

## FORMA DE CRECIMIENTO EN *LEPTOCHLOA CHLORIDIFORMIS* (POACEAE)

MARIEL G. PERRETA, JUAN C. TIVANO & ABELARDO C. VEGETTI<sup>1</sup>

*Cátedra Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral, Luis Kreder 2805, 3080 Esperanza, Santa Fe, Argentina. E-mail: avegetti@unl.edu.ar*

**ABSTRACT:** Perreta, M. G., Tivano, J. C. & Vegetti, A. C. 2000. Growth form of *Leptochloa chloridiformis* (Poaceae). *Darwiniana* 38(3-4): 219-226.

The aim of this work was to study the growth form of *Leptochloa chloridiformis* (Hack.) Parodi. In this perennial species branching occurs mainly from the axillar buds of the innovation zone. This branching system generates a caespitose plant, in which the connections between structural units are short rhizomes. According to their positions, these connections present different tendencies in relation to the structural disarticulation. In some plants branching in the long internodes zone may occur due to environmental changes.

Key words: Growth form, *Leptochloa*, Poaceae.

**RESUMEN:** Perreta, M. G., Tivano, J. C. & Vegetti, A. C. 2000. Forma de crecimiento en *Leptochloa chloridiformis* (Poaceae). *Darwiniana* 38(3-4): 219-226.

El objetivo de este trabajo fue analizar la forma de crecimiento de *Leptochloa chloridiformis* (Hack.) Parodi. En esta especie perenne la ramificación ocurre principalmente a través de yemas axilares presentes en la zona de innovación. Este sistema de ramificación genera una planta cespitosa, en la cual las conexiones entre unidades estructurales son rizomas cortos. Dependiendo de su posición estas conexiones muestran diferentes tendencias en relación a la desarticulación estructural. En algunas plantas se observó ramificación en la zona de entrenudos largos posiblemente debido a cambios ambientales relacionados con las distintas estaciones.

Palabras clave: Forma de crecimiento, *Leptochloa*, Poaceae.

### INTRODUCCIÓN

*Leptochloa chloridiformis* (Hack.) Parodi es una gramínea perenne, integrante característica de los pastizales naturales del centro-norte de la Argentina (Mosconi et al., 1981; Cabrera, 1994; Nicora, 1995) y es una de las seis especies del género que se encuentran en el país. Crece en suelos no salinos y medianamente salobres (Cabrera, 1994). La arquitectura del sistema de vástagos de esta especie no ha sido estudiada en detalle.

Un estudio dinámico e integrado del sistema de ramificación nos posibilita establecer relaciones taxonómicas y filogenéticas (Meusel, 1970), llevar a cabo apropiadamente prácticas de manejo tendientes a la conservación de especies nativas, comprender e interpretar relaciones ecológicas y su correlación con la dispersión (Bernard, 1990; Lesley et al., 1994). La morfología del desarrollo en el espacio y

en el tiempo de la planta tiene implicancias ecológicas y de manejo agronómico importantes.

El objetivo de este trabajo es estudiar la forma de crecimiento en *Leptochloa chloridiformis* como contribución al conocimiento de los sistemas de ramificación en Poaceae. Se estudia el patrón de ramificación y su variación en las distintas etapas fenológicas en *Leptochloa chloridiformis*, se caracterizan morfológicamente las distintas categorías de vástagos describiendo, además, su evolución en el tiempo y su ubicación espacial.

### MATERIAL Y MÉTODOS

Se trabajó con: 1- matas coleccionadas en una población de Cantón de Zárate (Dpto. Castellanos, Provincia de Santa Fe); 2- matas de esta población clonadas en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de Esperanza (U.N.L.) y 3- plantas provenientes de semillas cosechadas de dicha población.

<sup>1</sup> Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

El estudio exomorfológico se llevó a cabo sobre material fresco a través de la disección bajo microscopio estereoscópico. Se realizaron diagramas de los sistemas de ramificación; las imágenes de plántulas y vástagos fueron digitalizadas para producir las ilustraciones.

Sell (1969, 1976) y Perreta & Vegetti (1998) estudiaron la tipología de la unidad de floración, por lo que ella es considerada como tal sin especificar sus características particulares.

Para las etapas de desarrollo se siguieron los criterios de Moore et al. (1991) y Moore & Moser (1995).

#### *Material de referencia:*

ARGENTINA. Santa Fe. Dpto. Las Colonias: Cantón de Zarate, XII-1996, Vegetti & Perreta 1238 (SF).

#### OBSERVACIONES

##### *Formación del sistema de ramificación desde el estado de plántula*

Durante la emergencia, la coleoriza perfora la parte media-inferior de la lemma y el coleóptilo emerge entre las dos glumelas que envuelven la cariposis; el mesocótilo es la parte que experimenta el mayor crecimiento.

Una vez que la plúmula se encuentra por sobre la superficie del suelo, el coleóptilo se abre longitudinalmente y emerge la primera hoja. A partir de esta etapa se desarrollan secuencialmente las hojas siguientes, separadas por entrenudos muy cortos. El coleóptilo es hialino y violáceo y al estado de 4 hojas comienza a senescer.

El sistema radicular consta en un principio de la raíz primaria. Cuando la plántula cuenta con dos hojas expandidas comienzan a aparecer las raíces adventicias, las primeras en el nudo del coleóptilo (Fig. 1A) y las restantes en los nudos siguientes, una por cada nudo (raramente más, salvo en el nudo del coleóptilo), las que se hacen visibles al atravesar las vainas a un lado del nervio central.

En el estado de tercera y/o cuarta hoja, los primordios de las yemas comienzan a ser visibles en la axila de la primera y/o segunda hoja; y a partir del estado de quinta hoja expandida, las yemas comienzan a desarrollarse. El nuevo vástago que se genera de cada yema es intravaginal y permanece cubierto completamente por la vaina de la hoja tectriz que se retuerce (Fig. 1B), ocasionando que la lámina quede en posición invertida al plano normal. El vástago

axilar aún con hojas desarrolladas fotosintetizantes permanece cubierto por la vaina, hasta que hojas sucesivas alcanzan el tamaño suficiente para sobrepasarla. No todas las yemas se desarrollan, ni todos los vástagos axilares desarrollados completan su crecimiento; algunos no llegan a sobrepasar la altura de la vaina. En la Fig. 1C-G se observa la secuencia de desarrollo de los vástagos axilares.

Los vástagos primarios surgen alternadamente y están situados a uno y otro lado del vástago principal. Los planos constituidos por los vástagos primarios de la izquierda y los de la derecha forman un ángulo de aproximadamente 150° (Fig. 2A). El patrón de ramificación responde a un modelo dístico (Fig. 2A) donde cada rama hija se dispone en forma más o menos perpendicular al eje de origen; esta relación, que comienza en la plántula, se mantiene en las matas desarrolladas (Fig. 2C). Lo mismo ocurre con los vástagos secundarios, los que forman entre ellos un ángulo más o menos similar al mencionado, respondiendo al mismo modelo dístico (Fig. 2B). Los vástagos secundarios comienzan a desarrollarse cuando el vástago primario posee alrededor de 5 hojas expandidas.

##### *Descripción de la unidad estructural*

En cada vástago (unidad estructural) se observa en la región proximal una zona de entrenudos cortos, y en la porción distal una zona de entrenudos largos que remata en la unidad de floración (Fig. 3A). El sistema radical adventicio se desarrolla en la parte proximal de la zona de entrenudos cortos.

A lo largo del eje se observan distintos tipos foliares que se ordenan en la siguiente secuencia: en primer lugar se desarrolla el profilo biaquillado, hialino y violáceo, al que le siguen uno, dos o tres catafilos carentes de lámina (sólo en vástagos de matas bien desarrolladas), o directamente un catafilo con lámina muy reducida; la hoja siguiente y las sucesivas incrementan el tamaño de lámina y vaina hasta llegar a un máximo aproximadamente en la parte media del eje, luego vuelven a reducirse hacia la parte distal. Esta secuencia es variable en los distintos vástagos de una misma planta y en vástagos de jerarquía similar de plantas distintas.

En el vástago se mantiene el patrón de ramificación de la plántula (Fig. 2C); en consecuencia el eje principal, el terciario y el de quinto orden quedan en igual posición; en tanto que el eje secundario y el cuaternario quedan más o menos perpendiculares a ellos.

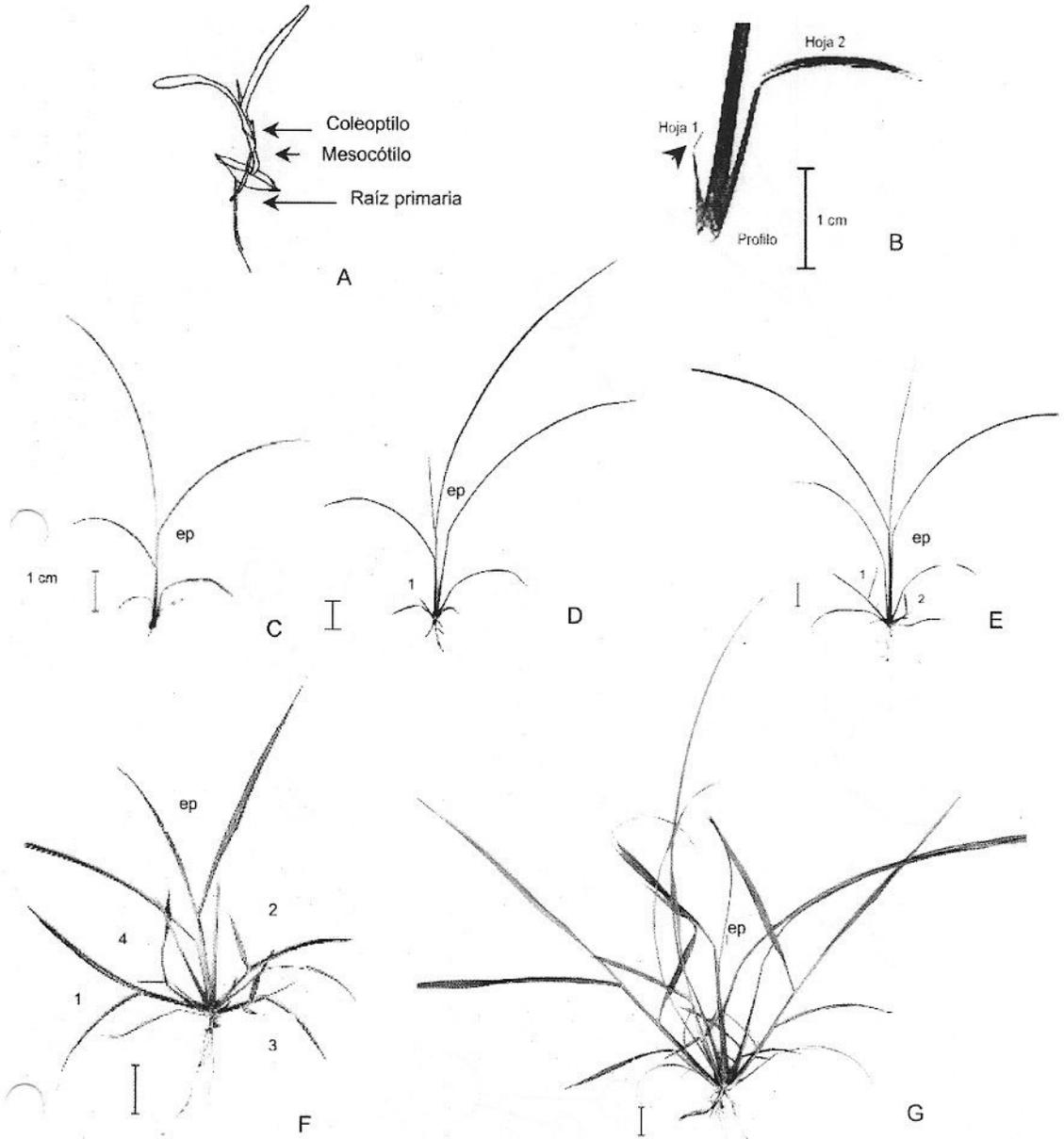


Fig. 1.- Plántulas de *Leptochloa chloridiformis*. A: con dos hojas expandidas. B: vástago axilar mostrando la lámina de la hoja 1 en posición invertida. C: con cinco hojas expandidas. D: con un vástago axilar. E: con dos vástagos axilares. F: con cuatro vástagos axilares. G: con vástagos primarios y secundarios. Abreviaturas y referencias: ep, eje principal; 1-4, vástagos axilares.

La ramificación se concentra en la zona de entrenudos cortos; en ella se observan vástagos axilares de distinto grado de desarrollo y ramificación que pueden llegar a florecer en la misma estación que el vástago principal. Hacia el final de la estación de crecimiento, las yemas axilares de la zona de entrenudos largos a veces se desarrollan,

generando vástagos que pueden llegar a florecer (Fig. 3 A y B). La diferencia entre estos ejes de enriquecimiento y las innovaciones formadas en las yemas basales es que los primeros poseen menor número de entrenudos, y por lo tanto de hojas, y menor número de tipos de hojas, generando una secuencia foliar también menor. Además los ejes de

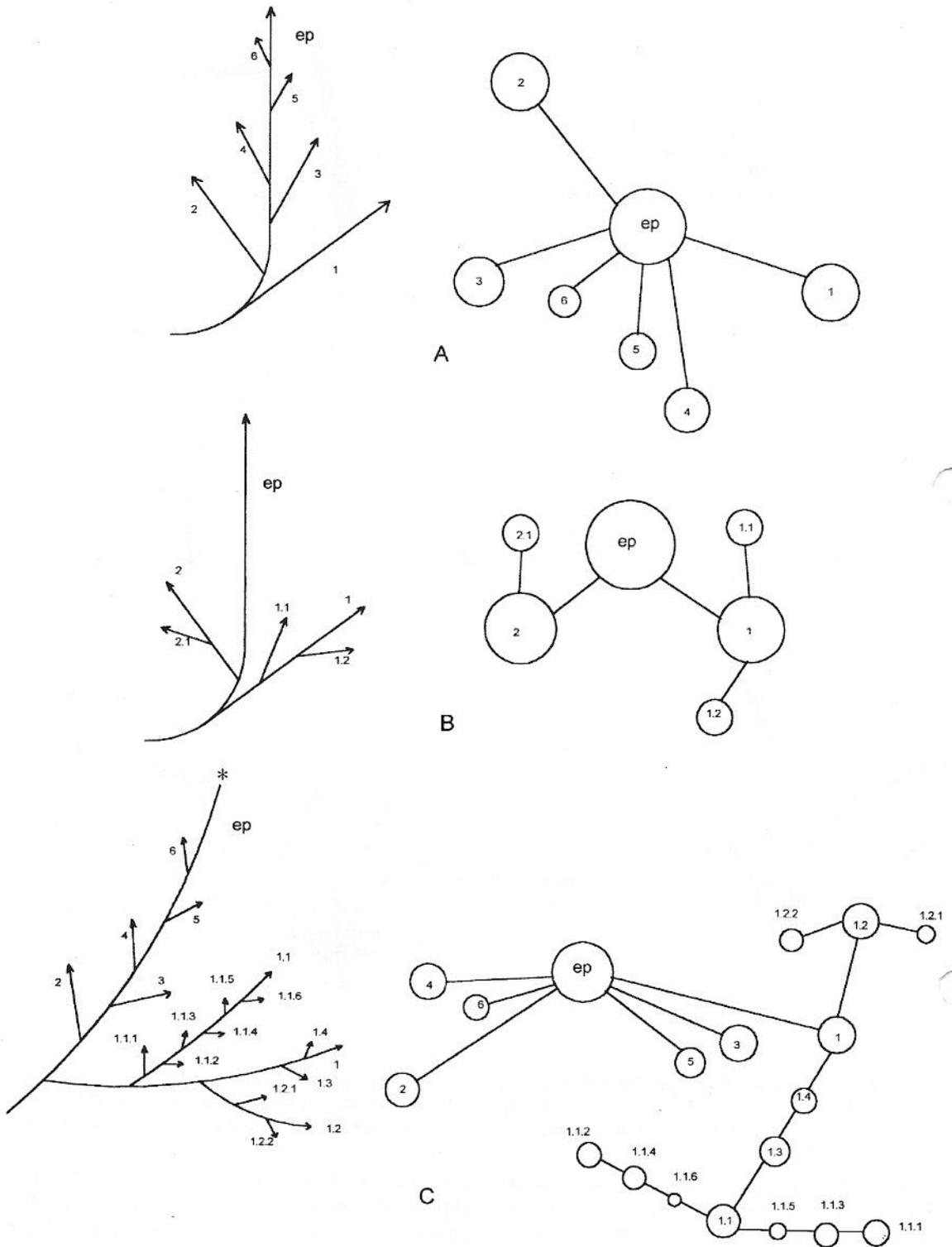


Fig. 2.- Esquemas de distribución espacial de ramificaciones en *Leptochloa chloridiformis*. A: plántula con vástagos primarios. B: plántula con vástagos primarios y secundarios. C: eje con vástagos terciarios. Abreviaturas y referencias: ep, eje principal; \*, parte senescente; los números indican la posición de cada vástago en relación al eje principal.

enriquecimiento presentan un perfil que puede llegar a ser aproximadamente cinco veces más largo que los que se producen en la parte basal, no poseen catafilos sin lámina y la hoja que sucede al perfil presenta la lámina reducida.

#### *Estructura de la mata*

La mata se construye a través de la repetición de la unidad estructural antes descrita. Como resultado del desarrollo de las yemas ubicadas en la zona de entrenudos cortos se forma un sistema de vástagos, donde las ramificaciones están concentradas en la base de la planta (Fig. 3C). Esta región se denomina zona de innovación. La capacidad de desarrollo de las yemas es muy importante, confiéndole a la planta una buena capacidad de rebrote desde estados tempranos de desarrollo del vástago principal y de los vástagos axilares basales. Sin embargo, como fue mencionado, ésta no es la única zona de ramificación, si bien es la más importante. En las matas ya establecidas, las innovaciones mantienen su interrelación a través de rizomas cortos. Estos rizomas cortos corresponden a la parte proximal plagiótropa de la zona de entrenudos cortos de vástagos viejos, engrosada, cubierta por restos de las vainas foliares. Los rizomas cortos poseen un número variable de ramificaciones laterales de diverso tamaño, formadas por vástagos axilares activos, o que han florecido y han perdido los entrenudos alargados y las láminas, quedando sólo las bases de las vainas (Fig. 3C). Estos últimos constituyen también rizomas cortos.

Existe una gran desarticulación en la parte superior de la mata, la que se produce en dos niveles distintos: 1) a nivel de la zona de entrenudos largos ocasionando la abscisión del eje floral y 2) a nivel de la porción distal de la zona de entrenudos cortos determinando que vástagos axilares enteros puedan ser separados del eje principal. Dentro de la mata es posible identificar vástagos débilmente unidos y otros que se encuentran directamente sin conexión con la mata. En el campo se observaron vástagos axilares secos y dispersos por el suelo.

A diferencia de lo que se presenta en las plántulas, en las que la hoja gira alrededor del vástago axilar, en las hojas superiores expandidas (en los que el tamaño de todas las estructuras es mayor, y el nervio central de las vainas es muy consistente) se observa una torsión de la porción del vástago vegetativo compuesto sólo por vainas, que modifica la posición de las hojas.

Si bien los vástagos axilares son intravaginales, en algunas matas muy compactas se encontraron algunos extravaginales, en general no muy desarrollados. Los pocos vástagos extravaginales que crecen perforan las vainas secas durante el invierno.

#### *Variaciones de las estructuras a través de la estación de crecimiento*

Tanto el eje principal como cada vástago axilar basal pueden pasar por las siguientes etapas de desarrollo: vegetativa, de alargamiento del tallo, reproductiva, y de desarrollo y madurez de los frutos.

El desarrollo vegetativo se inicia con la emergencia del coleóptilo (si es el tallo principal) o del perfilo (si es un vástago axilar) y comprende el período durante el cual ocurre el crecimiento y desarrollo de las hojas y la formación de los vástagos axilares; los entrenudos están diferenciados pero son cortos. Conforme van apareciendo hojas nuevas, las basales senescen; en general sólo dos a cuatro hojas distales son fotosintetizantes. En esta fase se produce el crecimiento y desarrollo de la zona de innovación.

Durante la transición entre el crecimiento vegetativo y el reproductivo, ocurre la etapa de alargamiento del tallo. Como resultado del alargamiento de los entrenudos distales la inflorescencia en desarrollo aparece al exterior a través de la vaina de la última hoja. Una vez que la inflorescencia emerge por completo, conforme avanzan los días, sus ramas se abren hasta formar un ángulo aproximado de 45° con respecto al eje principal; al madurar los frutos los extremos de los paracladios largos se curvan.

Una vez que la yema terminal remató en inflorescencia y cuando los frutos maduraron se produce una necrosis cerca de la base del primer entrenudo alargado (Fig. 3A) lo que trae como consecuencia que la porción ubicada sobre ésta pierda conexión con el resto de la rama y se desprenda. El desprendimiento de la porción distal no es brusco debido a que la rigidez de la base de la lámina mantiene erguida toda esta estructura senescente por un cierto tiempo.

Al final del período de crecimiento anual (verano-otoño) la mata está formada por: 1- vástagos axilares que produjeron inflorescencias y se encuentran senescentes, 2- los que permanecieron vegetativos (vástagos de igual jerarquía de los que florecieron o más jóvenes) y 3- rizomas cortos con yemas axilares que se desarrollarán en los años siguientes (Fig. 3C).

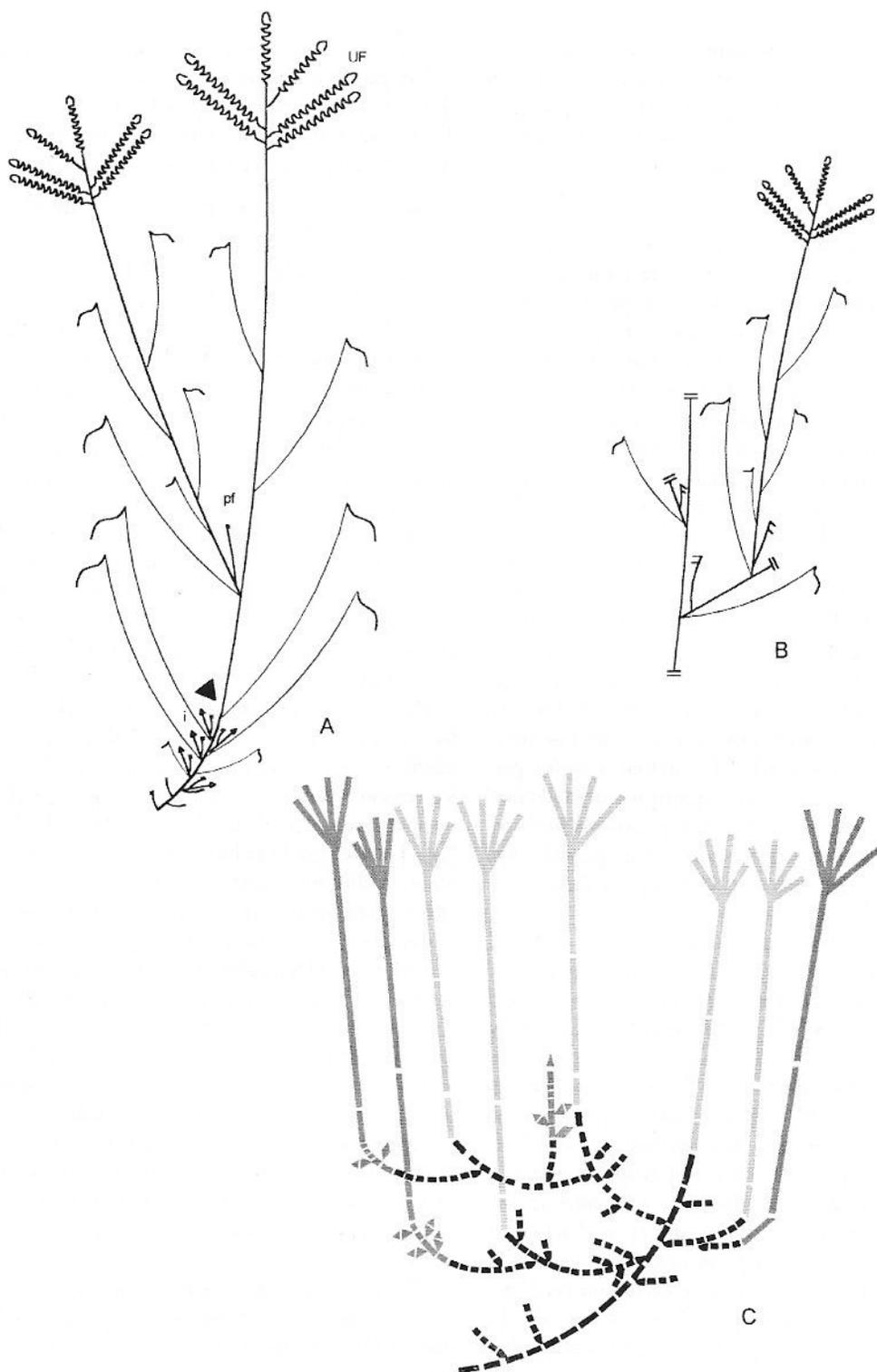


Fig. 3.- Arquitectura de la unidad estructural y de cada mata. A: vástago reproductivo con ejes de enriquecimiento en la zona de entrenudos largos. B: ramificación en la zona de entrenudos largos en plantas debido a estrés ambiental. C: mata desarrollada. Abreviaturas y referencias: UF, unidad de floración; pf, perfil; i, innovación; la flecha indica en A el nivel en que se produce la necrosis y la desarticulación de la parte distal del vástago; ■ parte perenne (zona de entrenudos cortos); ▨ parte de la mata senescente (corresponde a la estación de crecimiento pasada); ▨ parte de la mata desarrollada durante la estación de crecimiento.

## DISCUSIÓN

La planta de *Leptochloa chloridiformis* está formada por la integración de unidades estructurales jerárquicamente dispuestas; las ramificaciones se producen mayoritariamente a partir de las yemas axilares de la zona de entrenudos cortos, un modelo muy frecuente en Poaceae (Mühlberg, 1967).

En *L. chloridiformis* se presentan vástagos intravaginales y, ocasionalmente, extravaginales. En algunas especies de Poaceae los vástagos son sólo extra o intravaginales, sin embargo pueden presentarse ambos tipos de ramificación en la misma planta (Serebryakova, 1969).

Los vástagos surgen alternada y désticamente; los primeros en un ángulo cercano a los 75° respecto al eje principal; la planta forma una especie de roseta compacta, en la que el ángulo de ramificación de nuevos vástagos se va modificando con la densidad de la mata. La torsión de la vaina de la hoja tectriz en la que se generó el vástago produce una modificación en la posición de la hoja y, consecuentemente, la porción del vástago vegetativo compuesta sólo por vainas aparece retorcida. Según la bibliografía consultada este tipo de curvatura no ha sido descrito en Poaceae. Posiblemente esta torsión esté relacionada con la rigidez que presenta la base de la vaina que hace que al desarrollarse la yema, por un problema de espacio y resistencia, la parte menos rígida (lámina y parte superior de la vaina) modifique su posición en el espacio.

En *L. chloridiformis* excepcionalmente se observó ramificación en la zona de entrenudos largos al final de la estación de crecimiento tal como fuera descrito para otras Poaceae (Vegetti & Anton, 1995; Rua & Weberling, 1998). Ésto determina que la zona de entrenudos largos comprenda una zona de enriquecimiento y una zona de inhibición (Rua & Gróttola, 1997). Según Noirot (1991) este hecho puede estar relacionado con la estación, aumentando la capacidad de ramificar en nudos superiores al avanzar la misma, como ocurre en *Panicum maximum* Jacq. Noirot (1991) considera que posiblemente sea un proceso compensatorio controlado por una mayor disponibilidad de agua en una situación de alta demanda hídrica por parte de la planta (superposición de antesis y alargamiento de entrenudos).

En general la bibliografía agrostológica describe a las Poaceae como anuales o perennes, cespitosas, rizomatosas y/o estoloníferas. En el caso de las plantas formadoras de mata es necesario reconocer

aquellas constituidas exclusivamente por vástagos ortótropos de aquellas otras que además presentan vástagos que crecen plagiotrópicamente un muy corto tiempo y luego retoman la dirección ortótropa de crecimiento. Este sector plagiotrópico constituye un rizoma corto. De este modo se observa un importante sistema de rizomas cortos constituidos por las partes proximales de las zonas de entrenudos cortos, que son plagiotrópicas, de varias innovaciones de orden sucesivo. Algunos modelos descritos por Rua & Gróttola (1997) para *Paspalum* presentan esta característica y ella es la forma típica en que se desarrollan las matas de *L. chloridiformis*. En esta especie los rizomas cortos alejan del centro a las innovaciones; consecuentemente el centro de la mata se vuelve senescente y la periferia mantiene joven a la mata. Los rizomas cortos son los que llevan las yemas axilares que persistirán y formarán nuevas innovaciones en los años siguientes. La duración de estos rizomas cortos parecería estar muy afectada por las condiciones ambientales. Esto trae como consecuencia la posibilidad de fragmentación de las innovaciones a este nivel. Este proceso de fragmentación también tiene relación con la presencia de grandes herbívoros y se pone de manifiesto al observar los vástagos enteros arrancados con sus raíces durante el pastoreo (Hirata et al., 1994). Los denominados rizomas cortos no siempre son subterráneos, sino que ellos crecen en ausencia de luz debido a la broza que produce la senescencia de la planta. Este efecto de elevación aumenta con el tiempo, generando variaciones en la altura de los ápices vegetativos (Wilman et al., 1994). Cabe destacar que la masa muerta de hojas provee un microambiente favorable para el crecimiento de los meristemas (Milchungas & Lauerenroth, 1993; Hofstede et al., 1995), al modificar la temperatura, la radiación incidente y la calidad de la luz (Zhang & Romo, 1995), posibilitando el desarrollo futuro de un nuevo vástago o la germinación de las cariopsis (Mühlberg, 1967).

En cuanto a la secuencia foliar, cabe destacar que en general en los pastos se produce un incremento secuencial conforme avanza el desarrollo; esto se revierte cuando los entrenudos comienzan a alargarse, quedando en consecuencia, en el sector medio de un vástago, la hoja de mayor tamaño, mientras que la última hoja antes de la inflorescencia posee una lámina pequeña y una vaina relativamente larga (Skinner & Nelson, 1995). Esta modificación

en el tamaño de la hoja es más pronunciada a nivel de la lámina que de la vaina (Skinner & Nelson, 1995) y contribuye a una más completa utilización de la luz incidente (Niinemets, 1996). En lo que respecta a la sucesión foliar, en cada vástago se presenta una relación entre la longitud del perfilo y la forma de las hojas siguientes (Mühlberg, 1967). En *L. chloridiformis* se observó en las innovaciones un perfilo corto y varios catafilos antes de las hojas desarrolladas; en tanto que en los ejes de enriquecimiento, se observó un perfilo largo y a continuación hojas con vaina y lámina desarrollada. Los ejes de enriquecimiento y algunos de los vástagos axilares basales desarrollan en el mismo período de crecimiento que el eje madre, en tanto que gran parte de los vástagos axilares basales desarrollan al año siguiente. Consecuentemente la diferencia morfológica en la secuencia foliar no es consistente con el hecho de que los ejes sean silépticos o catalépticos.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Bernard, J. H. 1990. Life History and vegetative reproduction in *Carex. Canad. J. Bot.* 68: 1441-1448.
- Cabrera, A. L. 1994. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Ed. Acme. Buenos Aires.
- Hirata, M., Kikuchi M. & Higashiyama, M. 1994. Sod-pulling by Beef Cattle Grazing Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flügge) Pasture on Sandy Soil. *J. Japan. Grassl. Sci.* 39: 446-459.
- Hofstede, R. G. M., Chilito, E. J. & Sandovals, E. M. 1995. Vegetative structure, microclimate, and leaf growth of Páramo tussock grass species, in undisturbed, burned and grazed conditions. *Vegetatio* 119: 53-65.
- Lesley, M., Dunlop, M., French, K., Leisman, M., Rice, B., Rodgeron, L. & Westoby, H. 1994. Predicción del espectro de dispersión: un mínimo conjunto de hipótesis basadas en atributos de las plantas. *J. Ecol.* 82: 933-950.
- Meusel, H. 1970. Wuchsformenreihen mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen-Taxa. *Feddes Repert.* 81: 41-59.
- Milchungas, D. G. & Lauererth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol. Monogr.* 63: 327-366.
- More, K. J. & Moser L. E. 1995. Quantifying development morphology of perennial grasses. *Crop Sci.* (Madison) 35: 37-43.
- , —, Vogel, K. P., Waller, S. S., Johnson, B. E. & Pedersen, J. F. 1991. Describing and quantifying growth stages of perennial forage grasses. *Agron. J.* 83: 1073-1077.
- Mosconi, F. P., Priano, L. J. J., Hein, N. E., Moscatelli, G., Salazar, J. C., Gutiérrez, T. & Cáceres, L. 1981. *Mapa de suelos de la provincia de Santa Fe*. INTA. CIRN Castelar, EERA Rafaela y MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Provincia de Santa Fe).
- Mühlberg, H. 1967. Die Wuchstypen der mitteldeutschen Poaceen. *Hercynia* 4: 11-50.
- Nicora, E. G. 1995. Los géneros *Diplachne* y *Leptochloa* (Gramineae, Eragrostaceae) de la Argentina y países limítrofes. *Darwiniana* 33: 233-256.
- Niinemets, U. 1996. Plant growth-form alters the relationship between foliar morphology and species shade-tolerance ranking in temperate woody taxa. *Vegetatio* 124: 145-153.
- Noirot, M. 1991. Evidence for a periodic component in the heading in tropical grass: *Panicum maximum* Jacq. *Acta Oecologica* 12: 809-817.
- Perreta, M. & Vegetti, A. 1998. Tipología de la inflorescencia en *Leptochloa chloridiformis*, *L. virgata* y *L. mucronata*. *Kurtziana* 26: 135-144.
- Rua, G. H. & Gróttola, M. C. 1997. Growth form models within the genus *Paspalum* L. (Poaceae, Paniceae). *Flora* 192: 65-80.
- & Weberling, F. 1998. Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae, Paniceae). A comparative morphological approach. *Beitr. Biol. Pflanzen* 69: 363-431.
- Sell, Y. 1969. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racemisation, d'homogénéisation et troncature. *Ann. Sc. Nat. Bot.* 10: 225-350.
- 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- Serebryakova, T. Y. 1969. Branching and tillering in the Poaceae family. *Bot. Zurn. S.S.S.R.* 54: 858-871.
- Skinner, R. H. & Nelson, C. J. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop. Sci.* (Madison) 35: 4-10.
- Vegetti, A. C. & Anton, A. M. 1995. Some trends of evolution in the inflorescence of Poaceae. *Flora* 190: 225-228.
- Wilman, D., Gao, Y. & Michaud P. J. 1994. Morphology and position of shoot apex in some temperate grasses. *J. Agric. Sci.* (Cambridge) 122: 375-383.
- Zhang, J. & Romo, J. 1995. Impacts of defoliation on tiller production and survival in northern wheatgrass. *J. Range Managem.* 48: 115-120.

Original recibido el 19 de abril de 1999; aceptado el 9 de junio de 2000.