

Selección de Especies y Ecótipos de *Azolla* en Chile¹

I. Vidal*, L. Longeri*

ABSTRACT

An experiment was carried out over two years with the purpose of selecting *Azolla* species and ecotypes with the best vegetative capacity for the weather conditions of Chilean paddy fields. From 52 ecotypes, seven were selected which showed outstanding biomass production and nitrogen fixation. For a period of 15 days, the greatest growth was 130 g d.m./m², with 2 to 3 days as doubling time and 25 to 60 kg/ha of fixed nitrogen. In the Chilean paddy fields, *Azolla* grows only from October to March, coinciding with monthly average temperatures higher than 14°C and solar radiation over 400 ly/day.

RESUMEN

Se realizó una investigación durante dos años, con el propósito de seleccionar especies y ecótipos de *Azolla* con mejor adaptación a las condiciones ambientales de la zona arrocera de Chile. De 52 ecótipos estudiados, se seleccionaron siete, que destacaron por su producción de biomasa y fijación de nitrógeno. Para períodos de 15 días, los niveles máximos de producción fueron de 130 g m.s./m², con un tiempo de duplicación de dos días a tres días y 25 kg a 60 kg/ha de N fijado. En las condiciones de la zona arrocera de Chile, *Azolla* crece entre octubre y marzo, y coincide con temperaturas medias mensuales superiores a 14°C con una radiación solar sobre 400 ly por día.

Palabras clave: *Azolla*, fijación de nitrógeno, arroz, biofertilizante.

INTRODUCCION

Actualmente, la superficie sembrada con arroz en Chile supera 38 000 ha con un uso de fertilizantes nitrogenados del orden de 3.5 millones de kilogramos de N (Instituto Nacional de Estadística (Chile) 1991). Ello significa un gasto importante de divisas para adquirir fuentes nitrogenadas amoniacales importadas, como la urea, pues los fertilizantes nítricos presentan baja eficiencia por las condiciones reductoras del suelo inundado de los arrozales (Wetselaar 1979).

Ante el alto costo de la fertilización nitrogenada, se ha prestado atención al uso de la fijación biológica de dinitrógeno como alternativa a la fertilización química. *Azolla* presenta un mayor potencial de fijación que la asociación rizobioleguminosas; es capaz de desarrollarse bajo la vegetación del arroz, por lo que

ha sido identificado como posible biofertilizante para ese cultivo (Lumpkin y Plucknett 1980).

Azolla comprende especies de helechos flotantes distribuidos ampliamente en medios acuáticos de regiones tropicales y templadas. Es una de las pocas especies vasculares y le pertenecen los únicos helechos con asociación simbiótica mediante la cianobacteria fijadora de N, *Anabaena azollae* (Kumarsinghe *et al.* 1986; Lumpkin y Plucknett 1980; Van Hove 1989). Los filamentos del microsimbionte se ubican en las cavidades de los lóbulos foliares de la planta, donde se protegen del medio externo y aportan el total de N requerido por la asociación.

Se usa *Azolla* como biofertilizantes solamente en China y Vietnam. En la última década, se ha efectuado un gran número de investigaciones en países de Asia, Africa y Norteamérica y hay gran interés por su uso en Latinoamérica (Van Hove 1989).

En Chile, se ha descrito solamente la especie *A. filiculoides* Lam. y los autores del presente trabajo informan sobre su distribución, abundancia y factores nutricionales limitantes de su desarrollo (Vidal y Longeri 1990; Vidal *et al.* 1992).

¹ Recibido para publicación el 21 de julio 1992.
Parte del Proyecto 91/0356 financiado por el Fondo de Investigación Científica y Tecnológica (FONDECYT), Chile.

* Depto. de Suelos, Facultad de Agronomía. Universidad de Concepción, Casilla 537, Chillán, Chile.

El objetivo del presente trabajo es seleccionar especies o ecótipos de *Azolla*, con mejor adaptación a las condiciones ambientales de la zona arrocerá del país. Con ese propósito, se ha considerado la potencialidad de su crecimiento y eficiencia en la fijación de nitrógeno.

MATERIALES Y METODOS

Se calculó el crecimiento de 52 ecótipos de *Azolla* durante el año, en las condiciones ambientales naturales que imperan en Chillán, Chile (36°34' lat.S, 72°10' long. O y a 144 msnm). Se determinó la capa-

cidad de producción de biomasa, la fijación de N y las curvas de producción durante los meses del año.

Los ecótipos fueron evaluados en dos experimentos, para los que se consideraron períodos de diciembre de 1987 a diciembre de 1988 y de mayo de 1989 a mayo de 1990, en que se efectuaron 18 cosechas en la primera temporada y 13 en la segunda.

Los ecótipos estudiados pertenecen a una colección que mantienen los autores de este artículo en el Departamento de Suelos de la Facultad de Agronomía en la Universidad de Concepción, Arg. En el Cuadro 1 se presenta cada uno de ellos con sus respectivos orígenes.

Cuadro 1. Lista de ecótipos estudiados; colección del Depto. de Suelos, Facultad de Agronomía, Universidad de Concepción.

Especie	Clave	Procedencia/origen
Temporada 1987-1988		
<i>A. pinnata</i>	UCA 170	Australia
	UCA 153	Francia, IRAT
	UCA 166	Tailandia, Bangkok
	UCA 179	Sri Lanka
<i>A. mexicana</i>	UCA 118	Brasil, Amazonas
	UCA 109	Brasil, CNPAF 9
<i>A. filiculoides</i>	UCA 131	Brasil, Paraná
	UCA 144	India
	UCA 3	Chile, VIII Región
<i>A. caroliniana</i>	UCA 6	Chile, VIII Región
	UCA 101	Filipinas (IRRI), CNPAF 1
	UCA 121	Brasil, Amazonas
<i>A. microphylla</i>	UCA 168	Paraguay
<i>A. rubra</i>	UCA 162	Nueva Zelanda
No identificada	UCA 149	México, Tabasco
	UCA 148	México, Veracruz
Temporada 1989-1990		
<i>A. pinnata</i>	UCA 145	China
	UCA 153	Francia, IRAT
<i>A. mexicana</i>	UCA 110	EE UU, U. de California
	UCA 114	EE UU, U. de California
	UCA 128	Brasil, Pará
	UCA 177	EE UU
<i>A. filiculoides</i>	UCA 7	Chile, Concepción
	UCA 8	Chile, desemb. Biobio
	UCA 11	Chile, Viña del Mar
	UCA 14	Chile, Yumbel
	UCA 16	Chile, San Nicolás
	UCA 102	CNPAF-2, CENA (IRRI)

(Cont. Cuadro 1.)

Especie	Clave	Procedencia/origen
	UCA 106	Brasil, R S., CNPAF 6
	UCA 129	Brasil, P.R., CNPAF 29
	UCA 133	Perú, CNPAF 33
	UCA 160	Perú, CNPAF 60
	UCA 178	Alemania Occ., CNPAF 78
<i>A. caroliniana</i>	UCA 103	Brasil, CENA (IRRI)
	UCA 105	Brasil, CNPAF-5, R S
	UCA 108	EE UU., CNPAF-8
	UCA 119	Brasil, Amazonas
	UCA 120	Brasil, Amazonas
	UCA 150	Brasil, Río Grande del Sur
	UCA 156	Brasil, Sta Catarina
	UCA 172	Brasil, B.A.
<i>A. microphylla</i>	UCA 1	Austria, Viena, AIEA.
	UCA 130	Brasil, P.R.
	UCA 132	Brasil, P.R.
	UCA 165	Ecudor, Galápagos, U.L.
	UCA 173	Brasil, B.A.
	UCA 174	China
<i>A. rubra</i>	UCA 162	Nueva Zelanda (U.L.)
No identificada	UCA 115	EE UU., U. de California
No identificada	UCA 146	Sonora, CNPAF-46
No identificada	UCA 154	Francia, IRAT, CNPAF 54

Las experiencias se realizaron en campo con un diseño de bloques al azar con tres repeticiones. Con este propósito se confeccionaron nueve piscinas de 2.5 m por 2.5 m y 30 cm de profundidad. Las piscinas se recubrieron en su interior con dos láminas de polietileno, para impedir la pérdida de agua, y sobre el fondo, una capa de 10 cm de suelo. Cada piscina se dividió en 16 compartimentos de 1710 cm², mediante una estructura de madera.

Estas piscinas se llenaron con agua y se fertilizaron con superfosfato triple y sulfato de potasio en dosis equivalente a 30 kg P₂O₅/ha y 20 kg K₂O/ha, respectivamente. Cada compartimento se sembró con 5 g de material fresco de cada uno de los 52 ecotipos estudiados. Después de un período variable entre 13 d y 30 d de acuerdo a la velocidad de desarrollo, se recolectó el material y se evaluó el peso húmedo, peso seco y contenido de nitrógeno. En total, para la primera temporada se efectuaron 18 cosechas y para la segunda temporada, 13 cosechas. Cabe señalar que, antes de cada siembra, se cambió el agua de las piscinas y se repitió la fertilización.

A partir de los datos de peso seco, se calculó la tasa de crecimiento relativa (TCR) de acuerdo a Ruschel (1987). Con ese fin se usó la relación:

$$TCR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{T_2 - T_1}$$

Donde: W₂ = Peso seco de las plantas al tiempo final (g).

W₁ = Peso seco de las plantas al tiempo inicial (g).

T₁ = Tiempo inicial (d).

T₂ = Tiempo final (d).

El tiempo de duplicación de *Azolla* fue determinado a partir de la TCR, según la relación:

$$t = \frac{\ln 2}{TCR}$$

Cálculo de peso para periodos intermedios:

$$W_{15} = W_1 * e^{TCR * t}$$

t = tiempo predeterminado, para el caso igual a 15 días.

RESULTADOS Y DISCUSION

En los cuadros 2 y 3 se presenta el incremento de peso seco de las plantas con periodos de crecimiento de 15 d, para las temporadas 1987-1988 y 1989-1990. Del análisis de estos cuadros, se determinó un efecto diferencial en relación con los ecótipos y la época del año. En ambas temporadas, el mayor crecimiento de todas las especies ocurrió de octubre a marzo. Por el contrario, entre abril y setiembre, el desarrollo fue insignificante. Este bajo crecimiento puede atribuirse a las bajas temperaturas y, si se con-

sidera la alta frecuencia de las heladas en invierno, se concluiría que estas especies no pueden ser cultivadas durante todo el año bajo las condiciones edafoclimáticas de la zona centro-sur de Chile. No obstante, los ecótipos más resistentes a estas condiciones adversas de clima fueron UCA 3, UCA 168, UCA 105, UCA 115 y UCA 133.

La producción de biomasa difirió en cada una de las temporadas. El periodo 1987-1988 tuvo el mayor nivel de rendimiento y la máxima producción se produjo en febrero, mientras que durante 1989 ocurrió en noviembre. Esto se explica posiblemente por las precipitaciones ocurridas en la segunda temporada durante diciembre, enero y febrero, que produjeron dilución de los nutrimentos, dispersión del inóculo y posibles daños en las plantas. En efecto, durante estos meses, la precipitación sumó 67 mm, mientras que en la temporada 1987-1988, en este mismo periodo, fue de 15 milímetros.

Cuadro 2. Peso seco (g/m²) en la temporada 1987-1988 en diferentes especies y ecótipos de *Azolla* con 15 días de crecimiento (media de tres repeticiones).

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	Mayo
g/m ² /15 d						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170	9.65	35.82	53.72	28.34	1.71	2.31
UCA 153	69.32	100.12	135.48	101.68	0.79	1.63
UCA 166	74.87	46.73	49.94	23.44	0.44	1.22
UCA 179	44.57	47.20	48.77	41.19	0.71	0.24
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118	92.97	51.38	70.73	48.68	1.23	2.79
UCA 109	77.87	86.45	102.55	79.09	0.98	2.92
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	64.41	51.88	60.24	42.78	1.02	1.89
UCA 144	38.73	70.70	82.12	47.08	1.31	3.40
UCA 3	23.97	66.11	59.54	25.68	2.63	6.41
UCA 6	58.00	99.11	99.25	99.48	2.66	3.59
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	39.37	70.45	77.32	50.67	0.90	3.62
UCA 121	81.34	57.28	58.97	46.88	2.63	2.99
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	113.18	40.74	58.36	138.70	1.46	3.76

(Cont. Cuadro 2.)

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	Mayo
6/m ² /15 d						
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	142.42	83.64	136.48	58.60	0.53	0.97
No identificada						
UCA 148	59.12	84.91	86.97	95.86	0.65	1.09
UCA 149	100.22	49.99	74.30	54.88	0.35	3.41
Media	66.38	64.55	77.57	59.94	1.21	2.55
Especie/ecótipo	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.	Dic.
6/m ² /15 días						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170	1.70	2.68	2.70	27.58	42.39	51.60
UCA 153	1.75	2.24	2.76	34.51	45.50	73.97
UCA 166						
UCA 179						
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118		2.86	3.44	25.95	36.44	69.88
UCA 109			2.27	38.52	47.87	77.41
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	2.33	3.55	3.21	42.24	43.65	62.77
UCA 144	1.70	2.33	2.10	34.94	29.86	31.95
UCA 3	2.29	2.78	2.38	43.48	45.74	50.02
UCA 6	1.89		2.56	45.10	47.01	72.41
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	2.29	2.96	2.86	41.13	45.40	52.76
UCA 121	2.13		2.76	22.92	34.81	55.16
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	1.98	2.66	3.71	41.69	39.69	48.13
<i>A. rubra</i>						
UCA 162		2.06	2.86	45.58	60.17	87.52
No identificada						
UCA 148		2.49	2.70	18.42	40.18	64.99
UCA 149		2.37	2.49	30.93	40.92	56.77
Media	2.03	2.65	2.78	35.29	42.87	61.10

Nota: Espacios en blanco no tienen evaluación por muerte de la planta en período invernal.

Cuadro 3. Peso seco (6/m²) en la temporada 1989-1990 en diferentes especies y ecótipos de *Azolla* con 15 días de crecimiento en diferentes épocas del año (media de tres repeticiones).

Especie/ecótipo	Junio	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.
6/m ² /15 días						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 145	2.87	1.61	2.89	2.29	13.54	22.25
UCA 153	1.72	1.14	2.26	2.29	16.49	21.13
<i>A. mexicana</i>						
UCA 110	2.59	1.94	2.19	2.02	19.47	58.60
UCA 114	1.36	0.29	0.72	2.51	11.53	23.65
UCA 128	2.38	0.91	2.32	1.84	10.83	34.14
UCA 177	2.74	1.51	2.48	4.03	17.01	28.95
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 102	2.55	1.31	1.76	4.83	18.75	54.06
UCA 106	1.70	1.82	2.15	2.95	23.48	60.78
UCA 129	3.03	1.76	2.64	2.41	19.33	48.00
UCA 133	3.37	2.58	2.83	4.62	18.81	37.55
UCA 160	2.52	2.18	2.99	3.06	18.06	31.59
UCA 178	2.62	1.29	3.19	4.44	16.36	27.75
UCA 5	3.00	0.72	3.18	4.76	17.09	27.33
UCA 7	2.81	0.53	2.40	4.72	19.45	32.80
UCA 8	2.87	0.52	1.82	3.64	17.84	26.44
UCA 11	2.61	1.10	1.81	3.48	18.48	38.62
UCA 14	2.86	1.93	3.32	4.07	18.02	36.18
UCA 16	2.82	1.40	3.33	3.88	15.04	40.16
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 103	2.36	2.44	2.53	2.23	12.43	34.25
UCA 105	3.87	2.79	3.45	4.59	18.20	37.05
UCA 108	2.92	2.44	2.86	4.05	16.82	32.74
UCA 119	2.34	2.60	2.46	2.23	14.10	27.81
UCA 120	2.31	2.43	2.26	2.49	14.67	45.63
UCA 150	2.81	2.75	3.41	4.40	19.86	29.72
UCA 156	2.86	2.33	2.14	2.46	25.07	46.41
UCA 172	2.31	1.02	2.75	2.55	13.13	28.07
<i>A. microphylla</i>						
UCA 130	2.53	1.46	2.00	2.39	17.47	54.91
UCA 132	3.35	2.26	3.08	4.27	18.82	38.61
UCA 165	1.90	1.28	1.91	1.98	17.38	27.17
UCA 173	1.93	0.95	2.27	2.24	17.00	20.31
UCA 174	1.39	0.66	2.18	2.67	16.67	28.97
UCA 1	2.52	0.77	2.20	2.24	19.93	12.31
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	1.60	0.50	1.21	1.83	21.90	87.31
No identificadas						
UCA 115	3.64	2.63	3.21	4.47	17.16	48.19
UCA 146	2.59	1.06	2.57	2.72	13.77	11.71
UCA 154	2.51	2.40	2.93	3.22	18.99	18.60
Media	2.56	1.59	2.49	3.19	17.30	35.55

(Cont. Cuadro 3.)

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril
<i>A. pinnata</i>					
UCA 145	14.78	19.98	7.84	4.84	3.81
UCA 153	19.99	21.44	12.04	8.69	5.50
<i>A. mexicana</i>					
UCA 110	28.41	25.26	14.80	10.98	7.02
UCA 114	8.58	6.21	6.54	3.40	2.17
UCA 128	24.73	15.25	13.30	9.85	6.91
UCA 177	11.08	12.25	13.44	6.86	4.97
<i>A. filiculoides</i>					
UCA 102	26.98	20.82	17.18	9.67	5.07
UCA 106	24.75	27.10	13.14	10.78	4.34
UCA 129	26.62	29.46	14.63	11.88	5.96
UCA 133	25.49	20.68	16.02	9.67	6.61
UCA 160	21.39	14.08	13.43	7.11	4.26
UCA 178	12.68	9.77	16.93	7.23	4.95
UCA 5	11.02	10.98	17.56	7.01	4.18
UCA 7	12.35	11.27	14.09	7.65	5.25
UCA 8	13.31	9.62	15.67	7.45	4.53
UCA 11	12.70	10.68	13.31	6.83	3.84
UCA 14	12.02	7.29	12.33	7.12	4.08
UCA 16	15.55	6.89	12.03	6.17	4.51
<i>A. caroliniana</i>					
UCA 103	19.73	15.84	9.37	7.86	4.38
UCA 105	18.97	11.58	11.19	11.22	6.52
UCA 108	19.58	12.96	11.72	8.04	6.11
UCA 119	21.77	20.75	10.59	8.84	5.66
UCA 120	21.81	17.18	9.00	7.29	5.22
UCA 150	22.03	19.10	14.91	8.62	5.90
UCA 156	25.67	24.10	16.74	11.77	5.60
UCA 172	22.25	20.27	11.30	9.52	4.40
<i>A. microphylla</i>					
UCA 130	30.52	20.71	17.42	10.31	6.03
UCA 132	22.59	18.71	13.14	10.05	6.04
UCA 165	24.04	22.67	12.44	7.71	5.27
UCA 173	17.41	22.55	12.21	6.79	3.10
UCA 174	21.61	26.48	13.18	8.69	5.62
UCA 1	23.90	25.82	15.50	9.16	4.77
<i>A. rubra</i>					
UCA 162	19.13	12.31	8.67	8.80	4.23
No identificadas					
UCA 115	23.90	14.81	11.71	9.72	8.36
UCA 146	15.12	16.55	10.62	5.72	4.04
UCA 154	20.02	22.73	13.55	8.53	4.25
Media	19.79	17.34	12.99	8.38	5.04

Las mayores producciones de peso seco en las diferentes épocas de la temporada 1987-1988, se obtuvieron con los ecótipos UCA 162, UCA 109, UCA 6 y UCA 153. Durante la siguiente temporada destacaron UCA 106, UCA 110, UCA 156, UCA 162, UCA 130, UCA 129 y UCA 102. Todos presentaron una producción superior a un 25% sobre la media general. Los niveles de producción de biomasa alcanzaron valores máximos del orden de 130 g p.s./m²/15 d, que corresponde aproximadamente a 25 t/ha de materia verde en dicho período.

De acuerdo con lo anterior, se infiere que los ecótipos nativos, en general, mostraron un bajo poten-

cial de crecimiento, puesto que solamente destacó el ecótipo UCA 6, procedente de la VIII Región de Chile. Este tuvo un crecimiento máximo de 99 g/m²/15 d (20 t/ha de materia verde).

Es importante considerar que las variables climáticas (Cuadro 4), especialmente la temperatura media mensual y la radiación solar, presentaron una correlación altamente significativa con la producción de biomasa ($r=0.79^{**}$ y $r=0.73^{**}$, respectivamente). En efecto, el desarrollo de *Azolla* es inhibido notablemente por las temperaturas medias mensuales inferiores a 14°C y la radiación solar inferior a 400 ly por día.

Cuadro 4. Información climática de los períodos de desarrollo de *Azolla* y su correlación con las variables peso seco y fijación de nitrógeno.

Meses	T°media (°C)	T°máx. (°C)	T°mín. (°C)	Precipitación (mm)	Rad. solar (ly/día)
Temporada 1987-1988					
Dic. 1987	18.3	26.8	9.9	0.0	589
Enero 1988	19.2	28.6	9.9	15.5	547
Feb. 1988	21.2	31.0	11.4	0.0	504
Marzo 1988	17.7	25.4	10.1	49.3	346
Abril 1988	13.2	20.2	6.3	26.6	240
Mayo 1988	9.2	15.3	3.2	72.0	165
Junio 1988	8.8	13.0	4.7	191.3	78
Julio 1988	6.8	11.6	2.0	149.3	64
Ago 1988	8.5	12.7	4.4	244.4	105
Set. 1988	10.3	16.6	4.1	90.2	253
Oct. 1988	12.5	19.8	5.3	27.2	418
Nov. 1988	16.6	24.3	8.9	33.8	446
Dic. 1988	18.5	26.8	10.3	10.1	494
Temporada 1989-1990					
Junio 1989	9.4	12.8	6.0	236.1	92
Julio 1989	8.2	13.0	3.5	184.3	106
Ago. 1989	8.8	14.0	3.6	119.7	184
Set. 1989	11.0	17.6	4.5	44.6	343
Oct. 1989	13.7	21.1	6.3	17.2	405
Nov. 1989	17.0	25.0	9.0	0.5	543
Dic. 1989	18.3	25.9	10.7	42.3	524
Enero 1990	20.3	29.1	11.5	7.8	527
Feb. 1990	20.1	28.1	10.2	16.9	455
Marzo 1990	16.8	25.2	8.5	103.2	360
Abril 1990	13.4	19.2	7.7	40.8	239
Coeficiente de correlación (r)					
Peso seco	0.79**	0.75**	0.71**	-0.59**	0.73**
N fijado	0.79**	0.76**	0.71**	-0.61**	0.75**

** Significativo $P < 0.01$

Diversos investigadores han indicado intervalos de temperatura según la especie de *Azolla*, en la cual se obtiene el mejor desarrollo. Los valores reportados por Becking (1979) y Tuan y Thuyet (1979) corroboraron los resultados del presente estudio. Ellos indican temperaturas óptimas de 16°C a 20°C como favorables para el crecimiento vegetativo de *Azolla* sp. y *A. pinnata*. Sin embargo, estos resultados difieren lo indicado por Watanabe *et al.* (1977) de que las temperaturas óptimas van en un rango de 25°C - 30 grados centígrados.

Es importante señalar que los factores ambientales no sólo actúan en forma independiente, igual que en todas las plantas verdes, sino que hay interacciones importantes entre ellos. Así, la respuesta a la temperatura varía con la intensidad de luz dentro de ciertos

límites. Luz y temperatura tienen un efecto complementario y directo sobre el crecimiento y la actividad de la enzima nitrogenasa.

En los cuadros 5 y 6 se presentan el tiempo de duplicación de los ecotipos en las dos temporadas. Se observa que los resultados obtenidos manifiestan la misma tendencia que los expuestos anteriormente, puesto que este factor se determina en función del peso. En general, a partir de octubre, se dio una disminución considerable en el tiempo de duplicación, que fue entre 2 d y 3 d para aquellos ecotipos con alto potencial productivo. La segunda temporada de evaluación presentó tiempos de duplicación más prolongados; solamente noviembre se destacó con tiempos de duplicación del orden de 3 d y fue el único mes que no registró precipitación.

Cuadro 5. Tiempo de duplicación en la temporada 1987-1988 en diferentes especies y ecotipos de *Azolla*. (media de tres repeticiones).

Especie/ecotipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	Mayo
Tiempo de duplicación en días (d)						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170	6.10	3.45	3.04	3.74		37.98
UCA 153	2.83	2.57	2.39	2.56		
UCA 166	2.77	3.17	3.10	4.01		
UCA 179	3.21	3.16	3.13	3.29		
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118	2.62	3.08	2.81	3.13		22.38
UCA 109	2.74	2.67	2.56	2.73		20.35
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	2.89	3.07	2.94	3.26		142.31
UCA 144	3.36	2.81	2.70	3.16		15.74
UCA 3	3.98	2.86	2.95	3.87	25.73	8.03
UCA 6	2.97	2.58	2.58	2.57	24.97	14.55
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	3.34	2.82	2.75	3.09		14.35
UCA 121	2.71	2.98	2.96	3.16	25.73	19.49
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	2.50	3.31	2.97	2.38		13.64
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	2.36	2.69	2.39	2.96		
No identificada						
UCA 148	2.96	2.68	2.66	2.60		
UCA 149	2.57	3.10	2.78	3.02		15.62
Media	3.12	2.94	2.79	3.10	25.47	29.49

(Cont. Cuadro 5.)

Especie/ecótipo	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.	Dic.
Tiempo de duplicación en día						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170		24.44	24.05	3.77	3.26	3.07
UCA 153		42.64	23.01	3.49	3.19	2.78
UCA 166						
UCA 179						
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118		21.22	15.47	3.86	3.43	2.82
UCA 109			40.58	3.37	3.14	2.75
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	36.38	14.75	17.19	3.27	3.23	2.91
UCA 144		36.56	58.00	3.48	3.67	3.58
UCA 3	38.72	22.57	34.22	3.24	3.19	3.10
UCA 6	138.76		27.53	3.20	3.16	2.79
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	39.24	19.92	21.23	3.30	3.20	3.05
UCA 121	52.97		23.01	4.05	3.48	3.02
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	86.23	24.97	13.90	3.28	3.33	3.14
<i>A. rubra</i>						
UCA 162		64.58	21.23	3.19	2.94	2.66
No identificada						
UCA 148		29.82	24.05	4.42	3.32	2.88
UCA 149		34.53	29.80	3.62	3.30	2.99
Media	65.38	30.55	26.66	3.54	3.28	2.97

Nota: Espacios en blanco corresponden a períodos sin crecimiento de la planta por muerte en el período invernal.

Cuadro 6. Tiempo de duplicación (d) en la temporada 1989-1990 en diferentes especies y ecótipos de *Azolla* (media de tres repeticiones).

Especie/ecótipo	Junio	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.
Tiempo de duplicación en días (d)						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 145	21.18	24.64	17.20	16.68	5.09	3.59
UCA 153		134.54	21.89	21.27	4.64	3.05
<i>A. mexicana</i>						
UCA 110	26.78	41.72	46.90	42.03	4.32	2.79
UCA 114	31.71		14.51	17.94	5.52	3.68
UCA 128	34.04	284.76	37.13	67.87	5.71	3.26
UCA 177	23.37	19.11	12.16	11.09	4.58	2.80

(Cont. Cuadro 6.)

Especie/ecótipo	Junio	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.
Tiempo de duplicación en días (d)						
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 102	21.68	16.61	11.28	10.27	4.39	2.85
UCA 106	32.24	26.27	33.51	20.02	4.01	2.76
UCA 129	19.05	28.78	25.34	24.57	4.33	2.94
UCA 133	15.95	26.93	17.86	10.74	4.38	3.16
UCA 160	28.68	32.12	16.32	11.40	4.46	3.34
UCA 178	26.01	17.04	12.65	11.21	4.66	2.83
UCA 5	19.39	14.54	12.69	10.41	4.57	2.84
UCA 7	22.10	25.39	12.64	8.58	4.32	2.87
UCA 8	21.13		14.22	10.91	4.48	2.87
UCA 11	26.16		14.34	11.43	4.42	3.02
UCA 14	21.31	23.03	14.00	12.36	4.46	2.94
UCA 16	21.85	10.66	13.92	13.10	4.84	2.98
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 103	34.92	31.71	28.27	42.99	5.31	3.50
UCA 105	13.16	18.24	15.40	10.82	4.44	3.18
UCA 108	20.37	21.20	17.55	12.43	4.60	3.30
UCA 119	36.18	26.54	30.82	43.33	4.99	3.48
UCA 120	37.61	31.99	40.84	29.67	4.90	3.19
UCA 150	22.04	23.11	15.66	11.30	4.29	3.41
UCA 156	21.31	26.63	52.80	14.98	3.91	2.97
UCA 172	37.58		23.21	21.65	5.17	3.17
<i>A. microphylla</i>						
UCA 130	28.44	60.26	78.95	25.09	4.52	2.84
UCA 132	16.05	29.04	18.47	11.69	4.38	3.14
UCA 165	130.76		122.71	30.37	4.53	3.20
UCA 173	109.12	133.96	21.72	42.45	4.58	3.71
UCA 174		46.15	18.16	24.79	4.62	2.79
UCA 1	28.64	27.58	23.21	42.42	4.28	2.92
<i>A. rubra</i>						
UCA 162				39.08	4.12	2.66
No identificada						
UCA 115	14.22	20.37	17.17	11.12	4.56	3.14
UCA 146	26.82	25.31	21.42	13.07	5.05	3.69
UCA 154	22.44	24.91	16.83	12.54	4.37	3.17
<hr/>						
Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	
Tiempo de duplicación en días (d)						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 145	4.42	4.10	5.75	7.58	9.19	
UCA 153	3.91	4.04	4.65	5.44	7.15	

(Cont. Cuadro 6.)

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril
Tiempo de duplicación en días (d)					
<i>A. mexicana</i>					
UCA 110	3.55	4.23	4.80	5.36	7.68
UCA 114	5.09	6.23	4.83	8.05	11.46
UCA 128	3.98	5.25	5.22	6.02	8.15
UCA 177	4.52	4.89	4.26	5.38	6.46
<i>A. filiculoides</i>					
UCA 102	3.94	3.91	4.62	5.62	7.84
UCA 106	3.83	4.02	4.99	5.83	9.21
UCA 129	3.53	3.86	4.75	5.34	8.27
UCA 133	3.69	4.21	4.42	6.09	7.45
UCA 160	3.58	4.91	3.32	5.60	6.03
UCA 178	4.27	5.24	3.67	5.55	7.20
UCA 5	4.11	4.75	3.98	5.64	7.85
UCA 7	4.13	4.79	4.01	5.24	6.92
UCA 8	4.19	5.17	4.38	5.62	6.86
UCA 11	3.99	5.02	4.19	5.56	7.69
UCA 14	4.46	6.31	4.69	5.92	6.76
UCA 16	4.40	7.24	4.84	6.82	9.23
<i>A. caroliniana</i>					
UCA 103	3.87	4.07	5.00	6.33	10.57
UCA 105	4.06	6.60	5.41	5.70	7.72
UCA 108	4.25	5.90	5.38	6.68	9.02
UCA 119	3.85	4.27	5.46	6.17	7.91
UCA 120	3.61	4.36	5.10	5.84	7.42
UCA 150	3.72	4.54	4.55	5.86	8.11
UCA 156	3.58	4.22	4.33	5.56	6.85
UCA 172	3.65	4.25	4.17	5.91	7.27
<i>A. microphylla</i>					
UCA 130	3.51	3.86	4.26	5.87	8.19
UCA 132	3.91	4.45	4.82	5.84	7.13
UCA 165	3.66	4.17	4.21	5.81	7.14
UCA 173	3.92	3.57	4.24	5.91	10.14
UCA 174	3.86	3.83	4.56	5.57	7.72
UCA 1	3.56	3.31	3.79	4.93	7.14
<i>A. rubra</i>					
UCA 162	3.65	4.51	4.27	5.54	8.09
No identificadas					
UCA 115	3.98	5.41	5.29	6.19	8.08
UCA 146	4.22	4.84	5.03	6.97	9.09
UCA 154	4.03	4.32	4.50	6.03	7.16

Con respecto a la fijación de N en los diferentes ecótipos (cuadros 7 y 8), UCA 162 (*A. rubra*, procedente de Nueva Zelanda) destacó notablemente con potenciales de fijación de 66 kg N/ha y 43 kg N/ha en períodos de 15 d para la primera y la segunda temporadas, respectivamente. Estos niveles de acumulación de N ocurrieron en los meses de febrero 1988 y noviembre de 1989.

Otros ecótipos sobresalientes de la primera temporada fueron UCA 153 (*A. pinnata*, Francia), UCA 6

(*A. filiculoides*, Chile) y UCA 109 (*A. mexicana*, Bra.) que presentaron fijaciones en el rango de 40 kg N/ha/15 d - 60 kg N/ha/15 días (febrero 1988). De las especies evaluadas en 1989, fueron más eficientes los ecótipos UCA 106 (*A. filiculoides*, Bra.), UCA 110 (*A. mexicana*, EE.UU.) y UCA 102 (*A. filiculoides*, Filipinas), con una fijación entre 25 kg N/ha/15 d a 30 kg N/ha/15 d (noviembre 1989). Debe señalarse que de las especies nombradas sólo es originario de Chile el ecótipo UCA 6.

Cuadro 7. Nitrógeno fijado (kg/ha) en la temporada 1987-1988 en diferentes especies y ecótipos de *Azolla* con 15 días de crecimiento en diferentes épocas del año (media de tres repeticiones).

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	Mayo
kg N/ha/15 d						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170	3.30	12.47	19.77	6.80	0.61	0.72
UCA 153	29.88	45.06	59.61	23.18	0.30	0.47
UCA 166	19.84	16.78	20.07	7.71	0.19	0.41
UCA 179	11.86	16.99	19.02	10.50	0.30	0.07
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118	34.58	19.52	26.24	14.65	0.43	0.75
UCA 109	24.61	37.08	40.71	21.99	0.34	0.71
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	22.93	21.63	24.04	15.10	0.43	0.63
UCA 144	13.24	33.37	36.54	19.68	0.47	1.03
UCA 3	9.23	22.48	25.07	9.81	0.83	1.95
UCA 6	20.30	42.82	43.97	27.46	1.09	1.22
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	14.29	30.43	32.86	16.32	0.35	1.15
UCA 121	30.10	20.45	22.00	14.53	0.93	0.84
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	40.07	17.48	24.92	31.90	0.56	1.09
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	56.54	41.32	65.92	18.58	0.18	0.30
No identificada						
UCA 148	20.63	33.79	34.96	21.86	0.21	0.29
UCA 149	29.57	18.90	31.28	16.63	0.13	1.04
Media	23.81	26.91	32.94	17.29	0.46	0.79

(Cont. Cuadro 7)

Especie/ecótipo	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.	Dic.
kg N/ha/15 días						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 170	0.44	0.75	0.81	10.16	15.06	19.37
UCA 153	0.46	0.60	1.06	14.06	19.35	33.04
UCA 166						
UCA 179						
<i>A. mexicana</i>						
UCA 118	0.00	0.78	0.77	8.87	13.60	29.30
UCA 109	0.00	0.00	0.66	15.11	19.27	31.94
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 131	0.65	1.10	1.08	18.16	18.01	26.57
UCA 144	0.42	0.81	1.11	15.83	13.13	12.35
UCA 3	0.57	0.75	0.97	19.15	20.37	20.56
UCA 6	0.47	0.00	1.04	20.97	21.55	30.97
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 101	0.57	0.97	1.18	18.99	19.78	22.70
UCA 121	0.53		0.62	7.32	13.02	22.12
<i>A. microphylla</i>						
UCA 168	0.49	0.92	1.28	18.94	17.26	20.62
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	0.00	0.67	0.99	20.21	28.98	41.75
No identificada						
UCA 148	0.00	0.58	0.60	6.40	15.56	25.93
UCA 149	0.00	0.56	0.80	11.47	15.24	22.52
Media	0.33	0.71	0.93	14.69	17.87	25.70

Cuadro 8. Nitrógeno fijado (kg/ha) en la temporada 1989-1990 en diferentes especies y ecótipos de *Azolla* con 15 días de crecimiento en diferentes épocas del año (media de tres repeticiones).

Especie/ecótipo	Junio	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.
kg/ha/15 d						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 145	0.68	0.40	0.72	0.67	5.98	9.71
UCA 153	0.45	0.30	0.48	0.58	6.54	10.06
<i>A. mexicana</i>						
UCA 110	0.59	0.49	0.52	0.51	8.06	25.55
UCA 114	0.39	0.07	0.17	0.74	5.47	10.78

(Cont. Cuadro 8)

Especie/ecótipo	Junio	Julio	Agosto	Set.	Oct.	Nov.
kg/ha/15 d						
UCA 128	0.54	0.24	0.57	0.42	3.86	12.53
UCA 177	0.76	0.38	0.64	1.34	7.24	11.64
<i>A. filiculoides</i>						
UCA 102	0.76	0.35	0.54	1.54	8.37	25.34
UCA 106	0.44	0.47	0.54	0.89	11.32	27.77
UCA 129	0.68	0.45	0.66	0.58	8.45	20.75
UCA 133	0.85	0.58	0.69	1.35	8.87	16.37
UCA 160	0.53	0.50	0.63	0.69	8.24	13.36
UCA 178	0.72	0.36	0.89	1.41	6.83	12.64
UCA 5	0.75	0.19	0.82	1.53	7.05	12.29
UCA 7	0.69	0.14	0.63	1.57	7.82	14.37
UCA 8	0.71	0.14	0.51	1.15	7.24	12.27
UCA 11	0.67	0.29	0.51	1.21	8.84	17.10
UCA 14	0.73	0.46	0.80	1.33	7.81	17.16
UCA 16	0.62	0.33	0.78	1.15	6.35	18.73
<i>A. caroliniana</i>						
UCA 103	0.49	0.64	0.66	0.46	4.74	14.18
UCA 105	1.01	0.67	0.85	1.48	8.43	16.15
UCA 108	0.77	0.63	0.74	1.24	7.32	14.31
UCA 119	0.47	0.69	0.61	0.47	5.23	11.16
UCA 120	0.47	0.65	0.55	0.55	6.16	18.51
UCA 150	0.68	0.68	0.86	1.31	8.77	12.76
UCA 156	0.52	0.48	0.34	0.68	11.03	19.82
UCA 172	0.44	0.25	0.60	0.62	5.08	11.84
<i>A. microphylla</i>						
UCA 130	0.55	0.33	0.46	0.57	7.01	22.57
UCA 132	0.88	0.52	0.73	1.21	8.42	16.39
UCA 165	0.37	0.30	0.39	0.43	6.80	11.06
UCA 173	0.41	0.24	0.54	0.51	6.69	8.25
UCA 174	0.33	0.15	0.40	0.72	6.79	11.90
UCA 1	0.58	0.20	0.41	0.48	7.85	5.87
<i>A. rubra</i>						
UCA 162	0.40	0.13	0.30	0.52	9.80	42.64
No identificadas						
UCA 115	0.91	0.66	0.86	1.42	7.59	20.58
UCA 146	0.62	0.23	0.50	0.73	6.21	5.22
UCA 154	0.61	0.58	0.72	0.90	8.29	8.41
Media	0.61	0.39	0.60	0.92	7.38	15.56
Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril	
kg/ha/15 d						
<i>A. pinnata</i>						
UCA 145	6.68	8.70	3.25	1.90	1.40	
UCA 153	8.67	7.92	4.85	3.28	1.98	

(Cont. Cuadro 8)

Especie/ecótipo	Dic.	Enero	Feb.	Marzo	Abril
	kg/ha/15 d				
<i>A. mexicana</i>					
UCA 110	12.42	10.49		3.72	2.44
UCA 114	4.09	2.42	2.64	1.26	0.72
UCA 128	10.02	6.13	4.57	3.38	2.05
UCA 177	5.07	4.37	5.82	2.55	1.78
<i>A. filiculoides</i>					
UCA 102	13.20	7.63	6.80	3.45	1.86
UCA 106	11.68	11.68	5.05	4.15	1.58
UCA 129	12.63	12.37	5.36	4.49	1.87
UCA 133	11.75	8.01	6.30	3.75	2.25
UCA 160	9.33	5.58	5.07	2.64	1.47
UCA 178	5.75	3.14	6.57	2.73	1.62
UCA 5	5.18	3.91	7.23	2.61	1.40
UCA 7	5.70	4.10	5.61	2.89	1.82
UCA 8	6.11	3.49	6.44	2.88	1.54
UCA 11	5.82	3.93	5.68	2.68	1.36
UCA 14	5.66	2.85	5.33	2.83	1.38
UCA 16	6.79	2.83	4.88	2.44	1.34
<i>A. caroliniana</i>					
UCA 103	8.41	5.96	3.24	2.54	1.32
UCA 105	8.34	4.77	4.36	4.12	2.35
UCA 108	9.22	5.40	2.92	2.23	
UCA 119	9.08	8.33	3.42	3.05	1.61
UCA 120	9.76	6.23	3.08	2.58	1.58
UCA 150	9.90	7.12	5.95	3.17	2.03
UCA 156	11.65	10.35	6.36	4.43	1.76
UCA 172	10.10	7.88	4.15	3.56	1.38
<i>A. microphylla</i>					
UCA 130	13.81	8.60	6.04	3.71	1.99
UCA 132	9.93	7.28	4.93	3.84	2.05
UCA 165	10.21	9.26	4.90	2.96	1.60
UCA 173	7.60	9.26	4.48	2.34	1.02
UCA 174	9.44	9.75	5.16	3.29	1.98
UCA I	10.04	9.45	5.60	3.42	1.54
<i>A. rubra</i>					
UCA 162	8.81	5.09	3.88	3.61	1.58
No identificadas					
UCA 115	10.35	5.52	4.52	3.59	2.29
UCA 146	6.96	6.64	4.08	2.26	1.40
UCA 154	9.56	9.45	5.36	3.15	1.53
Promedio 8.88	6.83	5.03	3.12	1.70	

De acuerdo a lo expuesto precedentemente, se infiere que la utilización práctica de este helecho como aporte de N a suelos arroceros, sería posible bajo las condiciones climáticas del presente estudio y con el crecimiento simultáneo de *Azolla* y arroz, puesto que en Chile estas dos especies son coincidentes en su período de desarrollo. En efecto, la inoculación previa del helecho y su posterior incorporación al suelo del arrozal no serían factibles, pues el arroz se siembra en el mes de octubre y en ese período la fijación de N de *Azolla* no es significativa. Así, el efecto benéfico del helecho como aporte de N y materia orgánica actuaría fundamentalmente sobre los cultivos siguientes en la rotación y mejoraría el nivel de fertilidad del suelo y sus propiedades físicas.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio se puede concluir lo siguiente:

- El mayor crecimiento de las especies de *Azolla* bajo las condiciones edafoclimáticas de la zona arrocera de Chile (36°34' lat S y 72°06' long. O) ocurre en el período de octubre a marzo. Por el contrario, entre abril y setiembre el desarrollo es insignificante.
- Los máximos niveles de producción de biomasa se produjeron en la primera temporada, durante el mes de febrero, cuando se alcanzaron valores de 130 g m.s./m²/15 días. El tiempo de duplicación fue de 2 a 3 d y la fijación de N, para los mejores ecótipos, fue de 50 kg/ha - 60 kg/ha en ese período.
- El desarrollo de *Azolla* fue inhibido notablemente por las temperaturas medias mensuales inferiores a 14°C y la radiación solar inferior a los 400 ly por día.
- Los ecótipos que destacaron por su potencial de fijación fueron UCA 162 (*A. rubra*, Nueva Zelanda) con valores de 66 kg y 43 kg de N/ha en períodos de 15 d en la primera y segunda temporada, respectivamente. Otros fueron UCA 153 (*A. pinnata*, Francia), UCA 6 (*A. filiculoides*, Chile) y UCA 109 (*A. mexicana*, Bra.) con fijaciones de 40 kg a 60 kg de N/ha en 15 días. De las especies evaluadas en la temporada 1989-1990 fueron más eficientes UCA 106 (*A. filiculoides*, Bra.), UCA 110 (*A. mexicana*, EE.UU.) y UCA 102

(*A. filiculoides*, Filipinas), con fijaciones máximas entre 25 kg a 30 kg de N/ha en 15 días.

- El ciclo de desarrollo de *Azolla* coincide con el período vegetativo del arroz (octubre a marzo), por lo que el desarrollo de biomasa previo al cultivo de arroz no es factible en Chile.

LITERATURA CITADA

- BECKING, J.H. 1979. Environmental requirements of *Azolla* for use in tropical rice production. In Nitrogen and rice. Los Baños, Philippines, International Rice Research Institute. p. 345-373.
- INSTITUTO NACIONAL DE ESTADISTICA (CHILE). 1991. Estadísticas agropecuarias 1980-1990. Santiago, Chile. 25 p.
- KUMARASINGHE, K.S. et al. 1986. Evaluation of the availability of *Azolla*-N and urea-N to rice using N¹⁵. Plant and Soil 90:293-299.
- LUMPKIN, T.A.; PLUCKNETT, D.L. 1980. *Azolla*: Botany, Physiology, and use as a green manure. Economic Botany 34(2):111-153.
- RUSCHEL, A.P. 1987. Seleção de espécies e ecotipos de *Azolla*. Goiânia, Bra., Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão. Boletín de Pesquisa no. 6. 20 p.
- TUAN, D.T.; THUYET, T.Q. 1979. Use of *Azolla* in rice production in Vietnam. In Nitrogen and rice. Los Baños, Philippines, International Rice Research Institute. p. 395-405.
- VAN HOVE, C. 1989. *Azolla* and its multiple uses, with emphasis on Africa. Rome, FAO. 53 p.
- VIDAL, I.; LONGERI, L. 1990. Prospección de la asociación simbiótica *Azolla filiculoides* - *Anabaena azollae* en arrozales en Chile. Ciencia e Investigación Agraria 17(1-2):27-32.
- VIDAL, I.; LONGERI, L.; LEAL, M. 1992. Efecto de la concentración de P, K, Ca, Mg y Fe sobre el desarrollo y fijación de nitrógeno de *Azolla filiculoides* Lam. Turrialba (En prensa).
- WATANABE, I.; BERJA, N.S.; ALIMAGNO, V.B. 1977. Utilization of the *Azolla-Anabaena* complex as a nitrogen fertilizer for rice. IRR. Research Paper Series no 11.
- WETSELAAR, R. 1979. Nitrogen inputs and outputs of an unfertilized paddy soil. In Terrestrial nitrogen cycles: Processes, ecosystem strategies and management impacts. F.E. Clark, T. Rosswal (Eds). Ecology Bulletin 33:585-602.