

Tasa de aparición de hojas durante tres temporadas de crecimiento en *Panicum coloratum* L. cv Verde

*Rate of leaf appearance during three growing-seasons in
Panicum coloratum L. cv Verde*

Ferri¹, C.M., Stritzler^{1,2}, N.P. y Pagella¹, H.J.

Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, La Pampa
Centro Regional La Pampa - San Luis, INTA, Santa Rosa, La Pampa

Resumen

El objetivo del presente trabajo fue cuantificar la relación del tiempo cronológico y térmico con la tasa de aparición de hojas de mijo perenne (*Panicum coloratum* L.) cv Verde. El trabajo se realizó durante tres temporadas de crecimiento (desde 2003 - 2004 hasta 2005 - 2006). En la primera temporada se marcaron 72 macollos y en las dos siguientes otros 48, distribuidos en seis y cuatro transectas, respectivamente. A intervalos de siete días se determinó el número de hojas por macollo desde inicios de octubre hasta principios de marzo. Se establecieron regresiones polinomiales de segundo orden para determinar las relaciones entre el número de hojas por macollo con el tiempo cronológico (t; días) y térmico (GD; °C días) acumulados desde el 1 de octubre. El filocrono se determinó a partir de la ecuación de regresión establecida entre número de hojas por macollo y t o GD. Los filocronos obtenidos fueron de 26, 12 y 28 días hoja⁻¹ o 289, 131 y 324 °C días hoja⁻¹ para las temporadas de crecimiento comprendidas entre la primera y la tercera, respectivamente. El valor del filocrono en días hoja⁻¹ en la tercera temporada fue 1,08 y 2,43 veces mayor que el correspondiente a la primera y segunda, respectivamente; en °C días hoja⁻¹ fue de 1,12 y 2,48 veces mayor, respectivamente. La presente información indicaría que la tasa de aparición de hojas (1/filocrono), entre temporadas de crecimiento, es afectada por otras condiciones ambientales además de la temperatura.

Palabras clave: gramínea C₄, filocrono, tiempo térmico, grados días.

Summary

The objective of this work was to quantify the relationship of the chronological and thermal time with the rate of leaf appearance in kleingrass (*Panicum coloratum* L.) cv Verde. The experiment was carried out during three growth seasons (from 2003 - 2004 to 2005 - 2006). Seventy-two tillers were marked in the first season while 48 were marked in the other two, all of them distributed in six and four transects, respectively. The number of leaves per tiller was registered from early October to early March at seven days intervals. Second order polynomial regressions were established to determine the relationships between the number of leaves per tiller and the chronological (t; days) and thermal time (DD; °C days), as accumulated from 01 October. The

Recibido: julio de 2008

Aceptado: mayo de 2009

1. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa, CC 300, L-6300, Santa Rosa, La Pampa. E-mail: ferri@agro.unlpam.edu.ar

2. Centro Regional La Pampa - San Luis, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Av. Spinetto 785, L-6300. Santa Rosa, La Pampa.

phyllochron was estimated by the regression equation relating the number of leaves per tiller and to DD. The phyllochron values were 26, 12 and 28 days leaf⁻¹ or 289, 131 and 324 °C days leaf⁻¹ for the first to third growth seasons, respectively. Third year phyllochron value in days leaf⁻¹ was 1.08 and 2.43 times higher than the first and the second growing season, respectively. Accordingly, expressed in °C days leaf⁻¹, third year phyllochron was 1.12 and 2.48 times higher than the values for the first and second growing seasons, respectively. Results from this study suggest that the rate of leaf appearance (1/phyllochron) might be affected by environmental conditions, besides air temperature.

Key words: C₄ grass, phyllochron, thermal time, degree days.

Introducción

Panicum coloratum L. es una gramínea perenne de crecimiento estival (C₄), nativa de África oriental, adaptada a zonas subtropicales y tropicales. Esta especie presenta buenas características en cuanto a la acumulación de forraje (Stritzler et al., 1996) y a la calidad nutricional (Ferri et al., 1998). La difusión de esta especie forrajera, entre los productores ganaderos de la Región Pampeana Semiárida, comenzó dos décadas atrás (Petruzzi et al., 2003) con una buena adaptación al ambiente. La elaboración de pautas para el manejo del pastoreo permitirá lograr mejoras, tanto en las eficiencias de utilización (cosecha) y conversión del forraje en producto animal, como en el crecimiento y persistencia de la pastura.

La consideración del desarrollo morfológico es importante para el manejo del pastoreo en especies forrajeras perennes (Moore y Moser, 1995). El desarrollo foliar y la tasa de aparición de hojas expresada en tiempo cronológico o térmico son de utilidad para determinar el inicio, la intensidad y la frecuencia de la defoliación (Bonhomme, 2000; Brue-land et al., 2003). En raigrás perenne (*Lolium perenne* L.), la consideración de la vida media foliar permite, bajo pastoreo intermitente, optimizar la producción de la pastura (Lemaire y Chapman 1996). La utilización de este criterio para definir el inicio de la defoliación mostró que incrementa la acumulación neta de materia seca, la persistencia y la calidad nutricional de la pastura (Fulkerson y Donaghy, 2001).

La existencia de relaciones lineales consistentes entre el número de hojas producidas y la temperatura acumulada, en un intervalo de tiempo determinado, confirma que el factor principal que controla la tasa de aparición de hojas en gramíneas es la exposición térmica (Van Esbroeck et al., 1997). Por ello, la tasa de aparición de hojas se expresa, frecuentemente, como el intervalo en °C días de crecimiento entre la aparición de dos hojas sucesivas (filocrono) (McMaster, 1997). La temperatura del aire, registrada sobre el canopeo, es la forma utilizada generalmente para calcular el tiempo térmico.

El concepto de un término estandarizado de los tiempos morfológicos, tal como el filocrono, expresado en unidades de tiempo térmico (°C días hoja⁻¹), podría ser interesante para el manejo de pasturas, ya que permitiría tomar decisiones sobre la base de unidades acumuladas de °C días. Sin embargo, para que esto sea posible, el filocrono para una especie debería ser consistente en rangos amplios de condiciones climáticas y edáficas.

La temperatura ambiente tiene un rol aceptado ampliamente como factor principal controlando el filocrono, interviniendo la luz (fotoperíodo, y en menor grado, la cantidad y calidad de radiación) como factor secundario (Kirby, 1995; Wilhelm y McMaster, 1995). Otros factores, tales como concentración atmosférica de CO₂ y variables edáficas que incluyen disponibilidad de nutrientes, humedad y salinidad, son de menor importancia y tienen impacto escaso o nulo sobre los valores del filocrono medido en condiciones de

campo (Kirby, 1995). Estos últimos factores, por lo general, deben superar un nivel umbral de restricción antes que se observen depresiones en la tasa de aparición de hojas (Maas y Grieve, 1990; McMaster et al., 1999; Bonhomme, 2000). Es por ello que, generalmente, se incluye sólo la temperatura en las ecuaciones para calcular la tasa de aparición de hojas (Van Esbroeck et al., 1997; Butler et al. 2002).

Las predicciones del presente trabajo fueron que la tasa de aparición de hojas en mijo perenne (*Panicum coloratum* L.) cv Verde se relaciona con el tiempo cronológico y la acumulación de °C días, y que esta relación es constante entre años dentro de un mismo ambiente. El objetivo fue cuantificar, durante tres temporadas de crecimientos, la relación del tiempo cronológico y térmico con la tasa de aparición de hojas de mijo perenne.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó durante tres temporadas de crecimiento (desde 2003 - 2004 hasta 2005 - 2006), en una pastura de mijo perenne (*Panicum coloratum* L.) cv Verde establecida en la primavera de 1994, en el campo de enseñanza de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Pampa, La Pampa, Argentina (36°46'S; 64°16'W; 210 msnm). El tipo de suelo correspondió a un Haplustol éntico, con 2,34% de materia orgánica, 8,4 ppm de fósforo extractable (Bray-Kurtz) y pH en pasta levemente ácido (6,3) en el horizonte superficial.

En la primera temporada de crecimiento se marcaron 72 macollos y en las dos siguientes otros 48, distribuidos en seis y cuatro transectas de 3,60 m, respectivamente. Los macollos se marcaron rodeando cada uno con cable telefónico, sujeto al suelo con un clavo de 7,5 cm. Desde inicios de octubre hasta principios de marzo siguiente (150 ± 1,0 días), cada siete días se registró el número de hojas por macollo y la longitud de lámina de hoja verde desde la lígula hasta el extremo distal de la lámina. Esta última determinación se efectuó sobre todas las hojas presentes, que tuvieran al menos una fracción verde, en cada

macollo. A partir de las mediciones realizadas sobre los macollos marcados se estimaron el filocrono (el intervalo de tiempo cronológico (días) o térmico (°C días) entre la aparición de dos hojas sucesivas) y la longitud de lámina por categoría de hoja.

El filocrono se determinó de acuerdo con Van Esbroeck et al. (1997), considerando el número de días de crecimiento (t) y los °C días (GD) acumulados entre la aparición de la tercera y séptima hoja. Estos valores se dividieron por el número de hojas (cuatro) generadas durante el período de medición.

Las temperaturas máximas y mínimas diarias del aire, registradas en abrigo meteorológico a 1,50 m de altura, se obtuvieron de la Estación Meteorológica de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa, ubicada aproximadamente a 0,5 km del sitio experimental. La sumatoria de los °C días del período de crecimiento en cada temporada, comenzando el 01 de octubre, se calculó como:

$$GD = \sum_{i=1}^n (T_m - T_b), \text{ donde si } GD < T_b, \text{ entonces } GD = T_b$$

donde: T_m es la temperatura media diaria, T_b es la temperatura base (10 °C) y n es el número de días transcurridos desde el 01 de octubre.

Las condiciones del tiempo, relacionadas con la precipitación pluvial en particular, variaron considerablemente entre y durante las temporadas de crecimiento en las cuales se realizaron las determinaciones (Figura 1). En la primera temporada, la precipitación pluvial se situó por debajo del promedio histórico. El invierno de la temporada siguiente fue muy húmedo, seguido por una primavera con un nivel de lluvias cercanas al promedio y un verano muy seco. En la tercera temporada, el nivel de lluvias en el invierno y la primavera estuvieron por debajo del promedio y en el verano se situaron cerca del mismo.

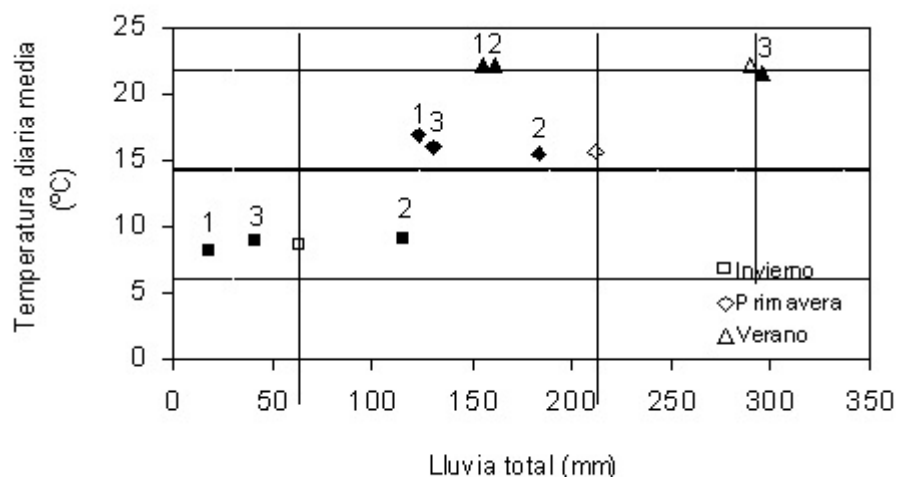


Figura 1: Lluvia total y temperatura diaria media durante el invierno (jun. - ago.), la primavera (set. - nov.) y el verano (dic. - feb.) en tres temporadas de crecimiento (1: 2003 - 2004; 2: 2004 - 2005; 3: 2005 - 2006). Los símbolos abiertos representan la media de 25 años para cada estación.

Figure 1: Total rainfall and average daily temperature during winter (June - Aug.), spring (Sept. - Nov.), and summer (Dec. - Feb.) in three growing seasons (1: 2003 - 2004; 2: 2004 - 2005; 3: 2005 - 2006). Open symbols represent the 25-yr mean for each season.

Las temperaturas medias de primavera, correspondientes a la primera y tercera temporada, fueron ligeramente superiores en 1,5 y 0,54°C al promedio histórico, respectivamente (Figura 1), aunque, la sumatoria de los grados días, a través de las estaciones del año, fue similar entre las diferentes temporadas de crecimiento. La amplia variabilidad, principalmente en la precipitación pluvial, acontecida durante la conducción del estudio, proporcionó una oportunidad excelente para evaluar la constancia entre temporadas de crecimiento en la tasa de aparición de hojas.

Análisis estadístico

Se utilizaron regresiones polinomiales de segundo orden para describir las relaciones entre número de hojas con días de crecimiento (t) y GD acumulados desde el 01 de octubre. Para diferenciar entre temporadas de crecimiento se utilizaron pseudovariables (2003- 2004: $Z_0 = 0, Z_1 = 0$; 2004 - 2005: $Z_0 = 1, Z_1 = 0$; 2005 - 2006: $Z_0 = 0, Z_1 = 1$). Las

variables se incluyeron en el modelo sólo si su aporte a la relación fue significativo ($p < 0,05$).

Resultados y Discusión

Las ecuaciones obtenidas, para el número de hojas por macollo en función del tiempo cronológico y los grados días (base 10°C), mostraron diferencias ($p < 0,05$) entre las temporadas evaluadas y fueron las siguientes, $Y_{2003-2004} = 3,03 + 0,0381 t$; $Y_{2004-2005} = - 0,52 t + 0,0771 t - 0,00044 t^2$; $Y_{2005-2006} = 3,03 + 0,0170 t + 0,00016 t^2$; $R^2 = 0,973$; $p < 0,0001$; $EE = 0,358$; $n = 60$; $Y_{2003-2004} = 2,95 + 0,0041 GD - 0,00000055 GD^2$; $Y_{2004-2005} = - 0,11 + 0,0116 GD - 0,00000355 GD^2$; $Y_{2005-2006} = 2,95 + 0,0022 GD + 0,00000065 GD^2$; $R^2 = 0,974$; $p < 0,0001$; $EE = 0,355$; $n = 60$ (Figura 2).

Los filocronos fueron de 26, 12 y 28 días hoja⁻¹ ó 289, 131, y 324 °C días hoja⁻¹ y las tasas de aparición de hojas (1/filocrono) fueron de 3,8; 8,3 y 3,7 x 10⁻² hoja día⁻¹ ó 3,5; 7,6 y 3,1 x 10⁻³ hoja °C días para las tempora-

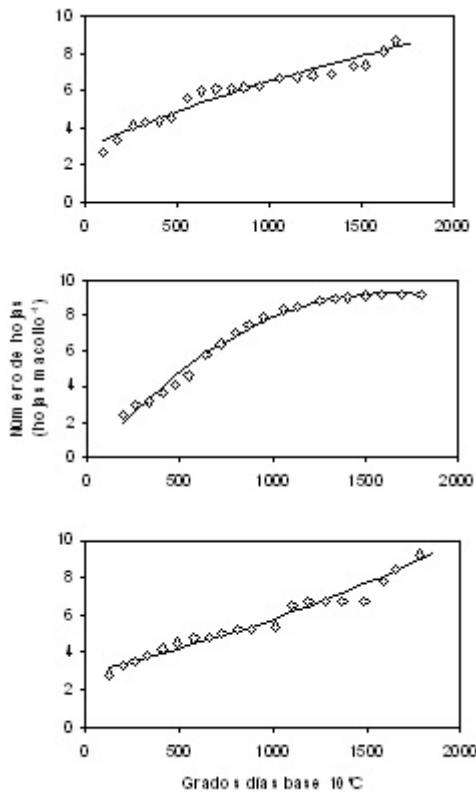


Figura 2: Número de hojas en macollos de *Panicum coloratum* cv Verde con relación a grados días (base 10°C) acumulados desde el 01 de octubre en tres estaciones de crecimiento.

Figure 2: Leaf number in *Panicum coloratum* cv Verde tillers related to degree days (base 10°C) accumulated from 01 of October in three growing seasons.

das de crecimiento comprendidas entre 2003 - 2004 y 2005 - 2006, respectivamente. El valor del filocrono en días hoja⁻¹ en la tercera temporada fue 1,08 y 2,43 veces mayor que el correspondiente a la primera y segunda temporada, respectivamente, mientras que, en °C días hoja⁻¹, fue de 1,12 y 2,48 veces mayor, respectivamente.

La capacidad de predicción de los modelos basados en GD depende de la determinación exacta de la temperatura base (T_b; tem-

peratura por encima de la cual tiene lugar el crecimiento y por debajo de la cual la planta permanece quiescente) para la especie en consideración (Unruh et al., 1996). Sin embargo, según Bonhomme (2000), el valor de T_b tiene sólo un ligero efecto sobre la precisión en la determinación de un estado, cuando las temperaturas promedio del aire están por encima de dicho valor. En el presente trabajo, durante las tres temporadas, las temperaturas promedio superaron en varios grados centígrados a dicha temperatura base. Además, la temperatura base de 10 °C fue utilizada por otros autores en trabajos con gramíneas perennes de crecimiento estival (Van Esbroeck et al., 1997; Sanderson y Moore, 1999).

Varios autores encontraron que, tanto el número total de hojas, como la tasa de aparición de hojas se asocian más estrechamente con la suma térmica que con el tiempo cronológico (Wilhelm y McMaster, 1995). Sin embargo, en el presente estudio las ecuaciones obtenidas explican en similar medida la variabilidad en la respuesta. Esto podría indicar que las limitaciones térmicas durante el período de medición fueron mínimas y que ambas ecuaciones tienen similar poder de predicción. Sin embargo, diferencias ambientales (por ej. temperatura, fotoperíodo) producidas por cambios en la latitud podrían modificar el valor predictivo de las ecuaciones.

La tasa de aparición de hojas en función de los grados días base 10°C presentó una respuesta curvilínea negativa en la segunda temporada. Por otro lado, la relación fue ligeramente curvilínea negativa y positiva, en la primera y tercera temporada, respectivamente (Figura 3). Con otras gramíneas, algunos autores encontraron que el filocrono es relativamente constante a través de la estación de crecimiento (Porter y Gawith, 1999). Otros investigadores, tanto en condiciones controladas de cámara de crecimiento, como en condiciones de campo, observaron que el filocrono presenta una respuesta curvilínea (Slafer y Rawson, 1997; Van Esbroeck et al., 1997). Los cambios (incremento o disminución) en el filocrono se encontraron en la cercanía del estado de doble arruga (Cao y Moss, 1991;

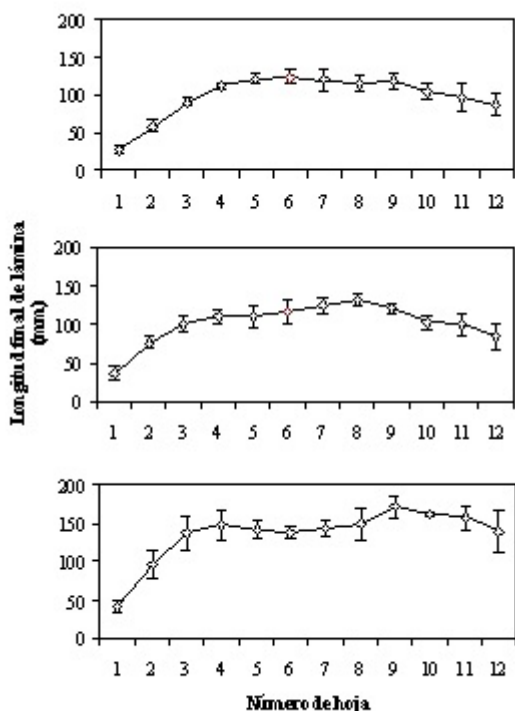


Figura 3: Longitud total de lámina para las hojas 1 a 12 en *Panicum coloratum* cv Verde en tres temporadas de crecimiento.

Figure 3: Total leaf blade length for leaves 1 to 12 in *Panicum coloratum* cv Verde in three growing seasons.

Rickman y Klepper, 1995), pero la predicción de dichos cambios a partir de las condiciones que los inducen es imposible en la actualidad, así como el grado y dirección de los mismos (McMaster et al., 2003).

El filocrono depende, principalmente, del momento en el cual se inicia la expansión foliar y de la duración de dicha expansión a través del seudotallo (Skinner y Nelson, 1995). Así, cualquier factor que afecte la relación entre la longitud de la vaina y la tasa de expansión foliar puede afectar el filocrono. En el presente trabajo, la disminución progresiva en la tasa de aparición de hojas, dentro de la temporada, con el aumento en el número de hojas en *P. coloratum* se manifestó en la

segunda temporada de evaluación (Figura 2). Esto podría ser el resultado del incremento en la longitud de la vaina en la medida que aparecen las hojas sucesivas, tal como fue observado en otras gramíneas (Skinner y Nelson, 1995). En igual sentido, el período de expansión de las hojas sucesivas tiende a incrementarse y de esta manera, consecuentemente, la longitud final de la lámina se incrementó desde la primera a la sexta, octava y novena hoja en las temporadas primera, segunda y tercera, respectivamente (Figura 3). Sin embargo, en las temporadas primera y tercera la tasa de aparición de hojas manifestó pequeñas modificaciones e inconsistencia en cuanto a la orientación, con incrementos en la longitud final de la lámina (Figura 2).

La amplia variabilidad en las condiciones ambientales, registrada durante la conducción del estudio, podría explicar las diferencias entre temporadas en la tasa de aparición de hojas. Las temperaturas levemente altas asociadas a las escasas precipitaciones, en términos relativos, durante la primavera y el invierno de la primera y tercera temporada (Figura 1) podrían haber acentuado la tasa de pérdida de agua, y así el déficit y estrés hídrico en la planta. Dependiendo de su magnitud, el estrés hídrico puede acelerar o deprimir la tasa de aparición de hojas (Bonhomme, 2000). Existen evidencias que demuestran que el estado hídrico de la planta, o la turgencia celular, pueden limitar las tasas de expansión foliar durante períodos con alta demanda por evapotranspiración asociados con el déficit de agua en el suelo (Munns et al., 2000).

McMaster et al. (2003) describieron los tres procesos involucrados en la expansión foliar: (1) la división celular (iniciación celular) en el ápice que forma el primordio foliar, (2) la división celular en el meristema intercalar del primordio foliar en expansión y (3) la expansión de las células (crecimiento celular) derivadas del meristema intercalar que darán origen a la lámina y a la vaina. La división celular es controlada en forma predominante

por la temperatura. Sin embargo, la expansión celular depende en mayor cuantía de la disponibilidad de otros factores, tales como carbohidratos, agua, nutrientes y luz (calidad, fotoperíodo e intensidad). Esto podría explicar porque el plastocrono (o inicio del primordio foliar) se relaciona más estrechamente con la temperatura que el filocrono (Wilhelm y McMaster, 1995; McMaster, 1997). En consecuencia, en el presente estudio el efecto de otros factores ambientales, aparte de la temperatura, sobre la expansión foliar explicaría las diferencias, entre temporadas, en la tasa de aparición de hojas.

En mijo perenne la obtención de una respuesta animal adecuada, con los niveles de producción de los sistemas implementados en la región semiárida pampeana, puede depender más de la calidad nutritiva que de la cantidad del forraje ofrecido. Sin embargo, las estrategias para el manejo de las pasturas conformadas con esta especie deberían estar orientadas a optimizar la calidad del forraje y, también, favorecer la eficiencia de cosecha y el rebrote de las plantas.

El intervalo de la defoliación es un aspecto del manejo que afecta tanto la calidad como el crecimiento de las pasturas. Uno de los criterios para establecer el intervalo entre defoliaciones se basa en utilizar períodos de tiempo fijos, el cual desatiende las variaciones en la tasa de crecimiento debidas a las fluctuaciones ambientales. Otras alternativas, consideran la biomasa y/o altura de la pastura (Mayne et al., 2000). Sin embargo, estas dos variables se asocian con la fertilidad del suelo y la disponibilidad de agua edáfica, las cuales alteran la velocidad de crecimiento y el tamaño de las plantas. Por un lado, cuando la pastura es sometida a condiciones de estrés (por ej., déficit hídrico o de nutrientes) la acumulación neta de materia seca puede detenerse a bajo nivel de biomasa. Entonces, el inicio del pastoreo basado en estas variables se puede demorar. Sin embargo, el

proceso de senescencia y la elongación de los tallos pueden determinar pérdidas de alimento y disminución en la calidad del forraje. Por otro lado, bajo condiciones de rápido crecimiento la pastura puede alcanzar una alta disponibilidad de biomasa luego de un período breve de rebrote, con baja recuperación de las reservas y el posible efecto negativo sobre el rebrote y la persistencia (Fulkerson y Donaghy, 2001).

Una alternativa superadora, tanto para gramíneas C_3 como C_4 , es la de establecer el intervalo de la defoliación en función de la vida media foliar (hojas vivas $\text{macollo}^{-1} \times \text{filocrono}$; Lemaire y Chapman, 1996). Sin embargo, la posibilidad de uso de este indicador de estado de la pastura en la región de estudio parecería estar restringida, debido a la inconsistencia en el filocrono o intervalo entre la aparición de dos hojas sucesivas, ante variaciones en las condiciones ambientales.

Conclusiones

El presente estudio muestra, para acumulaciones similares de GD entre temporadas, diferencias en la respuesta de la tasa de aparición de hojas. La inconsistencia entre GD y la tasa de aparición de hojas podría ser causada por factores no cuantificados en el presente estudio, como las condiciones de humedad en las diferentes temporadas (por ej. agua almacenada en el suelo). El estrés hídrico sobre la planta podría interactuar con la temperatura y afectar tanto la longitud de la vaina como la tasa de expansión foliar y, en consecuencia, la tasa de aparición de hojas.

La inconsistencia encontrada entre GD y la tasa de aparición de hojas impediría la predicción de la vida media foliar y, en consecuencia, la utilización de ésta última como criterio para establecer el intervalo entre defoliaciones en pasturas de mijo perenne.

Bibliografía

- Bonhomme, R. 2000. Review: Bases and limits to using 'degree day' units. *Eur. J. Agron.* 13:1-10.
- Brueland, B.A., Harmony, K.R., Moore, K.J., George, J.R. and Brummer, E.C. 2003. Development morphology of smooth bromegrass growth following spring grazing. *Crop Sci.* 43:1789-1796.
- Butler, T.J., Evers, G.W., Hussey, M.A. and Ringer, L.J. 2002. Rate of leaf appearance in Crimson Clover. *Crop Sci.* 42:237-241.
- Cao, W. and Moss D.N.. 1991. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. *Agron. J.* 83:396-401.
- Duru, M. and Ducrocq, H. 2000. Growth and senescence of the successive grass leaves on a tiller. Ontogenic development and effect of temperature. *Ann. Bot.* 85:635-643.
- Ferri, C.M., Petrucci, H.J., Stritzler, N.P. y Jouve, V.V. 1998. Consumo voluntario, digestibilidad *in vivo* y proteína bruta dietaria en distintas épocas de utilización de *Panicum coloratum* diferido. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 18:163-170.
- Fulkerson, W.J. and Donaghy D.J. 2001. Plant-soluble carbohydrate reserves and senescence- key criteria for developing an effective grazing management system for ryegrass-based pastures: a review. *Australian J. Agric. Res.* 41:261-275.
- Kirby, E.J.M. 1995. Factors affecting rate of leaf emergence in barley and wheat. *Crop Sci.* 35:11-19.
- Lemaire, G. and Chapman D. 1996. Tissue flows in grazed plant communities. *In: Hodgson, J. and Illius A.W. (Eds.), The Ecology and Management of grazing Systems.* CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp. 3-36.
- Maas, E.V. and Grieve, C.M. 1990. Spike and leaf development in salt stressed wheat. *Crop Sci.* 30:1309-1313.
- Mayne, C., Wright, I. and Fisher, G. 2000. Grassland management under grazing and animal responses. *In: A. Hopkins (Ed.), Grass: Its production and utilization, 3rd edition.* Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 247-291.
- McMaster, G.S. 1997. Phenology, development, and growth of the wheat (*Triticum aestivum* L.) shoot apex: a review. *Adv. Agron.* 59:63-118.
- McMaster, G.S., LeCain, D.R., Morgan, J.A., Aiguo, L. and Hendrix, D.L. 1999. Elevated CO₂ increased wheat CER, leaf and tiller development, and shoot and root growth. *J. Agron. and Crop Sci.* 183:119-128.
- McMaster, G.S., Wilhelm, W.W., Palic, D.B., Porter, J.R. and Jamieson, P.D. 2003. Spring wheat leaf appearance and temperature: extending the paradigm. *Ann. Bot.* 91:697-705.
- Moore, K.J. and Moser, L.E. 1995. Quantifying development of perennial grasses. *Crop Sci.* 35:37-43.
- Munns, R., Passioura, J.B, Guo, J., Chazen, O. and Cramer, G.R. 2000. Water relations and leaf expansion: importance of time scale. *J. Exp. Bot.* 51:1495-1504.
- Petrucci, H.J., Stritzler, N.P., Adema, E.O., Ferri, C.M. y Pagella, J.H. 2003. Mijo perenne. *Publicación Técnica N° 51.* INTA, EEA Anguil "Ing. Agr. G. Covas.", La Pampa, 28 p.
- Porter, J.R. and Gawith, M. 1999. Temperature and the growth and development of wheat: a review. *Eur. J. Agron.* 110:23-36.
- Rickman, R.W. and Klepper, B.L. 1995. The phyllochron: where do we go in the future? *Crop Sci.* 35:44-49.
- Sanderson, M.A. and Moore, K.J. 1999. Switchgrass morphological development predicted from day of the year or degree day models. *Agron. J.* 91:732-734.
- Skinner, R.H and Nelson, C.J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:4-10.
- Slafer, G.A. and Rawson, H.M. 1997. Phyllochron in wheat as affected by photoperiod under two temperature regimes. *Aust. J. Plant Physiology* 24:151-158.
- Stritzler, N.P., Pagella, J.H., Jouve, V.V. and Ferri, C.M. 1996. Semi-arid warm season grass yield and nutritive value in Argentina. *J. Range Manage.* 49:121-125.
- Unruh, J.B., Gaussoin, R.E. and Wiest, S.C. 1996. Basal growth temperatures and growth rate constants of warm-season turfgrass species. *Crop Sci.* 36:997-999.
- Van Esbroeck, G.A., Hussey, M.A. and Sanderson, M.A. 1997. Leaf appearance rate and final leaf number of switchgrass cultivars. *Crop Sci.* 37:864-870.
- Wilhelm, W.W. and McMaster, G.S. 1995. The importance of the phyllochron in studying the development of grasses. *Crop Sci.* 35:1-3.