

FENOLOGIA Y CRECIMIENTO EN DOS ESPECIES DE GRAMINEA: EFECTOS DEL ESTRÉS HIDRICO

C.A. BUSSO (1) y J.H. RICHARDS (2)

Recibido: 04-09-89

Aceptado: 09-05-90

RESUMEN

Se estudió el efecto del estrés hídrico en la fenología y el crecimiento de dos especies de gramínea perennes, *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. y *Pseudoroegneria spicata* (Pursh) A. Löve spp. *spicata* (Sinónimo: *A. spicatum* (Pursh) Scribn. y Smith). Las plantas fueron o no cortadas bajo condiciones de estrés hídrico, naturales o de riego en el campo en 1984-1986.

La proporción de macollas que produjo inflorescencias fue consistentemente mayor bajo condiciones de estrés hídrico que bajo mejores niveles de humedad del suelo en *A. desertorum*, pero no en *P. spicata*, en 1984-1986. Ambas especies alcanzaron estados tardíos de senescencia más temprano bajo condiciones de estrés hídrico que bajo condiciones naturales o de riego.

La máxima longitud total verde fue > 21% menor bajo condiciones de estrés hídrico que de riego en ambas especies durante 1985 y 1986. Esta reducción se debió a una reducción en las tasas y en el período de crecimiento. En 1985 y 1986, las menores tasas de crecimiento se obtuvieron en las macollas de ambas especies que fueron cortadas bajo condiciones de estrés hídrico. El crecimiento de ambas especies fue así muy sensible al efecto acumulativo de períodos sucesivos de estrés hídrico o de cortes severos y tardíos bajo estas condiciones de humedad.

Palabras clave: fenología, crecimiento, estrés hídrico, defoliación, gramíneas, *Agropyron desertorum*, *Pseudoroegneria spicata*.

PHENOLOGY AND GROWTH OF TWO GRASS SPECIES: EFFECTS OF WATER STRESS

SUMMARY

We examined the effect of water stress on phenology and growth of two perennial grass species, *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. and *Pseudoroegneria spicata* (Pursh) A. Löve ssp. *spica* (Syn: *A. spicatum* (Pursh) Scribn. and Smith). Plants were clipped or unclipped at the field under water stress, natural and irrigated conditions during 1984-1986.

The proportion of reproductive tillers was consistently greater under water stress than under better moisture regimes in *A. desertorum* but not in *P. spicata* in 1984-1986. Later stages of senescence were reached earlier under water stress than under natural or irrigated conditions in both species.

In 1985 and 1986, maximum total green length was > 21% smaller under water stress than under irrigated conditions for both species. Reductions in growth under water stress were due to lower growth rates and shorter growth periods. In 1985 and 1986, the lowest growth rates were observed on clipped and water-stressed tillers of both species. Reductions in growth under water stress were due to lower growth rates and shorter growth periods. In 1985 and 1986, the lowest growth rates were observed on clipped and water-stressed tillers of both species. Thus, growth of both species was very sensitive to the cumulative effects of successive periods of water stress or clipping under this water regime.

Key words: phenology, growth, water stress, defoliation, grasses, *Agropyron desertorum*, *Pseudoroegneria spicata*.

1) Departamento de Agronomía de la Universidad Nacional del Sur y CERZOS (CONICET), 8000 Bahía Blanca - Argentina -. 2) Department of Range Science and the Ecology Center, Utah, State University, Logan, Utah 84322-5230.

INTRODUCCION

Agropyron desertorum (Fisch. ex Ling) Schult. y *Pseudoroegneria spicata* (Pursh) A Löve spp. *spicata* (Syn: *A. spicatum* (Pursh) Scribn, y Smith) son dos especies de gramínea perenne que constituyen un importante recurso forrajero en los pastizales naturales de la región montañosa del Oeste de los Estados Unidos (Rogler y Lorenz, 1983; West, 1983). Si bien estas especies son muy similares morfo, fisio y fenológicamente, *A. desertorum* es más resistente al pastoreo que *P. spicata* (Caldwell et al., 1981; Nowak y Caldwell, 1984; Mueller y Richards, 1986). La variación inter e intraestacional en la duración y en la cantidad de precipitaciones en esta región semiárida puede ser un importante factor limitante del crecimiento de estas especies. El estrés hídrico retarda el crecimiento, acelera la senescencia y reduce el rendimiento final en varias especies de gramínea (Newman, 1967; Hsiao, 1973; Clarke y Durley, 1981; Dwyer y Stewart, 1987). Sin embargo, no hay información disponible de las características de crecimiento de macollas de *A. desertorum* y *P. spicata* expuestas a condiciones de estrés hídrico en el campo.

Los objetivos de este estudio fueron determinar los efectos del estrés hídrico durante uno o más años en la fenología y en el crecimiento de macollas de *A. desertorum* y *P. spicata*.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

Esta investigación se condujo bajo condiciones de campo en el sitio experimental Green Canyon (41° 45'N, 111° 48'W, 1460 m sobre el nivel del mar) en el norte de Utah, USA. Este sitio es característico de los pastizales naturales de gramíneas y arbustos presentes al pie de las montañas en la región montañosa del oeste de los Estados Unidos. Las parcelas experimentales (8 x 8 m) se es-

tablecieron en 1978 sobre suelo limpio de malezas pero no arado utilizando transplantes del arbusto *Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana* (Rydb.) Beetle y de *A. desertorum* y *P. spicata*. *A. tridentata* se incluyó en las parcelas experimentales porque este arbusto es un competidor natural de ambas especies de gramínea en la región de estudio mencionada (West, 1983). Las plantas de *A. tridentata* y *P. spicata* se obtuvieron de poblaciones naturales locales y las de *A. desertorum* de una pastura sembrada en el centro de Utah.

Las parcelas se formaron colocando las plantas del arbusto y de las gramíneas cada 50 cm en forma alternada en líneas horizontales y verticales, de manera que cada planta de gramínea estaba rodeada por 4 plantas del arbusto a 50 cm de distancia y por 4 plantas de gramínea a 71 cm de distancia. Características del suelo y del clima en el área de estudio se pueden hallar en Caldwell et al. (1981).

Tratamientos

La respuesta de plantas cortadas y no cortadas de *A. desertorum* y *P. spicata* se estudió bajo condiciones de estrés hídrico, naturales y de riego. hubo 1 parcela para el tratamiento de estrés hídrico, 2 parcelas para el tratamiento natural y 2 parcelas para el tratamiento de riego. Las plantas de gramínea incluídas en la mitad de cada parcela fueron cortadas a 5-7 cm de altura (85-90% del follaje removido) el 29 de junio de 1984, el 13 de junio de 1985 y el 18 de mayo de 1986. Esta intensidad y época de corte simuló el pastoreo por el ganado vacuno de los pastizales naturales del Great Basin (USA) a fines de la estación de crecimiento (Olson y Richards, 1988). Las plantas de gramínea presentes en la otra mitad de las parcelas no fueron cortadas. Las condiciones de estrés hídrico se impusieron utilizando un techo que automáticamente cubrió la parcela de estrés hídrico cuando un sensor fue humedecido por lluvia o nieve durante las

estaciones de crecimiento estudiadas y en el otoño e invierno previos (Arkin et al., 1976). La parcela de estrés hídrico, sin embargo, recibió una pequeña cantidad de nieve durante las estaciones frías a fin de promover el crecimiento de las planatas a principios de la primavera siguiente (ver Busso, 1988). Las parcelas que recibieron lluvia o nieve natural correspondieron al nivel hídrico natural. El tratamiento de riego se estableció utilizando un sistema de riego por goteo.

Procedimiento de muestreo

Las mediciones del potencial hídrico del suelo se efectuaron cada 10-15 días durante las estaciones de crecimiento de 1984-1986 utilizando psicrómetros a termocupla instalados a 10, 20, 35, 50 y 80 cm de profundidad. También se efectuaron determinaciones del potencial hídrico de las hojas para correlacionar este parámetro con el crecimiento. Estas mediciones se efectuaron poco antes del amanecer cada 10-15 días en las hojas más jóvenes completamente expandidas de ambas especies usando una cámara de presión (Waring y Cleary, 1967). La pérdida de agua desde la hoja entre el muestreo y la medición se previno colocando el tejido en una bolsa plástica (Turner, 1981).

Al comienzo del estudio, se eligieron al azar 4 (en 1986) ó 6 (en 1984 y 1985) plantas por tratamiento. Luego se identificaron 10 macollas utilizando anillos de cable en sus bases en cada una de estas plantas. Las observaciones (fenología o crecimiento) comenzaron en estas macollas el 17 de junio en 1984, el 6 de abril en 1985 y el 1° de abril en 1986, y se repitieron cada 10-30 días. El crecimiento de las macollas de ambas especies se determinó midiendo la longitud de láminas verdes (longitud de todas las láminas en la macolla) y la longitud de tallo más vainas verdes. La longitud total se calculó luego co-

mo la suma de estas dos longitudes. En 1984 y 1985, las observaciones continuaron hasta que las macollas murieron debido al estrés hídrico durante el verano o fueron defoliadas por las langostas.

Los estados fenológicos fueron vegetativo, botón floral, reproductivo, grados de senescencia (en aumento de 10 a 90%) o macolla muerta (todo el tejido marrón). Una macolla fue vegetativa cuando sus láminas foliares tenían color verde. Las macollas que no tenían láminas foliares (por ejemplo luego del tratamiento de corte o porque habían sido defoliadas por las langostas) o que tenían todas sus láminas foliares secas fueron clasificadas de acuerdo a su grado de senescencia.

Las mediciones lineales se efectuaron al milímetro más cercano con una regla. La longitud verde de cada lámina se midió desde la lígula hasta la parte verde más distante de la lámina. La longitud verde del tallo más vainas se midió desde la parte verde de esta parte vegetal más cercana al suelo hasta el punto de origen de una nueva hoja; cuando hubo inflorescencia, la parte verde de la misma también se incluyó en esta medición.

La tasa de crecimiento (TC) se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$TC = (L_{T+1} - L_T) / I \quad (\text{Radford, 1967})$$

donde, L fue la longitud total de las hojas, T fue tiempo inicial (días), e I fue el incremento de tiempo (días).

Análisis de los datos

Se utilizó un diseño de parcelas divididas con los niveles hídricos como parcelas principales. La comparación de los tratamientos bajo condiciones naturales y de riego se efectuó utilizando análisis de varianza. Los datos se obtuvieron periódicamente observando el mismo

grupo de macollas por lo que los resultados fueron sujetos a un análisis de mediciones repetidas. El alto costo de construcción de la estructura utilizada para imponer condiciones de estrés hídrico impidió la repetición del tratamiento de estrés hídrico. El trabajar con tratamientos no repetidos puede ser la única alternativa ante la presencia de costos elevados (Hurlbert, 1984).

RESULTADOS Y DISCUSION

Potencial hídrico del suelo

El potencial hídrico del suelo fue en general menor bajo condiciones de estrés hídrico que bajo mejores niveles de humedad en todas las profundidades estudiadas, desde principios o mediados de las estaciones de crecimiento, durante los períodos de estudio en 1984-1986 (Fig.1). La tasa de desarrollo del déficit hídrico del suelo en la parcela de estrés hídrico en 1984-1986 ($> -0,03\text{MPa d}^{-1}$ en promedio para todas las profundidades estudiadas) fue similar a la informada en otros estudios conducidos en el campo (Ferreter et al., 1978; Keatinge et al., 1979).

Fenología

La proporción de tallos reproductivos fue en promedio 75 % mayor en *A. desertorum* que en *P. spicata* bajo condiciones de estrés hídrico, naturales y de riego en 1984-1986 para las plantas no cortadas (Fig. 2) y en 1985 para las plantas cortadas. Estos resultados son similares a los obtenidos por Calwell et al., 1981, en estas especies bajo condiciones naturales. Además, las plantas de *P. spicata* en general tienen una baja producción de inflorescencias (Mueggler, 1972; Richards et al., 1988).

La producción de inflorescencias en especies de gramínea puede disminuir (Aspinall et al., 1964; Mahalakshmi y

Bidinger, 1985), no cambiar (Newman, 1967; Stout et al., 1978) o incrementarse (Rozijn y Van Der Werf, 1986) cuando las plantas son expuestas a condiciones de estrés hídrico comparado a mejores niveles de humedad del suelo. Estas distintas respuestas se pueden deber a diferencias entre los estudios en la magnitud, duración y época de ocurrencia de los estreses hídricos con respecto al estado de desarrollo de la planta (ver Eck y Musick, 1979 y Mahalakshmi y Bidinger, 1985). En este estudio, el porcentaje de tallos no cortados de *A. desertorum* que produjo inflorescencias fue 14% mayor bajo condiciones de estrés hídrico que bajo mejores niveles de humedad en 1984-1986 (Fig. 2). La producción de semillas/inflorescencia y la viabilidad de estas semillas, sin embargo, no fueron determinadas. De todas maneras, la significancia ecológica de la mayor producción de inflorescencias en *A. desertorum* bajo condiciones de estrés hídrico es un interesante interrogante para futuras investigaciones, teniendo presente que esta especie se difunde rápidamente por semilla y es capaz de invadir lugares nativos, no alterados (Hull y Klomp, 1967; Hull, 1971; Marlette y Anderson, 1986).

Contrariamente a lo observado en *A. desertorum*, la producción de inflorescencias en *P. spicata* no fue estimulada consistentemente bajo condiciones de estrés hídrico en los 3 años de estudio (Fig.2). Pechanec et al. (1937) y Blaisdell (1958) informaron una reducida producción de inflorescencias en plantas de *P. spicata* bajo condiciones de estrés hídrico.

Durante la estación de crecimiento de 1984, 50% de las macollas no cortadas de *A. desertorum* produjeron inflorescencias en el tratamiento de estrés hídrico (Fig. 2). Estas macollas comenzaron a secarse a principios de agosto por lo que la senescencia comenzó más temprano en *A. desertorum* que en *P. spicata*. Sin embargo, los estados de senescencia tardíos se alcanzaron más rápido en macollas no

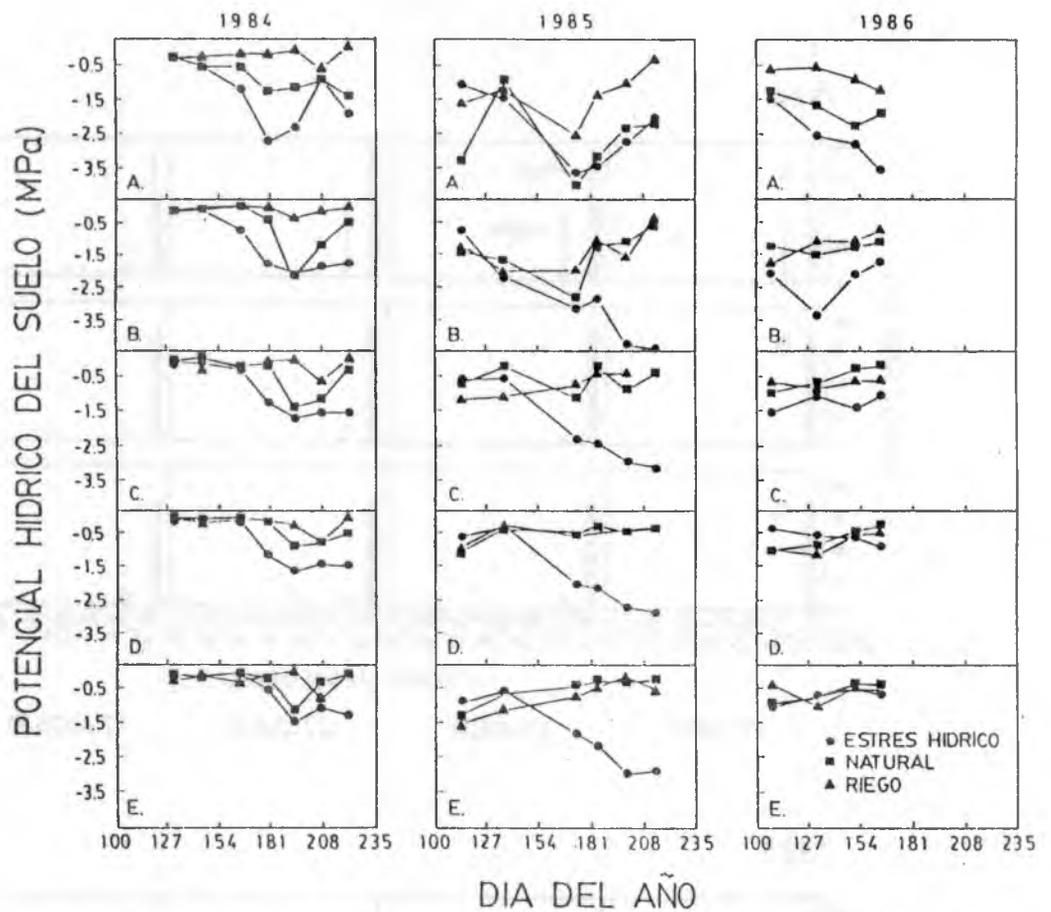
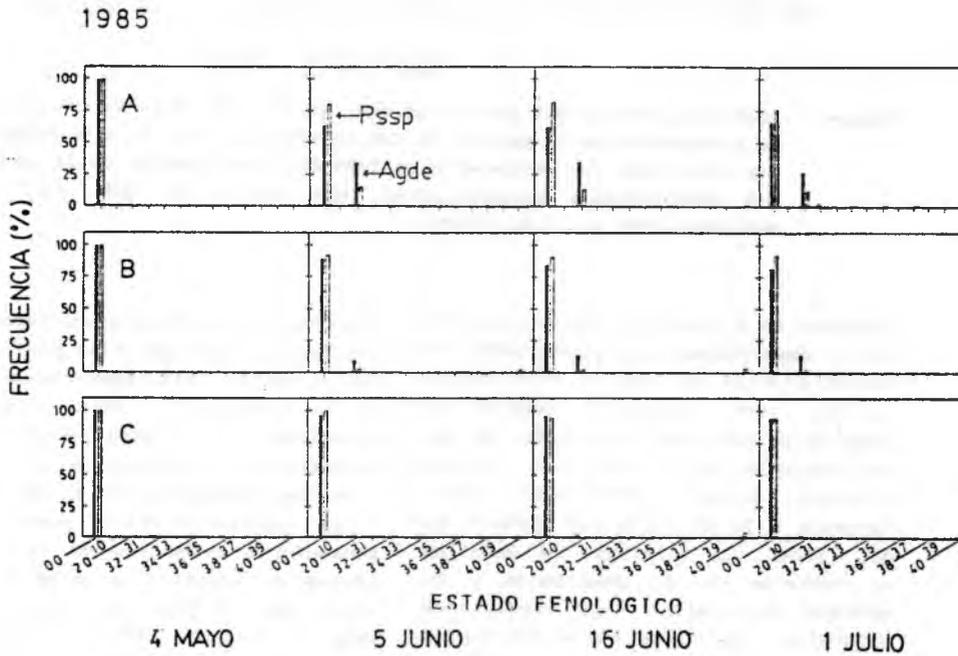
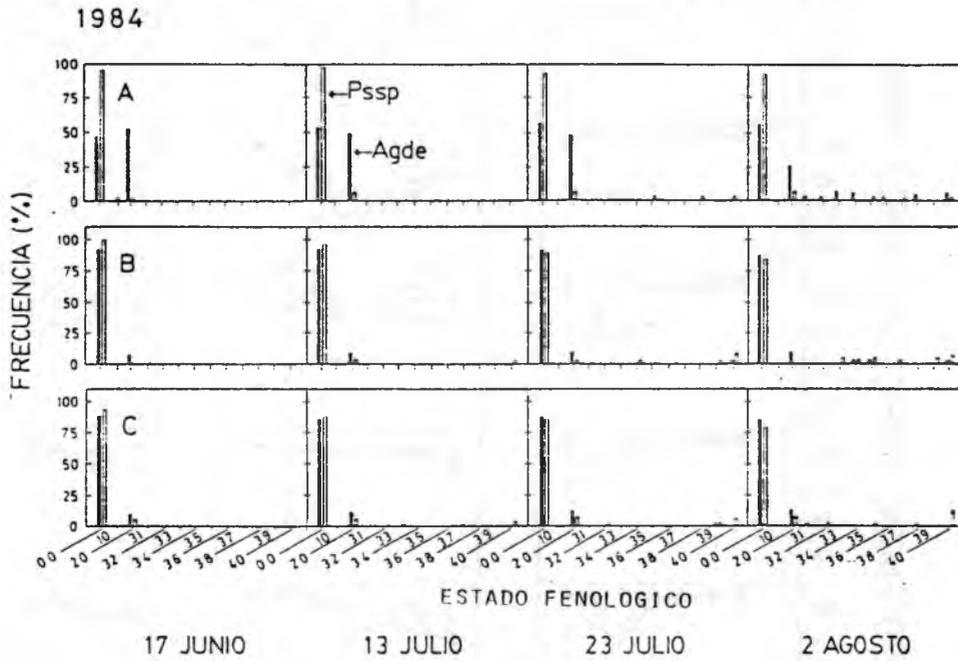


Figura 1: Potencial hídrico del suelo a 10 (A), 20 (B), 35 (C), 50 (D) y 80 (E) cm de profundidad en la parcela de estrés hídrico, natural o de riego durante las estaciones de crecimiento de 1984-86. Cada símbolo es el promedio de 3-4 observaciones psicrométricas. Los valores en 1984 son datos no publicados del Dr. R.W. Brown.

cortadas de *P. spicata* que en aquellas de *A. desertorum* bajo condiciones de estrés hídrico en 1985 y 1986 (Figura 2); este resultado también se observó en las plantas cortadas de ambas especies bajo todos los niveles hídricos durante 1984-1986. Similarmente a lo obtenido por Calwell et al. (1981), la fenología de macollas no cortadas de *A. desertorum* y *P. spicata* fue similar bajo condiciones naturales y de riego hasta principios de agosto en 1984-1986. En esta época (en 1984 y 1985), una severa infestación de langostas (la mayor po-

blación fue de *Melanoplus femurrubrum* (De Geer) en las parcelas prefirió material foliar de *A. desertorum* (observación personal). Esto causó una transición más rápida desde estados vegetativos a estados de senescencia en *A. desertorum* que en *P. spicata*.

El estrés hídrico puede causar senescencia prematura de los tejidos aéreos en especies de gramínea (Newman, 1967; Bittman y Simpson, 1987; Dwyer y Stewart, 1987). Similarmente, *A. desertorum* (en 1984 y 1985) y *P. spicata* (en 1984-1986) alcanzaron estados tardíos de senescencia más



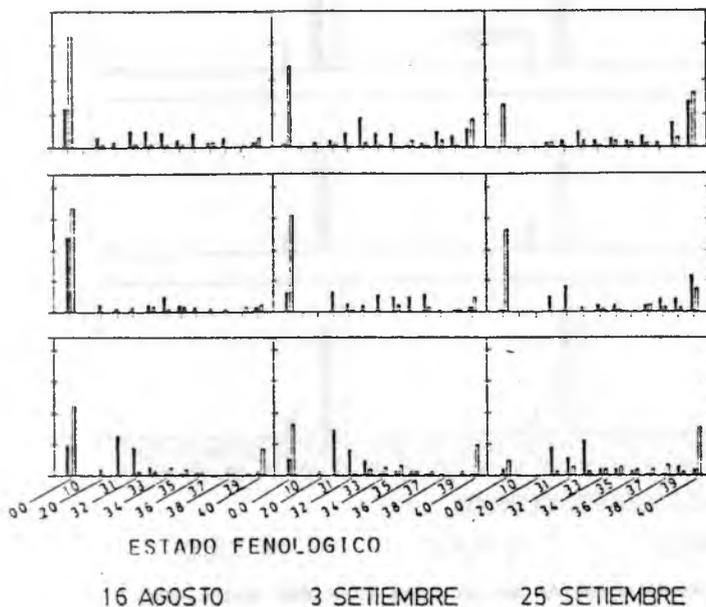
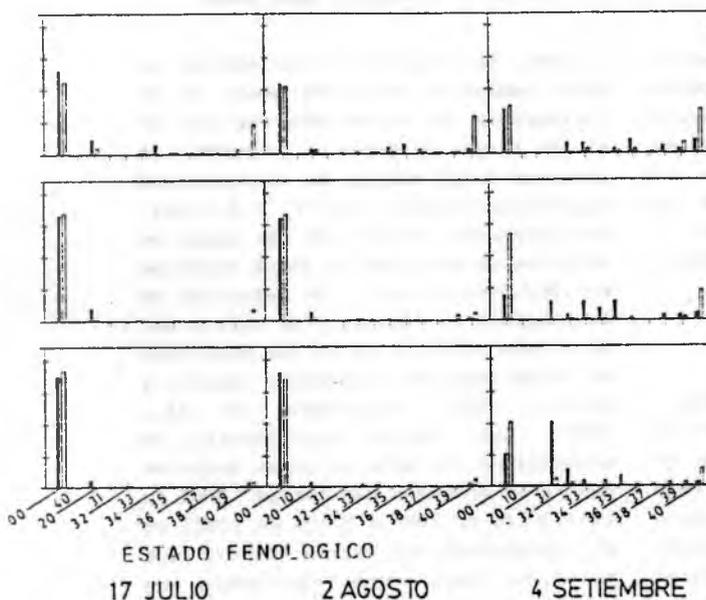


Figura 2:

Frecuencia de la distribución de macollas no cortadas (n = 60) entre distintos estados fenológicos para *A. desertorum* (Agde) y *P. spicata* (Pssp) en la parcela de estrés hídrico (A), natural (B) o de riego (C) durante las estaciones de crecimiento de 1984-1986. Los estados fenológicos son: 00 = vegetativo, 10 = botón floral, 20 = reproductivo 31-39 = grados de senescencia en aumento de 10 (31) a 90 (39)%, 40 = muerte.

(años 1984 y 1985)



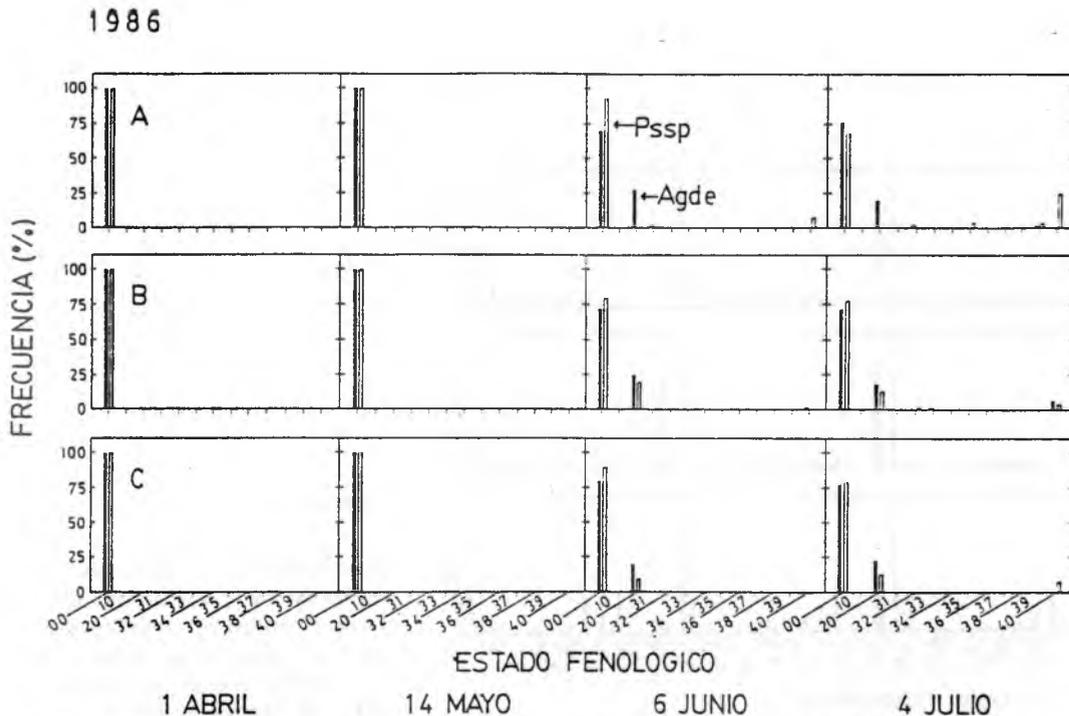


Figura 2: Frecuencia de la distribución de macollas no cortadas ($n = 60$) entre distintos estados fenológicos para *A. desertorum* (Agde) y *P. spicata* (Pssp) en la parcela de estrés hídrico (A), natural (B) o de riego (C) durante las estaciones de crecimiento de 1984-1986. Los estados fenológicos son: 00 = vegetativo, 10 = botón floral, 20 = reproductivo 31-39 = grados de senescencia en aumento de 10 (31) a 90 (39)%, 40 = muerte. (año 1986)

temprano bajo condiciones de estrés hídrico que bajo condiciones naturales y de riego (Fig. 2). La senescencia prematura de los tejidos puede ser una respuesta adaptativa tendiente a conservar agua o nutrientes ante una disminución en la disponibilidad de agua del suelo (Constable y Hearn, 1978; Bittman et al., 1988).

Longitud de hojas verdes

El crecimiento de *A. desertorum* y *P. spicata* fue reducido por el estrés hídrico. Las longitudes máximas de láminas y de tallos más vainas bajo condiciones de estrés hídrico fueron de 60-90% y de 51-94%, respectivamente de los valores obtenidos bajo mejores condiciones de humedad en macollas no cortadas de ambas especies durante 1984-1986. Como consecuencia, en 1985

y 1986, la longitud total máxima en ambas especies fue > 21% menor en el tratamiento de estrés hídrico que en el de riego (Figura 3). Además, la longitud total máxima se correlacionó significativamente $r=0,77$, $P < 0,001$) con potencial hídrico de las hojas en macollas no cortadas de ambas especies en 1984-1986 (Fig.4). La reducción de la longitud de láminas y de tallos por el estrés hídrico ya se ha observado en otras especies vegetales (Clarke y Durley, 1981; Aiyelaagbe et al., 1986). Las láminas individuales de macollas no cortadas de ambas especies fueron en promedio más cortas (>6% en 1984, >13% en 1985 y >12% en 1986) en el tratamiento de estrés hídrico que en el de riego. Estos resultados son similares a los obtenidos por McCree y Davis (1974) en sorgo y Mahalakshmi y Bidinger (1985) en mijo perla.

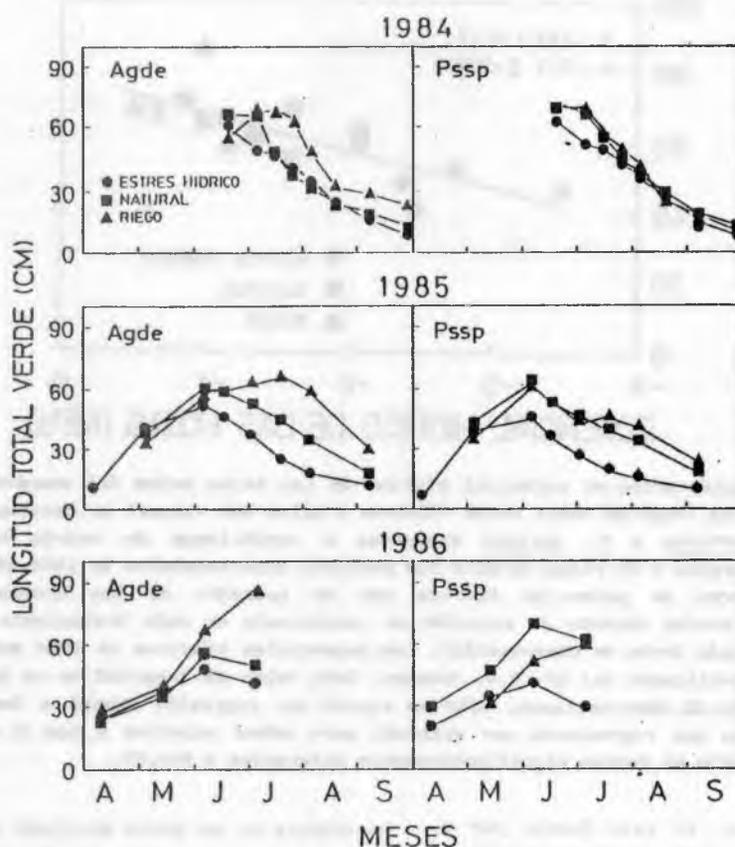


Figura 3: Variación estacional de la longitud total verde (láminas + tallo más vainas) en macollas no cortadas de *A. desertorum* (Agde) y *P. spicata* (Pssp) expuestas a condiciones de estrés hídrico, naturales o de riego durante los períodos experimentales en 1984-1986. Cada símbolo es el promedio \pm 1 error estándar de 60 observaciones en 1986. Las barras de error estándar más pequeñas que el tamaño de los símbolos no se observan.

La reducción en la longitud total de hojas verdes bajo condiciones de estrés hídrico se debió a reducciones en las tasas y en el período de crecimiento. Por ejemplo, la tasa de incremento de la longitud total fue de 0,16; 0,66 y 0,78 cm d^{-1} bajo condiciones de estrés hídrico, naturales y de riego, respectivamente en macollas no cortadas de ambas especies entre mayo y principios de junio en 1985. Las plantas cortadas y expuestas a estrés hídrico de ambas especies registraron la menor tasa de incremento de la longitud total ($\bar{X} = 0,08 \text{ cm d}^{-1}$ bajo condiciones de estrés hídrico,

naturales y de riego). Una disminución en las tasas de crecimiento es una respuesta típica a condiciones de estrés hídrico (Hsiao, 1973; Clarke y Durley, 1981; Norris, 1982).

El crecimiento de ambas especies se prolongó bajo condiciones de riego, aunque esto se observó principalmente en *A. desertorum*. Las tasas de crecimiento de ambas especies fueron negativas bajo estrés hídrico después de la primer semana de junio en 1984-1986 (ver Fig. 3). Al mismo tiempo, sin embargo, *A. desertorum* en 1984 y 1985, y ambas especies en 1986 mantuvieron tasas de crecimiento positivas cuando

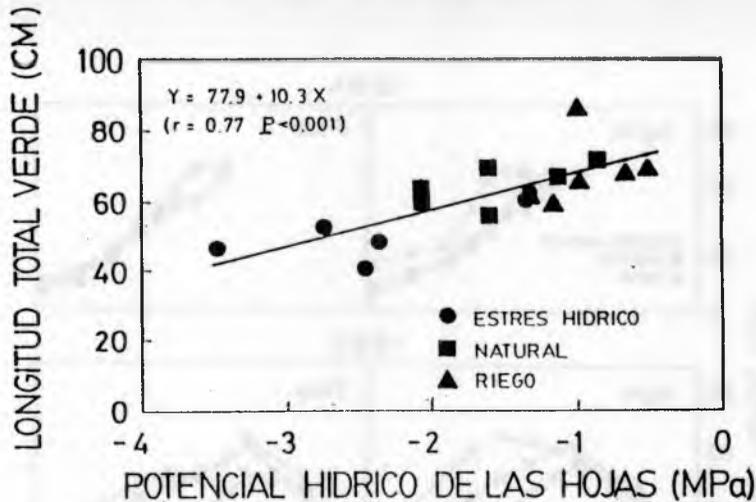


Figura 4: Relación entre el potencial hídrico de las hojas antes del amanecer y la máxima longitud total verde (láminas + tallo más vainas) de macollas de *A. desertorum* y *P. spicata* expuestas a condiciones de estrés hídrico, naturales o de riego durante los períodos experimentales de 1984-1986. Los valores de potencial hídrico son un promedio de las observaciones efectuadas durante la estación de crecimiento en cada tratamiento (n=4-6 en cada fecha de observación). Los potenciales hídricos de 1984 son datos no publicados del Dr. D.A. Johnson. Cada valor de longitud es un promedio de 40-60 observaciones. Sólo se ajustó una regresión lineal a los datos luego que regresiones por separado para ambas especies y los 3 años de estudio no fueron significativamente diferentes a P=0,05.

fueron regadas. En esta época, por ejemplo, la tasa de incremento de la longitud total en las macollas cortadas de ambas especies fue de $-0,12 \text{ cm d}^{-1}$ bajo condiciones de riego en 1986.

El riego estimuló el crecimiento de *A. desertorum* pero no el de *P. spicata*. La longitud de láminas ($P < 0,01$ en 1986), de tallo más vainas ($P < 0,1$ en 1984, $P < 0,01$ en 1986) y total (Fig. 3, $P < 0,05$ en 1985 y 1986) fue mayor bajo condiciones de riego que naturales en macollas no cortadas de *A. desertorum*. Cook et al. (1958) en *A. desertorum* y Norris (1982) en otras especies de gramínea también obtuvieron un mayor crecimiento en plantas regadas comparado a plantas no regadas. Por el contrario, las macollas no cortadas de *P. spicata* tuvieron una menor longitud de láminas, tallo más vainas y total (Fig. 3) bajo condiciones de riego que naturales en 1986 ($P < 0,01$). Aunque la causa de esta

respuesta no se puede precisar con los datos de este experimento, la cantidad de agua puede haber sido excesiva para el crecimiento de *P. spicata* en la parcela de riego. Reducciones en el crecimiento como consecuencia de una deficiencia de oxígeno en el suelo ya se han informado en otras especies de gramínea (Etherington y Rutter, 1964).

Este estudio demostró que la producción de inflorescencias en *A. desertorum*, y el crecimiento y senescencia de ambas especies son muy sensibles a los efectos acumulativos de períodos sucesivos de estrés hídrico o de cortes severos y tardíos bajo estas condiciones de humedad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Adriana B. Busso su ayuda permanente durante las mediciones de crecimiento en ambas especies de gramínea.

BIBLIOGRAFIA

- 1) AIYELAAGBE, I.O.O.; M.O.A. FAWUSI and O. BABALOLA. 1986. Growth, development and yield of pawpaw (*Carica papaya* L.) 'Homestead selection' in response to soil moisture stress. *Plant soil*, 93:427-435.
- 2) ARKIN, G.F.; J.T. RITCHIE; M. THOMPSON and R. CHAISON. 1976. A rainout shelter installation for studying drought stress. *Agron. J.*, 68:429-431.
- 3) ASPINALL, D.; P.B. NICHOLLS and L.H. MAY. 1964. The effects of soil moisture stress on the growth of barley. *Aust. J. Agric. Res.*, 15:729-745.
- 4) BITTMAN, S. and G.M. SIMPSON. 1987. Soil water deficit effect on yield, leaf area, and net assimilation rate of three forage grasses: crested wheatgrass, smooth bromegrass, and altai wilarye. *Agron. J.*, 79:768-774.
- 5) BITTMAN, S.; G.M. SIMPSON and Z. MIR. 1988. Leaf senescence and seasonal decline in nutritional quality of three temperate forage grasses as influenced by drought. *Crop Sci.*, 28:546-552
- 6) BLAISDELL, J.P. 1958. Seasonal development and yield of native plants on the upper Snak River plains and their relation to certain climatic factors. *USDA Tech. Bull.*, 1190. 68 p.
- 7) BUSSO, C.A. 1988. Factors affecting recovery from defoliation during drought in two aridland tussock grasses. *PhD tesis*, Utah State University, Logan, Utah, USA.
- 8) CALDWEELL, M.M.; J.H. RICHARDS; D.A. JOHNSON; R.S. NOWAK and R.S. DZUREC. 1981. Coping with herbivory: Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*, 50:14-24.
- 9) CLARKE, J.M. and R.C. DURLEY. 1981. The responses of plants to drought stress. En: *Water stress on plants*, ed. G.M. Simpson, pp. 89-139. Praeger Publishers, New York.
- 10) CONSTABLE, G.A. and A.B. HEARN. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. 1. Growth, development and yield. *Aust. J. Plant Physiol.*, 5:159-167.
- 11) COOK, C.W., L.A. STODDART and F.E. KINSINGER. 1958. Responses of crested wheatgrass to various clipping treatments. *Ecol. Monogr.*, 28:237-272.
- 12) DWYER, L.M. and D.W. STEWART. 1987. Influence of photoperiod and water stress on growth, yield and development rate of barley measured in heat units. *Can. J. Plant Sci.*, 67:21-34.
- 13) ECK, H.V. and J.T. MUSICK. 1979. Plant water stress effects on irrigated grain sorghum *Sorghum bicolor* L. Effects on yield. *Crop Sci.*, 19:589-592
- 14) ETHERINGTON, J.R. and A.J. RUTTER. 1964. Soil water and the growth of grasses. 1. The interaction of water-table depth and irrigation amount on the growth of *Agrostis tenuis* and *Alopecurus pratensis*. *J. Ecol.*, 52:677-689.
- 15) FERRERES, E.; E. ACEVEDO; D.W. HENDERSON and T.C. HSIAO. 1978. Season changes in water potential and turgor maintenance in sorghum and maize under water stress. *Physiol. Plant.*, 44:261-267.
- 16) HSIAO, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24:519-570.
- 17) HULL, A.C., Jr. 1971. Grass mixtures for seeding sagebrush lands. *J. Range Manage.*, 24:150-152.
- 18) HULL, A.C., Jr. and G.J. KLOMP. 1967. Thickening and spread of crested wheatgrass stands on southern Idaho ranges. *J. Range Manage.*, 20:222-227.
- 19) HURLBERT, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.*, 54:187-211.

- 20) KEATINGE, J.D.H.; R.H. STEWART and M.K. GARRETT. 1979. The influence of temperature and soil water potential on the leaf extension rate of perennial ryegrass in Northern Ireland. *J. Agric. Sci. Camb.*, 92:175-183.
- 21) MAHALAKSHMI, V. and F.R. BIDINGER. 1985. Water stress and time of floral initiation in pearl millet. *J. Agric. Sci. Camb.*, 105:437-445.
- 22) MARLETTE, G.M. and J.E. ANDERSON. 1986. Seed banks and propagule dispersal in crested wheatgrass stands. *J. App. Ecol.*, 23:161-175.
- 23) McCREE, K.J. and S.D. DAVIS. 1974. Effect of water stress and temperature on leaf size and on size and number of epidermal cells in grain Sorghum. *Crop Sci.*, 14:751-755
- 24) MUEGLER, W.F. 1972. Influence of competition on the response of blubunch wheatgrass to clipping. *J. Range Manage.*, 25:88-92.
- 25) MUELLER, R.J. and J.H. RICHARDS. 1986. Morphological analysis of tillering in *Agropyron spicatum* and *Agropyron desertorum*. *Ann. Bot.*, 58:911-921.
- 26) NEWMAN, E.I. 1967. Responses of *Aira praecox* to weather conditions. I. Response to drought in spring. *J. Ecol.*, 55:539-556.
- 27) NORRIS, I.B. 1982. Soil moisture and growth of contrasting varieties of *Lolium*, *Dactylis* and *Festuca* species. *Grass and Forage Sci.*, 37:275-283.
- 28) NOWAK, R.S. and M.M. CALDWELL. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: Implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61:311-318.
- 29) OLSON, B.E. and J.H. RICHARDS. 1988. Tussock regrowth after grazing: Intercalary meristem and axillary bud activity of tillers of *Agropyron*. *Oikos*, 51:374-382.
- 30) PECHANEC, J.E.; G.D. PICKFORD and G. STEWART. 1937. Effect of the 1934 drought on native vegetation of the upper Snake River Plains of northern Idaho. *Ecol.*, 18:490-505.
- 31) RADFORD, P.J. 1967. Growth analysis formulae-their use and abuse. *Crop Sci.*, 7:171-175.
- 32) RICHARDS, J.H.; R.J. MUELLER and J.J. MOTT. 1988. Tillering in tussock grasses in relation to defoliation and apical bud removal. *Ann. Bot.*, 62:173-179.
- 33) ROGLER, G.A. and R.J. LORENZ. 1983. Crested wheatgrass -Early history in the United States. *J. Range Manage.*, 36:91-93.
- 34) ROZIJN, N.A.A.G. and D.C. Van DER WERF. 1986. Effect of drought during different stages in the life-cycle on the growth and biomass allocation of two *Aira* species. *Ecol.*, 74:507-523
- 35) STOUT, D.G.; T. KANNANGARA and G.M. SIMPSON. 1978. Drought resistance of sorghum bicolor. 2. Water stress effects on growth. *Can. J. Plant Sci.*, 58:225-233.
- 36) TURNER, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil*, 58:339-366.
- 37) WARING, R.H. and B.D. CLEARY. 1967. Plant moisture stress: evaluation by pressure bomb. *Science*, 155:1248-1254.
- 38) WEST, N.E. 1983. Western Intermountain sagebrush steppe. En: *Ecosystems of the world 5. Temperate deserts and semi-deserts*, ed. N.E. West, pp. 351-374. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, The Netherlands.