 1970) en las que el ER resultó muy poco variable dentro de las poblaciones estudiadas. Pero, por otra parte, resulta consistente con ciertas predicciones teóricas (Schaffer y Gadgil, 1975) acerca del valor adaptativo de esa variabilidad en ambientes altamente impredecibles en cuanto a su estabilidad. Los efectos del espaciamiento de las plantas observados sobre una población creciendo en condiciones naturales, confirman la relación inversa entre densidad y ER hallada por Colabelli (1980) en un experimento en invernáculo, por lo menos en un rango bastante amplio de densidades. En planteles relativamente ralos, el ER fue menor, probablemente porque en estas condiciones los destinos vegetativos de asimilatos, representados por nuevos ejes en crecimiento, son más importantes que a densidades altas.

Finalmente debe destacarse que la llamativa constancia en las proporciones de materia seca halladas en las distintas partes de las inflorescencias así como en peso seco de los aquenios permiten inferir que estas características poseen un significativo valor para la supervivencia de esta especie.

CONCLUSIONES

Las variaciones de la capacidad reproductiva de *Senecio madagascariensis*, en términos del número de aquenios, dependen de las registradas en el número de capítulos y en la proporción de ovarios fértiles. Ambos componentes muestran cambios durante el crecimiento de las plantas, pero sólo el primero presenta una estrecha relación directa con la edad de las mismas. Esta relación se explica por la modalidad de crecimiento de las poblaciones de ejes floríferos -de tipo geométrico y con una tasa variable según las condiciones ambientales-. Por otra parte, en esas metapoblaciones es posible determinar un esquema de fecundidad, en términos del número

ro de capítulos por eje, controlado también por las condiciones de crecimiento, y variable con la edad de las plantas.

La cronología de la reproducción en esta especie, se ve alterada por la época de implantación, presentando dos características relevantes desde el punto de vista demográfico: la longitud del período pre-reproductivo es variable, y la floración y diseminación pueden ser continuas durante la mayor parte de la vida de las plantas.

La asignación de recursos a la reproducción, dependiente de la diferenciación y desarrollo de destinos reproductivos de asimilatos, constituye un atributo sumamente plástico, en su respuesta a los factores que afectan la morfogénesis de dichos destinos. Desde un punto de vista adaptativo esa plasticidad permite considerar que la estrategia reproductiva de *Senecio madagascariensis* es de

tipo "oportunista", dado que hace posible por un lado, sacar provecho de circunstancias favorables para crecer y reproducirse, y por otro, no comprometer la supervivencia de los individuos frente a restricciones como las planteadas por situaciones de hacinamiento. El carácter oportunista de esta especie invasora se sustenta además en su capacidad para reproducirse casi continuamente y en la partición de su esfuerzo reproductivo en numerosos diseminulos con características adecuadas para una eficiente dispersión.

Finalmente la integración de la presente información, con las reunidas en los estudios sobre las características de la germinación, el crecimiento y la partición de asimilatos de *Senecio madagascariensis*, permiten explicar en gran medida su manifiesta capacidad para invadir y colonizar una gran diversidad de ambientes.

APENDICE

CUADRO 1: Comparación del esfuerzo reproductivo (ER) de algunas especies angiospermas (adaptado de Verona y Fernández, en preparación).

	Cultivos anuales	Especies anuales no cultivadas	Especies perennes
Número de especies consideradas	10	19	55
ER Promedio	41	32	14
Desvío estándar	9	16	10
Valores extremos	25-52	8-74	1-41

CUADRO 2: Análisis de los componentes reproductivos de algunas familias de angiospermas, indicándose los componentes responsables de la regulación de la producción de semillas (adaptado de Wyatt, 1981).

Componentes potenciales	Componentes actuales	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Compositae</i>	<i>Leguminosae</i>	<i>Gramineae</i>
Ovulos/ovario	semillas/fruto	1	1	variable	1
Ovarios/flor	frutos/fruto agregado (+)	variable	1	1	1
Flores/inflorescencia	fruto agr./infrutesc.	1	variable	variable	variable
Infloresc./planta	infrutesc./planta	1	variable	variable	variable

(+) Originados de flores dialicarpelares, características en familias tales como *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*, *Crassulaceae*, *Rosaceae*, etc.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Sara I. Alonso, Andrea Clausen y Néstor O. Maceira por sus críticas y sugerencias durante la elaboración del manuscrito. A la Est. Imelda Colombo por su colaboración en el análisis de los resultados.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Adams, M. W., 1967. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean, *Phaseolus vulgaris* *Crop Sci.* 7: 505-510.
- 2) Alonso, S. I.; O. N. Fernández; S. I. Langeroy y C. A. Verona, 1982. Características de la germinación de semillas de *Senecio madagascariensis* Poirlet (*Compositae*). *Ecología* 7: 95-116.
- 3) Baker, H. G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- 4) Bradshaw, A. D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- 5) Colabelli, M. R., 1980. Estudios sobre competencia intraespecífica en *Senecio madagascariensis*. Tesis Ing. Agr., Universidad Nacional de Mar del Plata.
- 6) Fernández, O. N. y C. A. Verona, 1983. Crecimiento y partición de materia seca en *Senecio madagascariensis* Poirlet (*Compositae*). *Rev. Fac. Agronomía* 4 (3): 213-225.
- 7) Fisher, R. A., 1958. The genetical theory of natural selection. Dover Press. Nueva York.
- 8) Harper, J. L., 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.* 55: 247-270.
- 9) Harper, J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press. Londres.
- 10) Harper, J. L., P. H. Lovell and K. G. Moore, 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- 11) Harper, J. L. and J. White, 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- 12) Hickman, J. C., 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenense* (*Polygonaceae*). *J. Ecol.* 63: 689-701.
- 13) Kawano, S., 1981. Trade-off relationships between some reproductive characteristics in plants with special reference to life history strategy. *Bot. Mag. Tokyo* 94: 285-294.
- 14) Mac Arthur, R. H. and E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. Nueva Jersey.
- 15) Ogden, J., 1968. Studies on reproductive strategy with particular reference to selected composites. Tesis Ph. D., Univ. de Gales.
- 16) Palmblad, I. G., 1968. Competition in experimental studies on populations of weeds with emphasis on the regulation of population size. *Ecology* 49: 26-34.
- 17) Pianka, E. R., 1970. On r- and K- selection. *Amer. Natur.* 104: 592-597.
- 18) Pitelka, L. F., 1977. Energy allocation in annual and perennial lupinus. (*Lupinus: Leguminosae*). *Ecology* 58: 1055-1065.
- 19) Pollock, B. M. and E. E. Ross, 1972. Seed and seedling vigour. In Seed biology T. T. Kozlowski (ed.) vol. I. Academic Press. Nueva York.
- 20) Primack, R. B., 1978. Regulation of seed yield in *Plantago*. *J. Ecol.* 66: 835-841.
- 21) Primack, R. B., A. R. Rittenhouse and P. V. August, 1981. Components of reproductive effort and yield in goldenrods. *Amer. J. Bot.* 68: 855-858.
- 22) Rabotnov, T. A., 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio* 19: 87-95.
- 23) Roberts, H. A. and P. M. Feast, 1973. Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. *J. Appl. Ecol.* 10: 133-143.
- 24) Salisbury, E. J., 1976. The reproductive capacity of plants. Bell, Londres.
- 25) Salisbury, E. J., 1976. Seed output and the efficacy of dispersal by wind. *Proc. Royal Soc. London B.* 192: 323-329.
- 26) Stebbins, G. L., 1971. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seed and seedlings. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 237-260.
- 27) Stephenson, A. G., 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (*Bignoniaceae*). *Evolution* 33: 1200-1209.
- 28) Stephenson, A. G., 1980. Fruit set, herbivory fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (*Bignoniaceae*). *Ecology* 61: 57-64.
- 29) Van Andel, J. and F. Vera, 1977. Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relation to mineral nutrition. *J. Ecol.* 65: 743-758.

- 30) Verona, C. A.; C. M. Loeffler y O. N. Fernández, 1980. Efecto de la densidad de plantas sobre el rendimiento y la distribución de nitrógeno en *Triticum durum* Desf. *Rev. Inv. Agrop. INTA*, Buenos Aires. 15: 75-95.
 - 31) Verona, C. A. y O. N. Fernández, 1983. Estrategias reproductivas de las plantas superiores (en preparación).
 - 32) Verona, C. A.; O. N. Fernández; L. Montes y S. I. Alonso, 1982. Problemática agroecológica y biología de *Senecio madagascariensis* Poiret (*Compositae*). *Ecología* 7: 17-30.
 - 33) von der Pahlen, A., 1980. El control genético de los componentes del rendimiento. *Rev. Fac. de Agronomía* 1: 87-96.
 - 34) Watkinson, A. R. and J. L. Harper, 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. *J. Ecol.* 66: 15-33.
 - 35) Werner, P. A. and W. J. Platt, 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago: Compositae*). *Amer. Natur.* 110: 959-971.
 - 36) Wilbur, H. M., 1977. Propagule size, number and dispersal pattern in *Ambistoma* and *Asclepias*. *Amer. Natur.* 111: 43-68.
 - 37) Wood, D. W.; P. C. Londgen and R. K. Scott, 1977. Seed variation: its extent, source and significance in field crops. *Seed Sci. Technol.* 5: 337-352.
 - 38) Wyatt, R., 1980. The reproductive biology of *Asclepias tuberosa* L. I. Flower number, arrangement and fruit set. *New Phytol.* 85: 119-131.
 - 39) Wyatt, R., 1981. Components of reproductive output in 5 tropical legumes. *Bull. Torrey Bot. Club* 108: 67-75.
-