

Análisis del crecimiento vegetativo del amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D. Don) en dos poblaciones naturales

Analysis of vegetative growth in two populations of amancay
(*Alstroemeria aurantiaca* D. Don)

JAVIER G. PUNTIERI¹ e ISABEL A. GOMEZ²

¹Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche,
Casilla de Correo 1.336, 8.400 San Carlos de Bariloche, Argentina;

²Grupo de Análisis de Sistemas Ecológicos
(Asociado a Fundación Bariloche), Casilla de Correo 138, 8.400
San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

RESUMEN

Se estudió el crecimiento aéreo de los brotes vegetativos del amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D. Don; Alstroemeriaceae) de dos poblaciones naturales de las proximidades de San Carlos de Bariloche (41°12'S), cuyas comunidades son: (1) bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*), donde el amancay es la especie dominante del sotobosque; (2) arbustal bajo, en el cual convive con varias especies de arbustos y hierbas. Los brotes del ambiente boscoso desarrollaron mayor área foliar por la mayor expansión de sus hojas (área foliar específica, AFE). La biomasa total por vástago fue similar en las dos poblaciones durante la primera mitad del crecimiento, debido a que el mayor peso caulinar en el sotobosque fue compensado por el mayor peso foliar en el ambiente abierto. Posteriormente, los pesos caulinar y foliar fueron mayores en el ambiente boscoso. La asignación de biomasa a las hojas (relación de peso foliar, RPF) fue mayor en el ambiente abierto, a pesar de que la relación de área foliar ($RAF = AFE * RPF$) fue más alta en el sotobosque. Las producciones de biomasa por unidad de área foliar (tasa de asimilación neta) y por unidad de biomasa (tasa de crecimiento relativo) fueron similares y decrecientes en las dos poblaciones. Se concluye que el ambiente boscoso es más apto que el ambiente abierto para el crecimiento de los vástagos vegetativos del amancay.

Palabras claves: Biomasa aérea, área foliar, eficiencia de crecimiento.

ABSTRACT

Aboveground growth of the vegetative shoots of amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D. Don; Alstroemeriaceae) was studied in two natural populations near San Carlos de Bariloche (41°12'S), one from lenga (*Nothofagus pumilio*) forest where amancay dominates the understory, and a second from low strubland where amancay co-exists with several species of shrubs and herbs. Leaf area was greater in the understory shoots due to the greater leaf expansion (specific leaf area, AFE) than in the strubland shoots. Total dry weight per shoot was similar in both populations during the first half of the growing season because the greater stem biomass of the understory shoots was counterbalanced by a greater leaf biomass in the open-site shoots. Later, both stem and leaf weights were greater in the understory shoots. Biomass allocation to leaves (leaf weight ratio, RPF) was greater in the shoots of the open site, although leaf area ratio ($RAF = AFE * RPF$) was greater in the understory shoots. Biomass productions per unit leaf area (net assimilation rate) and per unit biomass (relative growth rate) were similar and decreasing in both populations. It was concluded that the forest environment is more favorable than the open site for the growth of the vegetative shoots of amancay.

Key words: Aerial biomass, leaf area, growth efficiency.

INTRODUCCION

El análisis cuantitativo del crecimiento de individuos en poblaciones vegetales permite una descripción rápida y precisa del desarrollo y de las variaciones morfológicas y fisiológicas que se dan en los distintos

ambientes que ocupan (Kvet *et al.* 1971, Evans 1972). Esta técnica se basa en mediciones periódicas de la biomasa y del área foliar, a partir de las cuales se obtienen distintos parámetros del crecimiento. Con estos datos es posible estimar la eficiencia del crecimiento y la productividad primaria neta (Kvet *et al.* 1971, Larcher 1977).

Por su carácter integrador, una de las medidas más estudiadas en este contexto es la tasa de crecimiento relativo (TCR, producción de biomasa relativa a la biomasa inicial), que depende de factores tanto ambientales como genéticos (Evans 1972) y contribuiría a determinar el tipo de ambiente que puede ocupar una especie (Parsons 1968, Grime & Hunt 1975, Burdon & Harper 1980, Newman 1983). La TCR se interpreta también como el producto entre parámetros que evalúan la morfología y la fisiología del crecimiento, y que pueden tener importancia en la persistencia de una especie en una comunidad. Es conveniente analizar el comportamiento de los parámetros mismos, ya que pueden compensarse entre sí bajo distintas condiciones ambientales, de manera que el cambio resultante de la TCR sea reducido (ver Blackman & Wilson 1951, Blackman & Black 1959).

A pesar de algunos cuestionamientos (Warren Wilson 1981, Hardwick 1984), esta técnica es apropiada para estudios tanto de laboratorio como de campo. No obstante, son relativamente pocos los trabajos orientados al estudio de poblaciones naturales, por medio del análisis cuantitativo del crecimiento (ej., Kawano & Masuda 1980, Reinartz 1984).

En el presente estudio se analiza el crecimiento del amancay (*Alstroemeria aurantiaca* D. Don; Alstroemeriaceae), especie herbácea rizomatosa que habita desde los sotobosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) hasta lugares abiertos y aun áreas afectadas por acción antrópica. Se evalúa la hipótesis de que los sotobosques umbríos de lenga son más propicios para el crecimiento de los vástagos vegetativos del amancay que los ambientes abiertos, comparando las características morfológicas y fisiológicas del crecimiento, sus interrelaciones y los mecanismos de compensación del crecimiento en dos poblaciones de ambientes contrastantes.

MATERIALES Y METODOS

Se seleccionaron dos ambientes contrastantes sin efectos antrópicos aparentes, en las proximidades de San Carlos de Bariloche (Río Negro, Argentina): (1) *bosque denso* monoespecífico de lenga (*Nothofagus pumilio*) en la ladera norte del cerro Catedral (lat. 41°12'S, long. 71°30'O; 1.330

m s.n.m.; pendiente media 44°). Excepto en algunos sectores donde aparece *Vicia nigricans*, el amancay conforma un estrato herbáceo monoespecífico alto (1 m aproximadamente) y muy denso (216 vástagos/m²; E.S. = ± 20; n = 10 cuadrados de 0,25 m² ubicados al azar; el 99% de los vástagos son vegetativos). La precipitación media anual es de 1.400 mm, de los cuales 350 mm caen en primavera y verano (Barros *et al.* 1983). El suelo es un dystrandep típico (A. Marcolín, INTA Bariloche, comunicación personal); posee materia orgánica superficial en descomposición y un contenido del 7% de la misma en los primeros 30 cm del perfil. La retención de agua a 15 bares es del 26% (materia orgánica y retención de agua determinados por el INTA Bariloche). (2) *arbustal bajo abierto* en la ladera sudoeste del Cerro Carbón (lat. 41°12'S, long. 71°18'O; 1.360 m s.n.m.; pendiente media 22°). Los brotes de amancay son pequeños (0,2 m aproximadamente), de baja densidad (55 vástagos/m²; E. S. = ± 13; el 83% de los vástagos son vegetativos) y se asocian con *Mulinum spinosum*, *Senecio bracteolatus*, *Berberis buxifolia*, *Ribes cucullatum*, *Vicia nigricans*, *Acaena splendens*, *Acaena pinnatifida* y *Cerastium arvense*. La precipitación media anual es de 1.100 mm, de los cuales 275 mm caen en primavera y verano (Barros *et al.* 1983). El suelo es un vitrandep típico, carece de materia orgánica superficial y contiene un 7% de la misma en los primeros 30 cm del perfil. Su retención de agua a 15 bares es del 12%.

En cada ambiente se delimitó una parcela rectangular (8 x 13 m en el bosque y 18 x 22 m en el arbustal donde el amancay es menos denso). Cada semana, durante la estación de crecimiento (desde mediados de noviembre de 1984 hasta fines de febrero de 1985) se cosecharon, al nivel del suelo, entre 10 y 20 vástagos vegetativos, seleccionados al azar de la siguiente forma: primero se determinó al azar la dirección de una línea que atraviesa la parcela; luego, a partir de cada metro de dicha línea, se eligieron, también al azar, dos distancias opuestas perpendiculares a la misma; finalmente se cosechó el vástago más cercano al extremo de cada distancia.

Para las dos poblaciones se estimó: (1) *área foliar* (A), utilizando la regresión entre el producto de la longitud (L) y el ancho máximo (a) de cada hoja y su área medida por conteo de cuadrados (Ondok 1971),

obteniéndose la relación: $A = L * a * 0,594$ (E.S. = $\pm 6,10^{-4}$; n = 50 hojas de tamaños diversos de las dos poblaciones; r = 0,996). Para cada vástago se sumaron las áreas foliares de sus hojas. (2) *peso seco*: las muestras se secaron en estufa hasta peso constante (105°C; Kvet *et al.* 1971; alrededor de 40 horas) y se pesaron tallo y hojas por separado con una precisión de 0,1 mg. Partiendo de los valores del área foliar (A) y de los pesos foliar (Pf) y total (P) de cada vástago, se calcularon los siguientes cocientes: (3) *relación de peso foliar*, RPF = Pf/P; (4) *área foliar específica*, AFE = A/Pf; (5) *relación de área foliar*, RAF = A/P. Para detectar tendencias en el tiempo, se calcularon los promedios móviles de 3 semanas para cada una de las características del crecimiento, como es práctica corriente en el análisis de series temporales (Shao 1970). Utilizando los promedios móviles se calcularon: (6) *tasa de asimilación neta*, $TAN = [(P_2 - P_1)/(A_2 - A_1)] * [(lnA_2 - lnA_1)/(t_2 - t_1)]$ (esta ecuación es la más adecuada cuando la relación entre P y A se aproxima a la unidad (Kvet *et al.* 1971, Evans 1972), como se da en este caso) y (7) *tasa de crecimiento relativo*, $TCR = (lnP_2 - lnP_1)/(t_2 - t_1)$. En las ecuaciones (6) y (7) los sufijos 1 y 2 indican que P o A son los promedios móviles de los tiempos t_1 y t_2 , respectivamente. Las varianzas de los valores semanales de TAN y de TCR se

calcularon según las fórmulas dadas por Kvet *et al.* (1971).

RESULTADOS

Area foliar: En el lugar abierto, el área foliar aumenta durante unas 10 semanas y luego se mantiene constante, mientras que en el ambiente del sotobosque continúa aumentando, alcanzando a ser hasta 3 veces mayor que en el ambiente abierto (Tabla 1). Dado que el número de hojas producidas es similar en las dos poblaciones (algo mayor en el ambiente abierto en la primera semana de crecimiento), el área foliar mayor en el sotobosque se debe a una mayor expansión foliar en esa población (Fig. 1).

Peso seco. Hasta la mitad del período de crecimiento estudiado, el peso de los vástagos aumenta en forma similar en las dos poblaciones, ya que el mayor peso caulinar en el ambiente boscoso se compensa con el menor peso foliar de los mismos (Fig. 2). Posteriormente, la biomasa de los vástagos se mantiene constante en el ambiente abierto, mientras que continúa aumentando en el sotobosque, llegando a duplicarse (el peso seco caulinar alcanza a ser 4 veces mayor y el peso foliar 1,5 veces superior en el ambiente boscoso que en el ambiente abierto; Tabla 1).

TABLA 1

Promedios móviles máximos (\bar{X} máx.) de las variables medidas en los brotes de amancay cosechados de los cerros Catedral y Carbón. Se indican los errores estándar (E. S.), números de muestras (n) y semanas en que éstos fueron obtenidos (sem.). En la columna "d.n.s." figuran las semanas en las cuales las diferencias entre las poblaciones no fueron significativas ($P < 0,05$).

Maximum running means (\bar{X} max.) obtained for variables measured in amancay shoots collected at Mounts Catedral and Carbon. Standard errors (E. S.), sample sizes (n), and weeks at which such values were registered (sem.) are also indicated. Column "d.n.s." shows the weeks without significant differences between populations ($P < 0.05$).

	Bosque denso, cerro Catedral				Arbustal bajo abierto, cerro Carbón				d.n.s.
	\bar{X} máx.	E. S.	n	sem.	\bar{X} máx.	E. S.	n	sem.	
Area foliar (cm ²)	374	20,9	30	13	131	8,9	30	10	1
Nº de hojas	33	1,2	30	13	29	1,2	30	14	6-12
Peso foliar (mg)	771	50,7	30	13	565	39,6	30	10	-
Peso caulinar (mg)	543	34,6	30	14	111	11,5	30	13	-
Peso total (mg)	1.298	71,6	30	14	637	41,8	30	10	2-3 y 5-8
RPF (mg/mg)	0,87	0,007	60	2	0,97	0,003	60	2	-
AFE (cm ² /g)	517	7,7	30	10 y 11	239	3,6	56	7	-
RAF (cm ² /g)	339	7,1	50	7	217	3,0	60	2 y 6	-
TAN (g/dm ² /semana)	0,12	0,033	60	2-3	0,15	0,035	60	2-3	1-14
TCR (g/g/semana)	0,33	0,090	60	2-3	0,32	0,079	60	2-3	1-14

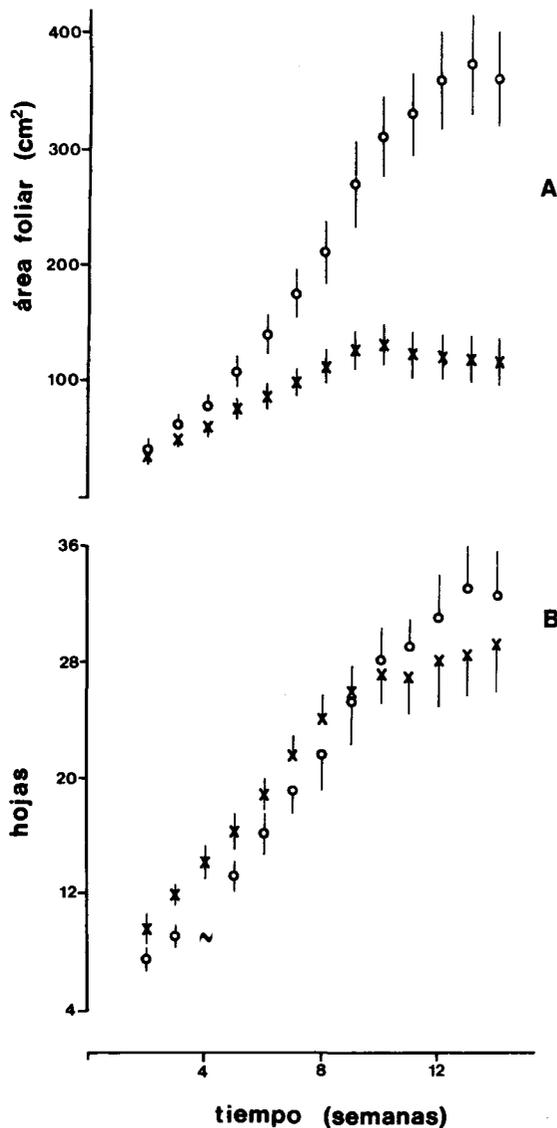


Fig. 1: Area foliar (A) y número de hojas (B) de los brotes vegetativos de amancay cosechados del bosque denso (o) y arbustal bajo, abierto (x) a partir de la tercera semana de noviembre de 1984. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza del 95% (se grafica el intervalo superior o el inferior cuando hay superposición).

Leaf area (A) and number of leaves (B) per vegetative shoot of amancay collected from the understory (o) and the open site (x) as of the third week of November 1984. Vertical lines indicate 95% confidence intervals (either upper or lower interval is drawn when overlap occurs).

Relación de peso foliar (RPF): La proporción de biomasa foliar a biomasa total del vástago muestra una tendencia decreciente en los dos ambientes en toda la estación de crecimiento; durante ese lapso

la RPF es mayor (1,1 veces) en el ambiente abierto (Fig. 3A; Tabla 1).

Área foliar específica (AFE): El área foliar relativa a su biomasa, expresión de la expansión de la biomasa foliar en el espacio y, en ocasiones, del grosor de las hojas, aumenta en el ambiente boscoso hasta bien avanzada la estación de crecimiento, mientras que en el ambiente abierto no varía significativamente ($P < 0,05$; $F = 1,3$; comparando las AFE medias de los muestreos con el test F (Sokal & Rohlf 1981)). El AFE es siempre mayor en el ambiente del sotobosque que en el ambiente abierto (hasta 2 veces superior; Fig. 3B; Tabla 1).

Relación de área foliar (RAF): El área foliar relativa a la biomasa del vástago exhibe un comportamiento similar al del AFE aunque su incremento en el ambiente del sotobosque sólo se mantiene hasta la mitad del período de crecimiento. En el ambiente abierto es estadísticamente constante ($P < 0,05$; $F = 12,7$). Las diferencias entre las dos poblaciones no son tan notorias como con el AFE (1,5 veces superior en el ambiente boscoso), debido a que las diferencias en la biomasa total son mayores que las correspondientes a la biomasa foliar (Fig. 3C; Tabla 1).

Tasa de asimilación neta (TAN) y tasa de crecimiento relativo (TCR): El crecimiento en biomasa relativo al área foliar (TAN) y el crecimiento en biomasa relativo a la biomasa inicial (TCR), dos expresiones de la eficiencia del crecimiento, exhiben tendencias decrecientes aunque fluctuantes en ambas poblaciones; en los dos casos las varianzas son altas y no se observan diferencias significativas (Fig. 4). Sin embargo, los valores medios de la TCR son sistemáticamente mayores en el ambiente del sotobosque durante prácticamente toda la estación de crecimiento (en cuanto a los valores máximos, la TAN es 1,2 veces mayor en el ambiente abierto y la TCR es similar en ambos ambientes; Tabla 1).

DISCUSION

El amancay puede comportarse como planta "de sol" o "de sombra" y esta plasticidad se manifiesta, al igual que en otras especies (Harper & Ogden 1970, Abrahamson & Gadgil 1973, Abrahamson 1975,

Ojala 1985, Lovett Doust 1987), por cambios morfológicos. Así, en el ambiente del sotobosque los vástagos forman un manto prácticamente homogéneo, de biomasa (en especial la del tallo) y área foliar (tanto absoluta como relativa a la

biomasa total o a la biomasa foliar) mayores que en el ambiente abierto. Asimismo, la duración del crecimiento positivo es mayor en el ambiente boscoso. La asignación de biomasa a las hojas es, en cambio, mayor en el ambiente abierto.

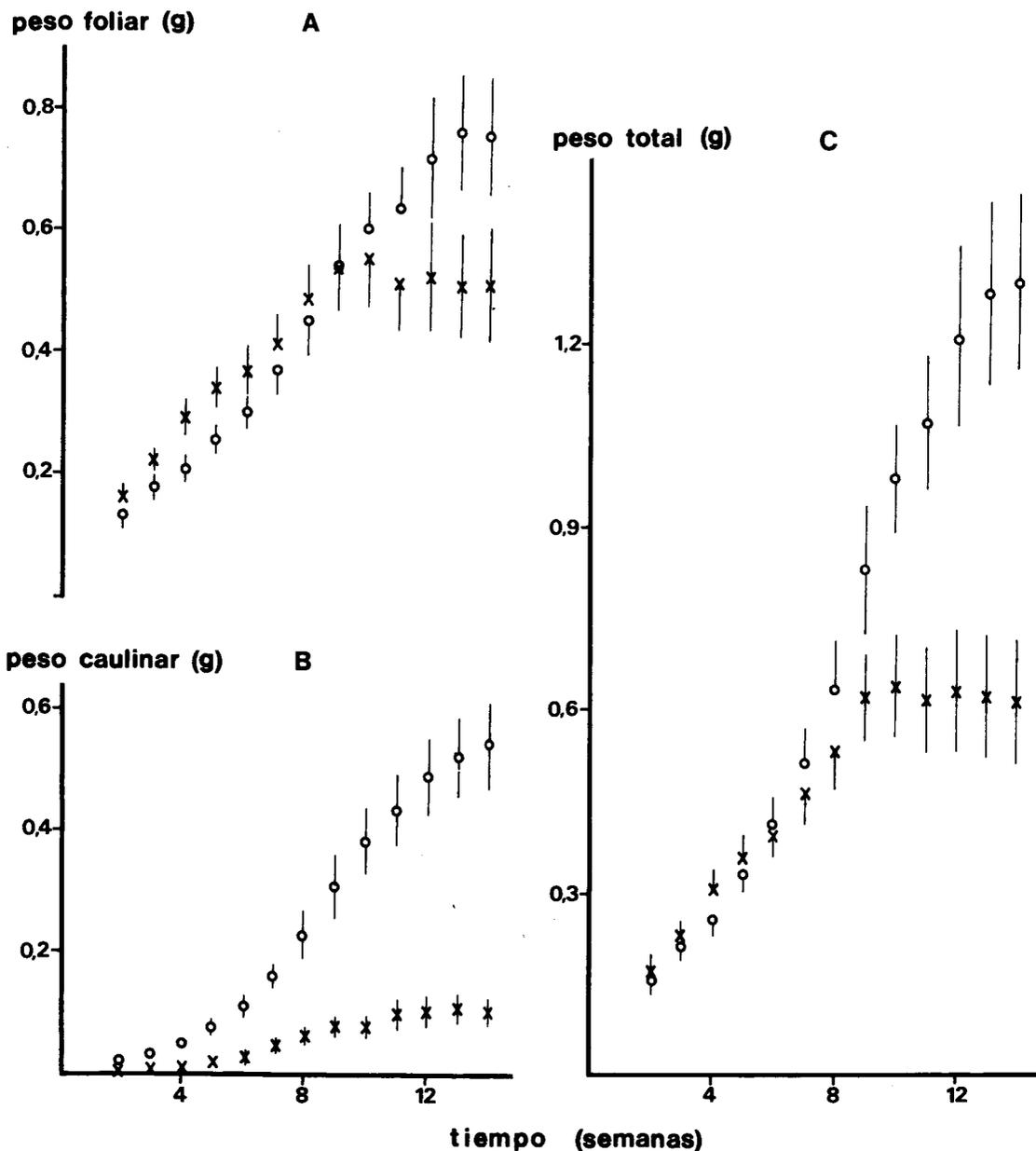


Fig. 2 Pesos secos foliar (A), caulinar (B) y total (C) de los brotes vegetativos de amancay cosechados del bosque denso (o) y arbustal bajo abierto (x) desde la tercera semana de noviembre de 1984. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza del 95% (se grafica el intervalo superior o el inferior si éstos se superponen).

Dry weight of leaves (A), stem (B), and total vegetative shoots (C) of amancay collected from the understory (o) and open site (x) since as of the third week of November 1984. Vertical lines indicate 95% confidence intervals (either upper or lower when over lap occurs).

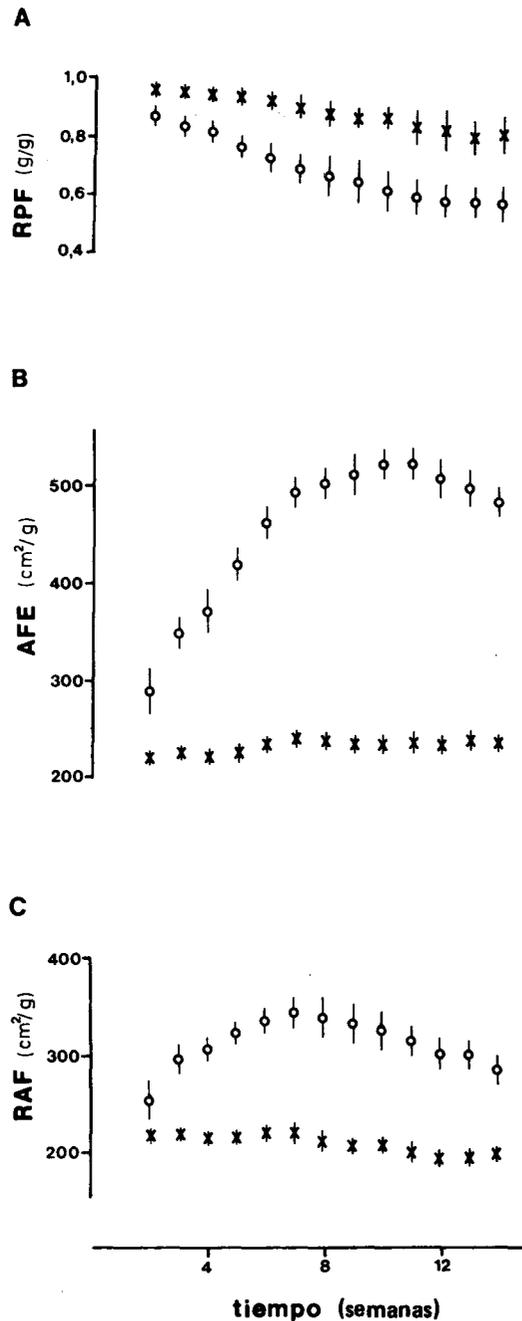


Fig. 3: Relación de peso foliar (RPF; A), área foliar específica (AFE; B) y relación de área foliar (RAF; C) de los vástagos vegetativos de amancay cosechados de bosque denso (o) y arbustal bajo, abierto (x) desde la tercera semana de noviembre de 1984. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza del 95%.

Leaf weight ratio (RPF; A), specific leaf area (AFE; B), and leaf area ratio (RAF; C) of vegetative shoots of amancay collected from the understory (o) and open site (x) as of the third week of November 1984. Vertical lines indicate 95% confidence intervals.

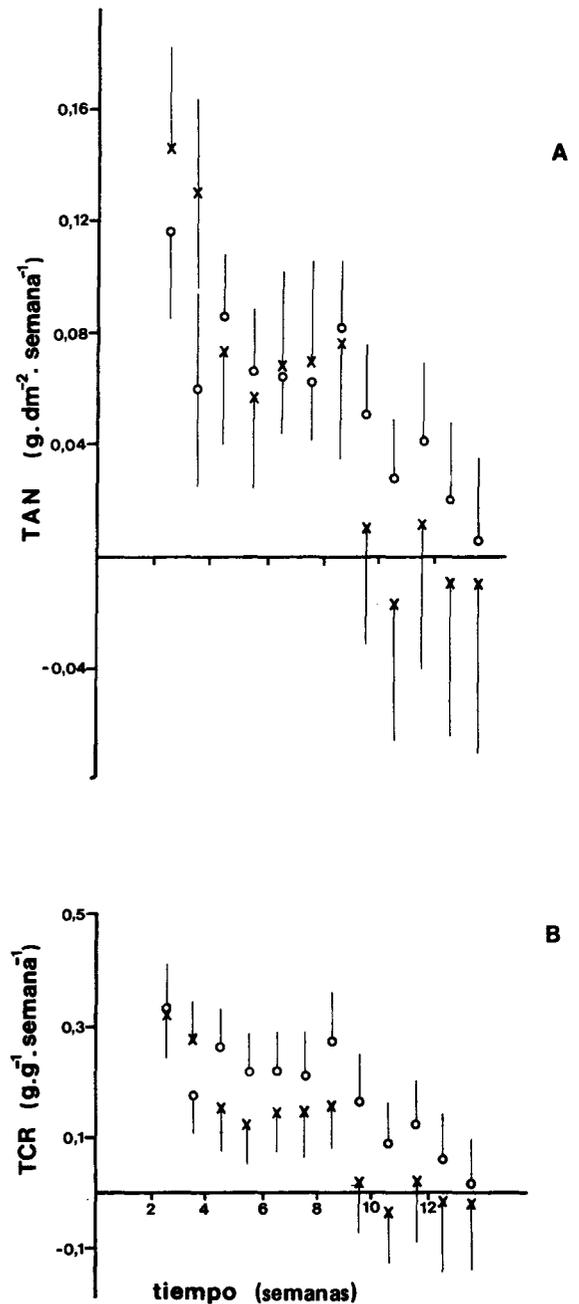


Fig. 4: Tasa de asimilación neta (TAN; A) y tasa de crecimiento relativo (TCR; B) de los brotes vegetativos de amancay cosechados del bosque denso (o) y arbustal bajo, abierto (x) desde la tercera semana de noviembre de 1984. Se indican los errores estándar superior o inferior para evitar superposiciones.

Net assimilation rate (TAN; A), and relative growth rate (TCR; B) of vegetative shoots of amancay collected from the understory (o) and open site (x) as of November 1984. Only upper or lower standard errors are indicated to avoid overlap.

La capacidad productiva de una planta depende, entre otros factores, de su expansión foliar y de la distribución de la producción a tejidos fotosintéticamente activos o inactivos. La maximización del área foliar relativa a la biomasa ($RAF = RPF \times AFE$) puede lograrse por un aumento de la expansión de la biomasa foliar en el espacio (AFE), un mecanismo prácticamente universal (Kvet *et al.* 1971, Björkman 1981), o por una mayor asignación de biomasa a las hojas (RPF), fenómeno también frecuente pero no generalizado (Abrahamson & Gadgil 1973, Björkman 1981). En ambientes contrastantes, la magnitud de las diferencias en la RPF suelen ser menores que las observadas en el AFE (Kvet *et al.* 1971, Björkman 1981). Esto se cumple para el amancay, ya que la menor RPF en el ambiente boscoso es compensada ampliamente por el AFE, con lo cual la RAF es mayor en ese ambiente que en el ambiente abierto (Fig. 5; anatómicamente el AFE elevada se asocia con un parénquima en empalizada de células isodiamétricas, y el AFE reducida con células cilíndricas, más altas, en ese tejido).

En el sentido que le asignan Kvet *et al.* (1971) y Evans (1972), entre otros, las adaptaciones del amancay serían más morfológico-estructurales que fisiológicas, ya que las eficiencias para producir biomasa, tanto del área foliar (TAN) como de la biomasa (TCR; parámetros relacionados con la fisiología) no se diferencian en las dos poblaciones. La similitud en la TAN compensa la diferencia observada en la RAF en una medida suficiente como para que la $TCR (= TAN \times RAF)$ tampoco difiera significativamente entre las poblaciones.

La eficiencia en la producción de materia seca aérea de cada población, o *productividad primaria aérea neta* (PA), puede estimarse a partir de la TAN y el *índice de área foliar* (IAF), indicando este último el grado de expansión foliar de la población ($IAF = \text{densidad de vástagos por unidad de área de suelo} \times \text{área foliar media por vástago}$). Estimando la PA ($= TAN \times IAF$; Kvet *et al.* 1971, Larcher 1977) para el período en que la TAN tiene escasas fluctuaciones y en el cual la densidad de cada población se mantiene en su valor máximo (semanas 4-9), se obtienen valores medios de 25 g/m²/semana para la población del ambiente boscoso y de 3,5 g/m²/semana para la del ambiente abierto

(los IAF medios respectivos en ese lapso son de 3,5 y 0,5 cm²/cm²). La diferencia en la PA entre las poblaciones está dada, fundamentalmente, por la mayor densidad de brotes y la mayor superficie asimilatoria por brote en el sotobosque.

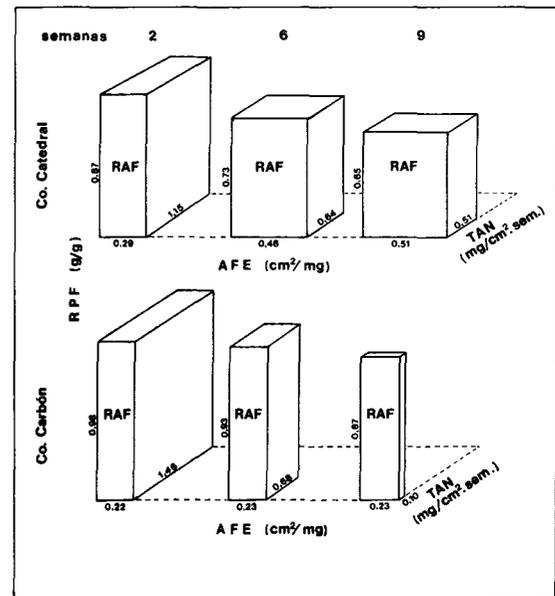


Fig. 5: Variación estacional de la tasa de crecimiento relativo (TCR) y sus componentes: relación de peso foliar (RPF), área foliar específica (AFE), relación de área foliar (RAF) y tasa de asimilación neta (TAN). El valor de la TCR es proporcional al volumen de cada cuerpo; los valores de la RPF, el AFE y la TAN son proporcionales a las dimensiones lineales correspondientes (se indican valores aproximados). La RAF es proporcional a la superficie frontal de cada cuerpo.

Seasonal variation in relative growth rate (TCR) and its components: leaf weight ratio (RPF), specific leaf area (AFE), leaf area ratio (RAF), and net assimilation rate (TAN). TCR value is proportional to the volume of each figure. RPF, AFE, and TAN values are proportional to the lineal dimensions (approximate values are indicated). RAF is proportional to the front surface of each figure.

El sotobosque umbrío y húmedo es el más apropiado, de los dos ambientes de este estudio, para el desarrollo vegetativo aéreo del amancay, evaluado por el crecimiento de los vástagos en biomasa y en área foliar, la densidad poblacional de éstos y la productividad aérea.

A partir de los datos obtenidos en este trabajo no es posible determinar en qué

medida inciden los factores ambientales y los factores genéticos en las diferencias señaladas entre las dos poblaciones de amancay. Los distintos niveles de humedad y de luminosidad que existen en los dos ambientes y las numerosas experiencias en las cuales se destaca la importancia de estos factores ambientales sobre el crecimiento vegetal (Blackman & Wilson 1951, Blackman & Black 1959, Brougham 1960, Patterson 1979, entre otros) permiten suponer que las disponibilidades de agua y de luz determinan gran parte de las modificaciones que se hallaron entre las poblaciones de amancay. En el ambiente del sotobosque, además, debe tenerse presente la posible influencia de la competencia intraespecífica, derivada de la alta densidad de brotes en ese ambiente, como ocurre en otras especies (Loomis 1983, Newman 1983, Lovett Doust 1987). En cambio, en el ambiente abierto existiría cierto grado de competencia interespecífica, como lo sugiere la disposición de los brotes de amancay en manchones monoespecíficos más que esparcidos entre las otras especies de la comunidad vegetal. Para otras especies se ha demostrado la incidencia de este tipo de competencia sobre el crecimiento, aunque las respuestas de las distintas especies no siguen un mismo patrón (Harper 1960, Newman 1983, Schulze 1983, Angevine & Handel 1986).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer la ayuda prestada por M. Gross, J. Chiapella y M. Pillado en el análisis de los datos. Se reconocen, asimismo, las contribuciones de R. Maronna y N. Baccalá en el tratamiento estadístico de los datos y de A. Marcolín en las caracterizaciones de los suelos. Agradecemos a C. Verona, E. Rapoport, L. Sancho, E. Raffaele y G. Gallopín por las lecturas críticas de las distintas versiones de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAMSON WG (1975) Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56: 721-726.
- ABRAHAMSON WG & M GADGIL (1973) Growth form and reproductive effort in goldenrods (*Solidago*, Compositae). *American Naturalist* 107: 651-661.
- ANGEVINE MW & SN HANDEL (1986) Invasion of forest floor space, clonal architecture, and population growth in the perennial herb *Clintonia borealis*. *Journal of Ecology* 74: 547-560.
- BARROS VR, VH CORDON, CL MOYANO, RJ MENDEZ, JC FORQUERA & O PIZZIO (1983) Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén, primera contribución. Universidad Nacional del Comahue, Centro Nacional Patagónico, CONICET, Fac. Cs Agrarias, Cinco Saltos.
- BJORKMAN O (1981) Responses to different quantum flux densities. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment*: 57-107. Springer Verlag, Berlín.
- BLACKMAN GE & JN BLACK (1959) Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment XII. A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase. *Annals of Botany* NS 23: 51-63.
- BLACKMAN GE & GL WILSON (1951) Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment VII. An analysis of the different effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf area ratio, and relative growth rate of different species. *Annals of Botany* NS 15: 373-408.
- BROUGHAM RW (1960) The relationship between the critical leaf area, chlorophyll content, and maximum growth rate of some pasture and crop plants. *Annals of Botany* NS 24: 463-474.
- BURDON JJ & JL HARPER (1980) Relative growth rate of individual members of a plant population. *Journal of Ecology* 68: 953-957.
- EVANS GC (1972) *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GRIME JP & R HUNT (1975) Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63: 393-422.
- HARDWICK RC (1984) Some recent development in growth analysis: a review. *Annals of Botany* 54: 807-812.
- HARPER JL (1960) Factors controlling plant numbers. In: Harper JL (ed) *The biology of weeds*: 119-131. Blackwell, Oxford.
- HARPER JL & J OGDEN (1970) The reproductive strategies of higher plants I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris*. *Journal of Ecology* 58: 681-698.
- KAWANO S & J MASUDA (1980) The productive and reproductive biology of flowering plants VII. Resource allocation and reproductive capacity in wild populations of *Heloniopsis orientalis*. *Oecologia* (Berlín) 45: 307-317.
- KVET J, JP ONDOK, J NECAS & PG JARVIS (1971) Methods of growth analysis. In: Sesták Z, J Catský & PG Jarvis (eds) *Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods*: 343-391. Juek NV Pub, The Hague.
- LARCHER W (1977) *Ecofisiología Vegetal*. Editorial Omega, Barcelona.
- LOOMIS RS (1983) Productivity of agricultural systems. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology IV. Ecosystem Processes: mineral cycling, productivity and man's influence*: 151-172. Springer Verlag, Berlín.
- LOVETT DOUST L (1987) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) III. Responses to light and nutrient supply. *Journal of Ecology* 75: 555-568.
- MUÑOZ SCHICK M (1980) Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

- NEWMAN EI (1983) Interactions between plants. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology III. Responses to the chemical and biological environment*: 679-710. Springer Verlag, Berlin.
- OJALA A (1985) Variation of *Angelica archangelica* subsp. *archangelica* (Apiaceae) in northern Fennoscandia 2. Phenological life strategy and reproductive output. *Annales Botanici Fennici* 22: 183-194.
- ONDOK JP (1971) Indirect estimation of primary values used in growth analysis. In: Sesták Z, J Catský & PG Jarvis (eds) *Plant photosynthetic Production, Manual of Methods*: 392-411. Juek NV Pub, The Hague.
- PARSONS RF (1968) The significance of growth-rate comparisons for plant ecology. *American Naturalist* 102: 595-597.
- PATTERSON DT (1979) The effects of shading on the growth and photosynthetic capacity of itchgrass (*Rottboelia exaltata*). *Weed Science* 27: 549-553.
- RAVENNA P (1969) Amaryllidaceae. En: Correa MN (dir) *Flora Patagónica. Parte II*: 152-165. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- REINARTZ JA (1984) Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*) II. Plant size, biomass partitioning and morphology. *Journal of Ecology* 72: 913-925.
- SCHULZE ED (1983) Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. In: Lange OL, PS Nobel, CB Osmond & H Ziegler (eds) *Physiological Plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation*: 615-676. Springer Verlag, Berlin.
- SHAO SP (1970) Estadística para economistas y administradores de empresas. Centro Regional de Ayuda Técnica, AID, Herrero Hermanos, México.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. Freeman & Company, New York.
- WARREN WILSON J (1981) Analysis of growth, photosynthesis, and light interception for single plants and stands. *Annals of Botany* NS 48: 507-512.