

Morfología dinámica: ¿una estrategia de adquisición de nutrientes en plantas herbáceas perennes?

Dynamic morphology: ¿a nutrient acquisition strategy in perennial herbs?

ROSANNA GINOCCHIO

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile; Casilla 114-D Santiago, Chile

RESUMEN

Las plantas, por su carácter sesil, adquieren los nutrientes del suelo en un área muy restringida del hábitat a diferencia de los animales móviles, los cuales buscan activamente los recursos distribuidos heterogéneamente en el ambiente.

La forma organizada en la cual las herbáceas perennes con crecimiento horizontal conectado se extienden sobre el suelo podría ser considerada como una estrategia de adquisición de nutrientes. El genet, o individuo genético generado a partir del desarrollo de una semilla, explota los recursos a través de la ubicación en el espacio de nuevos ramets, o individuos fisiológicos generados por el crecimiento vegetativo del genet, permitiendo la captación simultánea de recursos en múltiples sitios de alimentación. En este caso, los patrones espaciales de ramificación serían equivalentes a la conducta de forrajeo de un animal móvil. Los patrones de crecimiento son modulados por la abundancia de los recursos presentes en el suelo del hábitat, resultando en una "ruta de nutrición", que sería equivalente a la conducta de forrajeo de los animales móviles.

Palabras clave: Morfología vegetal, adquisición de nutrientes, herbáceas perennes.

ABSTRACT

Plants are sessile organisms that can use only the fraction of resources in contact with the roots and shoots, while mobile animals can search actively for patchily distributed resources.

The organized vegetative growth of the perennial herbs with connected growth in the soil could be considered as a foraging strategy for obtaining soil nutrients. The genet, or the genetic individual developed from the seed, exploit the soil resources by colonizing several nutrient-rich microhabitats at the same time throughout the spatial distribution of connected ramets, or physiological individuals originated from vegetative growth of the genet. In these organisms spatial patterns are environmentally modulated through the soil resource availability resulting in a "foraging pathway" which may be equivalent to the foraging behavior of moving animals.

Key words: Plant morphology, nutrient acquisition, perennial herbs.

INTRODUCCION

Los organismos unitarios (no modulares) crecen y maduran, producen descendencia genéticamente diversa y mueren donde ellos se desarrollaron, si es que son sésiles, o en un ámbito de hogar más amplio, si son móviles.

Sin embargo, en organismos modulares, como las plantas, la forma de desarrollo y de crecimiento es mucho más plástica. En ellos, el cigoto se desarrolla de una forma tal que el crecimiento está dado por la acumulación repetitiva de elementos estructurales o módulos (Maillette 1985), los cuales pueden o no permanecer físicamente conectados (Harper 1980). Esta repetición de unidades multicelulares com-

plejas les confiere la característica de organismos modulares (Harper 1986; Williams 1986). Por supuesto que los organismos unitarios repiten unidad es estructurales, pero ellas fueron formadas tempranamente en la embriogénesis y no por reiterada ni prolongada repetición somática y su número está estrictamente determinado (Harper *et al.* 1986).

En las plantas, la secuencia temporal según la cual se van generando los módulos es característica para cada especie y determina el patrón de crecimiento de ésta, mientras que las relaciones espaciales o geométricas entre los módulos -tales como ángulos de inserción, distribución espacial y relaciones de simetría- determinan la morfología o arquitectura de la planta.

Como consecuencia, el crecimiento en las plantas tiene dos componentes: incremento en biomasa -resultante de procesos fisiológicos que llevan a una captación neta de carbono, agua y nutrientes- y la disposición arquitectónica de los módulos en el espacio -resultante de los patrones de ramificación (Kuppers 1989).

Harper (1977) postula que las formas de crecimiento en plantas superiores representan un continuo entre dos extremos:

A) Crecimiento vertical o en altura, donde los módulos permanecen conectados entre sí, como los árboles, arbustos y herbáceas anuales. Esta forma de crecimiento habría sido seleccionada en aquellos lugares donde la luz es el principal recurso limitante.

B) Crecimiento horizontal, donde los módulos pueden permanecer conectados o no, presente en herbáceas perennes y en algunos árboles. Se habría seleccionado esta forma de crecimiento en ambientes donde el agua y/o los nutrientes son los principales recursos limitantes.

En estas dos formas de crecimiento se puede distinguir distintos niveles modulares. En las plantas con crecimiento vertical el módulo puede ser reconocido a dos niveles: (1) la hoja con su yema axilar y entrenudo, y (2) la rama (Cook 1983), mientras que en las con crecimiento horizontal el módulo está constituido por un vástago con un sistema radical asociado (Harper & White 1974; Harper 1977), que es capaz de sobrevivir y de morir independientemente (Cook 1979). En este último caso, el módulo recibe el nombre de ramet o individuo fisiológico (Cook 1983). La sumatoria de estas unidades genéticamente idénticas, derivadas de un único cigoto, representan el genet (Sarukhan & Harper 1973; Noble *et al.* 1979) o el individuo genético (Cook 1983). Estolones y rizomas constituyen estructuras alternativas a partir de las cuales se genera el crecimiento vegetativo horizontal (formación de nuevos ramets) en las herbáceas perennes.

Las plantas que presentan una forma de crecimiento vertical adquieren nutrientes y energía (carbono) en una posición fija, a diferencia de los animales móviles, los cuales buscan activamente los recursos esenciales dentro de su hábitat. Esta bús-

queda se basa en patrones conductuales determinados genéticamente y modulados por señales externas. Debido a que el alimento está distribuido heterogéneamente en el ambiente (Begon *et al.* 1986), la estrategia de alimentación correspondería a una ruta de búsqueda de alimento (Bell 1984).

Algunas herbáceas perennes presentan una forma de crecimiento horizontal conectado, explotando recursos a través de la postura de ramets en el espacio, lo que permite la captación simultánea de recursos en múltiples sitios de alimentación (Bell 1984). En este caso podría pensarse que el equivalente de la conducta de forrajeo de un animal móvil estaría representado en las plantas por los patrones de ramificación especie-específicos, los cuales se repetirán a medida que el genet crece o migra por el sustrato. De esta forma en un ambiente heterogéneo la planta ocuparía gradualmente el espacio en una forma uniforme, determinada genéticamente. Sin embargo, si en el ambiente la abundancia de recursos (luz, nutrientes y/o agua) es heterogénea (se distribuyen en forma de "parches"), podrá una herbácea alterar su patrón de ramificación para situar ramets sólo en los parches donde los nutrientes del suelo son abundantes, o en aquellos sitios donde la abundancia de nutrientes es alta? Así como la conducta de un animal es modulada por factores externos, el patrón de ramificación podría ser alterado por factores ambientales, determinando una "ruta de búsqueda de nutrientes".

Con el fin de determinar hasta qué punto es válida esta analogía:

A) Se revisan los factores que determinan la forma de crecimiento (generación de nuevos ramets) en las plantas herbáceas perennes con crecimiento de unidades conectadas por estolones o rizomas, y la importancia de factores ambientales como moduladores de la forma (existencia de plasticidad fenotípica en la morfología).

B) Se revisa si la distribución espacial de los ramets es uniforme o agrupada en ambientes heterogéneos.

C) Se revisa la importancia de la mantención de conexiones entre los ramets del genet.

FORMA O MORFOLOGIA DEL GENET

La forma de una planta representa su habilidad para ajustarse físicamente y expandirse en términos espaciales en el ambiente y, por consiguiente, su habilidad para captar luz, agua y nutrientes (Bell 1984).

Después de la colonización inicial de un sitio por una plántula, la arquitectura de las herbáceas perennes rizomatosas o estoloníferas está determinada principalmente por la forma de crecimiento del genet (Schmid 1985, 1986). La forma particular de crecimiento a través de la reiteración de ramets producidos por los meristemas, y por lo tanto la morfología del genet, está estrechamente relacionada con la historia filogenética de cada especie. O sea, está coordinada por factores genéticos que operan a nivel de todo el genet (Harper 1977). Debido a que la reiteración resulta de la diferenciación de los meristemas, una morfología particular será producto de "decisiones" de desarrollo sobre el número de ramets a diferenciar (Watson & Casper 1984).

Factores ambientales, tales como la temperatura y disponibilidad de agua y nutrientes, pueden alterar el número de meristemas que se desarrolla, modificando la frecuencia de reiteración de ramets (Kozłowski 1972; Ginzo & Lovell 1973a; Borchert 1975; Hsiao *et al.* 1976; Kupperts 1989), generando así cambios en la morfología del genet.

La forma de la planta constituye entonces un fenómeno estructural y fisiológico, sobre todo dinámico, que es resultado de la expresión de factores genéticos modificados por las interacciones ambientales (Lovell & Lovell 1985).

La plasticidad fenotípica en los patrones de distribución de biomasa (ramets) es, por lo tanto, un elemento importante en el repertorio de respuestas de los genets a las condiciones microambientales.

Pero ¿de qué manera específica la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de nutrientes en el suelo afecta la morfología del genet?

Podría pensarse en los rizomas y estolones como sistemas "sensores" de las condiciones microambientales. Si esto fuese así

debería ocurrir establecimiento de nuevos ramets sólo en los micrositios favorables y, por lo tanto, la longitud de los estolones y rizomas entre los ramets de un genet debería ser variable.

Evidencia en favor de esta hipótesis deriva de (1) estudios de terreno en distintas especies de herbáceas estoloníferas o rizomatosas que habitan en lugares donde existe una distribución heterogénea de los nutrientes en el suelo, como las dunas costeras (Kachi & Hirose 1983; Barbour *et al.* 1985; Gibson 1988) y el piso de bosques templados (Likens & Borman 1977; Cook 1983), y de (2) estudios en invernadero realizados en distintas especies de herbáceas estoloníferas o rizomatosas en los cuales se hace crecer un genet en un gradiente de nutrientes y/o de agua del suelo.

Estos estudios muestran que también existe establecimiento de nuevos ramets en micrositios menos favorables, aunque su producción relativa es menor. No se encontraron diferencias en la longitud del estolón o rizoma entre los ramets situados en parches ricos o pobres en nutrientes del suelo, pero sí en la producción de sistema radical. Evans (1992) postuló que en un ambiente heterogéneo, tanto en el tiempo como en el espacio, la adquisición de recursos del suelo sería controlada por la producción variable de raíces en cada ramet, y no por la variabilidad de la longitud de los rizomas o estolones, ya que la adquisición de recursos del suelo depende del desarrollo radical (Caldwell *et al.* 1992).

Estos resultados sugieren que no serían los estolones o rizomas las estructuras que determinan el lugar de establecimiento de los nuevos ramets. Más bien, diferencias en la disponibilidad de recursos inducirían variaciones en los patrones de asignación de recursos en los ramets del "frente de crecimiento" del genet.

Parches pobres en nutrientes conllevan a una menor adquisición de nutrientes desde el suelo, lo que se traduce en un menor crecimiento horizontal de la planta (Lovett 1987). Menor crecimiento en las herbáceas clonales significa menor reiteración de ramets y por lo tanto menor densidad de ellos. La alta disponibilidad local de re-

cursos en los parches ricos en nutrientes se traduce en una mayor producción de rizomas o estolones (ramificaciones) generadores de nuevos ramets. Esta mayor proliferación lateral de ramets dentro del genet ocurriría porque los meristemas de las ramificaciones son liberadas del control hormonal integrado de dominancia apical cuando existe una alta disponibilidad de recursos (Svensson & Callaghan 1988).

Existe, entonces, una relación entre la heterogeneidad de los nutrientes en el suelo del hábitat y los patrones de crecimiento (reiteración de ramets) en las herbáceas estoloníferas y rizomatosas. Controlando la ramificación, los genets limitan la proliferación de ramets en áreas pobres y son capaces de utilizar los parches ricos en nutrientes mediante un aumento de la proliferación de ramets.

Los genets migran continuamente dentro de un hábitat. Esta capacidad de migración es mantenida aún cuando exista estrés nutricional y la multiplicación de individuos puede ser sacrificada por una disminución en la ramificación. La mantención de un cierto nivel de ramificación en los sitios pobres en nutrientes podría ser vista como una forma de acceder a sitios favorables más lejanos ("sitios de paso"). El énfasis del genet está en la expansión lateral y exploración de áreas importantes de sustrato por reiteración, con establecimiento de un número importante de ramets que extraen los nutrientes del suelo de los sitios con recursos abundantes ("sitios de nutrición"). De esta forma, las modificaciones en la morfología del genet en respuesta a la heterogeneidad ambiental permitirían optimizar la explotación de recursos (Harper & Bell 1979; Bell & Tomlinson 1980; Lovell & Lovell 1985).

Basados en estas alteraciones fenotípicas de la forma de crecimiento, Schmid & Harper (1985) distinguen dos estrategias en las herbáceas clonales: la forma de crecimiento en "guerrilla", si los ramets están en altas densidades dentro del genet, o "arquitectura compacta del genet" (Schmid & Bazzaz 1987), y forma de crecimiento en "falange", si los ramets están laxamente agregados dentro del genet, o "arquitectura expansiva del genet" (Schmid & Bazzaz

1987). Sin duda, estos son términos relativos, los cuales representan los extremos de un gradiente y que pueden ser aplicados dentro de una misma especie a genets creciendo en ambientes con distintos niveles de recursos o a distintos subgrupos de ramets de un mismo genet que se encuentran en microhábitats distintos.

INTEGRACION FISIOLÓGICA DEL GENET

De los patrones de crecimiento descritos anteriormente surge la interrogante de cuál es el mecanismo que permite a los genets mantener ramets, y más aún, continuar reiterándolos en los sitios con nutrientes escasos en el suelo.

Cada ramet establecido, con su sistema radical asociado, sustenta el crecimiento de extensión del rizoma o estolón y de los ramets nuevos en desarrollo. Los ramets en desarrollo rápidamente se independizarían nutricionalmente al desarrollar sus propias raíces adventicias, y luego, a su vez, proveerían material para el crecimiento de nuevos ramets (Noble & Marshall 1983; Chapman *et al.* 1992).

A pesar de que las conexiones entre ramets vecinos puedan decaer en el tiempo, mientras la conexión permanezca estarán involucrados en el funcionamiento fisiológico de todo el genet. El grado en el cual los recursos (nutrientes, agua y/o productos de la fotosíntesis) son integrados entre los ramets de un genet varía entre las herbáceas clonales (Antos & Zobel 1984; Callaghan 1984; Hutchings & Bradbury 1986). Aquellos genets que mantienen conexiones a largo plazo y cuyos ramets están altamente integrados poseerían ciertas ventajas, incluyendo la habilidad de intercambiar recursos entre ramets en expansión en un ambiente donde los recursos están distribuidos en forma heterogénea (Salzman & Parker 1985; Evans 1988). De esta forma, la estructura y funcionamiento de un ramet individual no sólo está determinada por la respuesta de éste a su ambiente local, sino que también por su respuesta a la integración de recursos dentro del genet (Evans 1992).

La traslocación de recursos que involucra la integración fisiológica, está dirigida por la actividad de fuentes y de sitios de utilización (órganos en crecimiento) (Canny 1973; Noorby 1977; ambos en Chapman *et al.* 1992; Wardlaw 1990). La extensión, direccionalidad y cantidad de movimiento del recurso asociado con la integración pueden ser altamente dependiente de estas relaciones fuente-desagüe dentro del genet. De esta forma, el movimiento de recursos a los ramets en formación, y establecidos, sería mayor hacia los parches pobres en nutrientes, aumentando la sobrevivencia de los nuevos ramets (Kirby 1980; Hartnett & Bazzaz 1983).

Diversos estudios muestran que la traslocación de recursos en una dirección acropétala (de ramet padre a ramets en desarrollo) es una característica común que ocurre en un amplio rango de condiciones. La traslocación basipétala es menos común, y a menudo sólo ocurre cuando el ramet parental es afectado por estrés (ej., sombreadamiento, defoliación) (ejs. en Quershi & Spanner 1973; Ashmun *et al.* 1982; Hartnett & Bazzaz 1983; Magdaet *al.* 1988; Slade & Hutchings 1987).

Noble & Marshall (1983) demostraron que la persistencia de conexiones también permitiría el reciclado de los nutrientes desde ramets viejos a los ramets en crecimiento en el borde de avance del genet, lo que sería ventajoso en sitios donde los recursos son escasos.

COSTOS VERSUS BENEFICIOS:

Aunque la integración sería beneficiosa para el genet completo, habría costos para las partes del genet que soportan a los ramets en desarrollo. La integración fisiológica entre ramets involucra un costo inicial para el genet representado por la inversión de recursos en producción del estolón o rizoma, el costo posterior de mantener estas estructuras y el costo de mantener fisiológicamente las partes en desarrollo por las partes establecidas (Slade & Hutchings 1987). A largo plazo, los beneficios obtenidos por el genet como resultado de la integración deben sobrepasar los

costos involucrados a la mantención de otros miembros del genet. En caso contrario, la adecuación del genet integrado ser menor que cuando los ramets son fisiológicamente independientes (Newell 1982 en Slade & Hutchings 1987).

Los costos y beneficios potenciales de la integración fisiológica entre ramets maduros variaría entre hábitats y entre las especies (Pitelka & Ashmun 1985 en Alpert & Mooney 1986). Estudios recientes sugieren que los beneficios serían altos en hábitats donde la disponibilidad de recursos varía espacialmente en la escala de los ramets individuales. En ese caso, compartir puede compensar la escasez localizada de recursos u otro estrés potencial (Hartnett & Bazzaz 1983, 1985; Salzman & Parker 1985).

IMPORTANCIA DE LA FORMA DEL GENET EN LA INTEGRACION:

La variación del grado de integración entre las especies de herbáceas clonales parece estar correlacionada con la forma del genet (Schmid & Bazzaz 1987). La plasticidad en la forma puede incrementar aun más la habilidad de un genet para usar más eficientemente una base de recursos (Ginzo & Lovell 1973b; Slade & Hutchings 1987).

La morfología del genet determina el grado de traslocación acropétalo disponible para los ramets en desarrollo (Slade & Hutchings 1987): un genet que posee muchas ramificaciones debería tener un potencial para tamponear el crecimiento total del genet contra el efecto de la heterogeneidad ambiental y el estrés mayor que genets que poseen pocas ramificaciones, debido a la posibilidad de un mayor flujo de recursos entre los ramets existentes (Chapman *et al.* 1992).

CONCLUSIONES

La forma en la cual las herbáceas perennes estoloníferas y rizomatosas se extienden sobre la superficie puede ser vista como un método de "búsqueda" de recursos, dado que un organismo clonal exhibirá una ubi-

cación organizada en los sitios de forrajeo. El equivalente de la conducta de forrajeo de un animal móvil se encontrar en la geometría de los patrones de ramificación del genet. Como en las especies animales, el patrón de búsqueda de nutrientes en estas plantas está determinada no sólo por el genotipo sino que también por señales externas (Slade & Hutchings 1987).

El funcionamiento de un ramet estaría fuertemente influenciado por las respuestas integradas, las cuales "saciarían" las necesidades de recursos de cualquiera de los ramets, o taponarían los efectos de estrés localizado que afectan parte del genet.

La integración fisiológica permite a los clones mantener una presencia en sitios menos favorables (Slade & Hutchings 1987), porque los ramets en tales sitios reciben recursos suficientes para sobrevivir desde los ramets vecinos (Allesio & Tieszen 1975; Turkington & Harper 1979; Hartnett & Bazzaz 1983, 1985). Este soporte integrado de ramets en condiciones desfavorables también permite al genet crecer a través de los sitios desfavorables, aumentando así las probabilidades de encontrar nuevos sitios favorables para un forrajeo más amplio.

La integración permitiría a un genet utilizar efectivamente una base de recursos espacial y temporalmente heterogénea, suponiendo que los beneficios de la integración para la adecuación del genet superan los costos asociados (Evans 1991).

AGRADECIMIENTOS

Este ensayo fue realizado como parte del curso de Postgrado "Ecología de Individuos", dictado por los Doctores Alan Walkowiak y Francisco Bozinovic de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Agradezco a ellos, como también a la Profesora Gloria Montenegro, su motivación y comentarios críticos del texto.

Agradezco a la Fundación Andes por financiar mis estudios en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, mención Ecología, de la P. Universidad Católica de Chile y a la Fundación A. Mellon.

LITERATURA CITADA

- ALLESIO ML & TIESZEN LL (1975) Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass, *DuPontia fisheri* (Graminae) at Barrow, Alaska. *Am. J. Bot.* 62: 797-807
- ALPERT P & MOONEY HA (1986) Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia* 70: 227-233
- ANTOS JA & ZOBEL DB (1984) Ecological implications of below ground morphology of nine coniferous forest herbs. *Bot. Gaz.* 145:508-517
- ASHMUN JW, THOMAS RJ & PITEKKA LF (1982) Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Ann. Bot.* 49: 403-415
- BARBOUR MG, DE JONG TM & PAVLIK BM (1985) Marine beach and dune plant communities. In: Chabot BF & Mooney HA (eds) *Physiological ecology of North American plant communities*: 296-322. Chapman & Hall, New York
- BEGON M, HARPER JL & TOWNSEND CR (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 876 p
- BELL AD (1984) Demographic morphology: a contribution to plant population ecology. In: Dirzo R & Sarukhan J (eds) *Perspectives on plant population ecology*: 48-65
- BELL AD & TOMLINSON PB (1980) Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 125-160
- BORCHERT R (1975) Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. *Physiol. Plant.* 35: 152-157
- CALDWELL MM, DUDLEY LM & LILIEHOLM B (1992) Soil solution phosphate, root uptake kinetics and nutrient acquisition: implications for a patchy soil environment. *Oecologia* 89: 305-309
- CALLAGHAN TV (1984) Growth and translocation in a clonal southern hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *J. Ecol.* 72: 529-546
- CHAPMAN DF, ROBSON MJ & SNAYDON RW (1992) Physiological integration in the clonal perennial herb *Trifolium repens* L. *Oecologia* 89: 338-347
- COOK RE (1979) Asexual reproduction: a further consideration. *Am. Nat.* 113: 769-772
- COOK RE (1983) Clonal plant populations. *Am. Sci.* 71: 244-253
- EVANS JP (1988) Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia* 77: 64-68
- EVANS JP (1991) The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia* 86: 268-275
- EVANS JP (1992) The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia* 89: 265-276
- GIBSON DJ (1988) The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *J. Ecol.* 76: 497-508
- GINZO HD & LOVELL PH (1973a) Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. I. Response to nitrogen. *Ann. Bot.* 37: 753-764

- GINZO HD & LOVELL PH (1973b) Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. II. Carbon dioxide assimilation and distribution of photosynthates. *Ann. Bot.* 37: 765-776
- HARPER JL (1977) Population biology of plants. Academic Press, London - New York - San Francisco
- HARPER JL (1980) Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35:244-253
- HARPER JL (1986) Preface. *Proc. R. Soc. Lond., series B* 228: 111
- HARPER JL & WHITE J (1974) The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 5: 119-163
- HARPER JL & BELL AD (1979) The population dynamics of growth form organisms with modular construction. In: Anderson RM, Turner BD & Taylor LR (eds) *Population dynamics*: 29-52. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK
- HARPER JL, ROSEN BR & WHITE J (1986) Preface. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Series B* 313: 3-5
- HARTNETT DC & BAZZAZ FA (1985) Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779-788
- HARTNETT DC & BAZZAZ FA (1985) The integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *J. Ecol.* 73:415-427
- HSIAO TC, ACEVEDO E, FERERES E & HENDERSON DW (1976) Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., series B* 273: 479-500
- HUTCHINGS MJ & BRADBURY IK (1986) Ecological perspectives on clonal perennial plants. *Bio Science* 6: 178-182
- KACHIN & HIROSE T (1983) Limiting nutrients for plant growth in coastal sand dune soils. *J. Ecol.* 71: 937-944
- KIRBY KJ (1980) Experiments on vegetative reproduction in bramble (*Rubus vestitus*). *J. Ecol.* 68: 513-520
- KOZLOWSKI TT (1972) Water deficits and plant growth. Academic Press, New York - London
- KUPPERS M (1989) Ecological significance of above ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationship. *TREE* 4: 375-379
- LIKENS GE & BORMAN FH (1977) Bio-geo-chemistry of a forested ecosystem. Springer, New York
- LOVELL PH & LOVELL PS (1985) The importance of plant form as a determining factor in competition and habitat exploitation. In: White J (ed) *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*: 209-221. Academic Press, Inc., London
- LOVETT L (1987) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). III. Responses to light and nutrient supply. *J. Ecol.* 75: 555-568
- MAGDA D, WAREMBOURG FR & LABEYRE V (1988) Physiological integration among ramets of *Lathyrus sylvestris* L. Translocation of assimilates. *Oecologia* 77: 255-260
- MAILETTE L (1985) Modular demography and growth patterns of two annual weeds (*Chenopodium album* L. and *Spergula arvensis* L.) in relation to flowering. In: White J (ed) *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*. Academic Press, Inc., London
- NOBLE JC & MARSHALL C (1983) The population biology of plants with clonal growth. II. The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* 71: 865-877
- NOBLE JC, BELL AD & HARPER JL (1979) The population biology of plant with clonal growth. *J. Ecol.* 67: 983-1008
- QUERSHI FA & SPANNER DC (1973) Movement of ¹⁴C sucrose along the stolon of *Saxifraga sarmentosa*. *Planta* 110: 145-152
- SALZMAN AG & PARKER MA (1985) Neighbours ameliorate local salinity stress for rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia* 65: 273-277
- SARUKHAN J & HARPER JL (1973) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.* 61: 675-716
- SHELLNER RA, NEWELL SJ & SOLBRIG OT (1982) Studies on the plant population biology of the genus *Viola*. IV. Spatial pattern of ramets and seedling in three stoloniferous species. *J. Ecol.* 70:273-290
- SCHMID B (1985) Clonal growth in grassland perennials. II. Growth form and fine-scale colonizing ability. *J. Ecol.* 73: 809-818
- SCHMID B (1986) Spatial dynamics and integration within clones of grassland perennials with different growth form. *Proc. R. Soc. Lond., Series B* 228: 173-186
- SCHMID B & HARPER JL (1985) Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *J. Ecol.* 73: 793-808
- SCHMID B & BAZZAZ FA (1987) Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology* 68: 2016-2022
- SLADE AJ & HUTCHINGS MJ (1987) The effect of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J. Ecol.* 75: 95-112
- SVENSSON BM & CALLAGHAN TV (1988) Apical dominance and the simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos* 51: 331-342
- TURKINGTON R & HARPER JL (1979) The growth, distribution and neighbour relations of *Trifolium repens* in a perennial pasture. II. Inter- and intra-specific contact. *J. Ecol.* 67: 219-230
- WARDLAW IF (1990) The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341-381
- WATSON MA & CASPER BB (1984) Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 15: 233-258
- WILLIAMS GC (1986) Retrospect on modular organisms. In: Harper JL, Rosen BR & White J (eds) *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Series B* 313: 245-250