

Temperaturas cardinales de desarrollo en la etapa siembra-emergencia de 11 pastos forrajeros

Development cardinal temperatures of the planting-emergence stage for 11 forage grasses

Noé Durán Puga^a, José Ariel Ruiz Corral^b, Diego Raymundo González Eguiarte^a, Gregorio Núñez Hernández^c, Francisco Javier Padilla Ramírez^a, Sergio Honorio Contreras Rodríguez^a

RESUMEN

Los objetivos del presente estudio fueron determinar las temperaturas cardinales de desarrollo (temperatura umbral mínima T_b , temperatura óptima T_o y temperatura umbral máxima T_u), e identificar un método que estime con precisión los requerimientos térmicos para la etapa siembra-emergencia (E) de 11 pastos forrajeros. Ciento veinte (120) semillas de cada uno se sembraron en recipientes en condiciones controladas con un diseño experimental completamente al azar y tres repeticiones a temperaturas constantes de 15 hasta 46 °C, en cámaras de ambiente controlado del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en Guadalajara, Jalisco, México. Las temperaturas cardinales y requerimiento térmico se estimaron mediante el método bilineal (MB) y el método curvilíneo (MC); se evaluó su ajuste mediante comparación directa con los valores de desarrollo observados en ambiente controlado y coeficiente de variación de la duración de E expresada en términos de unidades calor acumuladas (UCA). Los resultados mostraron que el MB fue mejor para estimar T_b y T_o , y el MC fue mejor para estimar T_u . Los valores de T_b , T_o , T_u y UCA, fueron: *Lolium perenne* 9, 31, 41, 80; *Festuca arundinacea* 10, 31, 41, 78; *Hyparrhenia rufa* 12, 32, 42, 62; *Eragrostis curvula* 13, 32, 47, 40; *Chloris gayana* 13, 31, 47, 40; *Melinis minutiflora* 13, 31, 43, 50; *Pennisetum clandestinum* 12, 32, 43, 65; *Brachiaria mutica* 14, 32, 43, 57; *Andropogon gayanus* 12, 37, 48, 66; *Cynodon dactylon* 14, 29, 44, 48; *Pennisetum ciliare* 13, 30, 42, 61.

PALABRAS CLAVE: Pastos, Germinación, Temperaturas cardinales, Unidades calor.

ABSTRACT

The purposes of the present study were to determine cardinal development temperatures (minimum threshold [base] temperature T_b , optimal temperature T_o , and maximum threshold [ceiling] temperature T_u) and to identify a method for estimating with accuracy thermal requirements for the planting-emergence (E) stage of 11 forage grasses. One hundred and twenty (120) seeds of each species were planted in containers under controlled conditions in a completely randomized design with three replications at constant temperatures from 15 to 46 °C in the controlled environment chambers at the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) in Guadalajara, Jalisco, México. Cardinal temperatures and thermal requirement were estimated through both bilinear method (MB) and curvilinear method (MC), and their fitness was evaluated by means of direct comparison with development values observed in the controlled environment and through the coefficient of variation of E length expressed as accumulated heat units (UCA). Results showed that MB was best for estimating T_b and T_o , while MC proved better for estimating T_u . T_b (°C), T_o (°C), T_u (°C) and UCA values for planting-emergence for each species were: *Lolium perenne* 9, 31, 41, 80; *Festuca arundinacea* 10, 31, 41, 78; *Hyparrhenia rufa* 12, 32, 42, 62; *Eragrostis curvula* 13, 32, 47, 40; *Chloris gayana* 13, 31, 47, 40; *Melinis minutiflora* 13, 31, 43, 50; *Pennisetum clandestinum* 12, 32, 43, 65; *Brachiaria mutica* 14, 32, 43, 57; *Andropogon gayanus* 12, 37, 48, 66; *Cynodon dactylon* 14, 29, 44, 48; *Pennisetum ciliare* 13, 30, 42, 61, respectively.

KEY WORDS: Grasses, Germination, Cardinal temperatures, Heat units.

Recibido el 11 de febrero de 2010. Aceptado el 6 de diciembre de 2010.

^a Biosistemática, Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas, Universidad de Guadalajara.

^b INIFAP, Campo Experimental Centro Altos de Jalisco.

^c INIFAP, Región Norte Centro, Campo experimental La Laguna. nunez.gregorio@inifap.gob.mx. Correspondencia al cuarto autor.

Las primeras etapas del desarrollo de los pastos son clave para el establecimiento exitoso de praderas. La germinación y emergencia son importantes en la capacidad competitiva, ya que determinan en gran medida el potencial productivo^(1,2). La identificación de un método para estimar las etapas fenológicas es importante porque tiene relación con el dominio de recomendación de especies, en función de la estación de crecimiento. En condiciones controladas de humedad y de no sensibilidad al fotoperíodo, el desarrollo de los cultivos depende básicamente de la temperatura⁽³⁾, lo que ha producido la generación de índices biometeorológicos para describir este proceso⁽⁴⁾. Las unidades calor (UC) son uno de estos índices e incrementan la precisión para determinar la duración del ciclo de desarrollo⁽⁵⁾, lo que se logra sólo si el cálculo de las UC se hace con valores cercanos a las temperaturas umbrales (máxima y mínima) que controlan el desarrollo de la especie⁽⁶⁾. Los factores ambientales como la disponibilidad de agua, temperatura, luz y dióxido de carbono entre otros, influyen sobre el porcentaje y velocidad de germinación de semillas; el efecto de dichos factores depende de cada especie⁽⁷⁾.

La humedad y la temperatura son los factores más determinantes del proceso germinativo; cuando la humedad no es limitante, tanto la tasa como el porcentaje de germinación son controlados por la temperatura⁽⁸⁾. Debajo de una temperatura umbral mínima (T_b), determinada genéticamente para cada organismo⁽⁹⁾, La tasa de germinación es teóricamente cero⁽¹⁰⁾; al incrementarse la temperatura el desarrollo se incrementa hasta llegar a un pico o intervalo, llamado temperatura óptima (T_o). A partir de ahí, el desarrollo decrece hasta llegar a ser nulo en una temperatura umbral máxima (T_u). Estas temperaturas se conocen como temperaturas cardinales⁽¹¹⁾. Para cada especie existe un intervalo de temperaturas dentro del cual el proceso de germinación puede completarse. Para fines prácticos es importante identificar dicho intervalo, ya que está estrechamente relacionado con las temperaturas umbrales (T_b y T_u) de la germinación⁽¹²⁾.

Estudios comparativos mencionan que debido a adaptaciones a condiciones locales, el requerimiento térmico de las especies de poikilothermas es influido

In grasses the first growth stages are decisive for successful pasture establishment. Germination and emergence are important for competitiveness and to determine to a great degree the productive potential^(1,2). Therefore it is of importance to identify a method for estimating phenologic stages because of their relationship to species recommendation dominion as a function of growing season. Under controlled moisture and no sensitiveness to photoperiod conditions, plant growth is basically dependent on temperature⁽³⁾, which has resulted in generation of bio-meteorological indices for describing this process⁽⁴⁾. Thermal unit (UC) is one of these indices that boost accuracy for determining growth stage length⁽⁵⁾, which can be achieved if UC estimates are made using values near the maximum and minimum threshold temperatures that control a specific species development⁽⁶⁾. Environment factors, such as water, temperature, light and carbon dioxide among others, influence both germination rate and speed, and their effect depends on the species⁽⁷⁾.

Moisture and temperature are the most important factors that influence germination, when moisture is not the limiting factor, germination rate is controlled by temperature⁽⁸⁾. Below the minimum threshold temperature (T_b), genetically determined for each individual⁽⁹⁾, the germination rate, theoretically, should be zero⁽¹⁰⁾. When temperature rises, development increases up to a peak or optimal temperature (T_o). From then onwards, development decreases reaching zero at the maximum threshold temperature (T_u). These temperatures are known as cardinal temperatures⁽¹¹⁾. A temperature interval within which the germination process takes place is exclusive for each species. For practical purposes it is important to identify those intervals, because they are closely related to both threshold germination temperatures (T_b and T_u)⁽¹²⁾.

Comparative studies mention that owing to adaptation to local conditions, thermal requirements of poikilothermic species is influenced by their geographic origin and which is usually perceived in T_b ^(13,14). In situations of lack of sensitiveness to photoperiod or not needing vernalization and in the $T_b - T_o$ interval, the development rate in

por su origen geográfico, esto se refleja normalmente en su T_b (13,14). En ausencia de sensibilidad al fotoperiodo o necesidad de vernalización, y en el intervalo entre la T_b y T_o , la tasa de desarrollo de cualquier etapa fenológica, es una función lineal positiva de la temperatura (T)⁽⁹⁾ y se describe⁽¹⁵⁾: $1/t = \beta_0 + \beta_1 T$: donde t es el tiempo desde el inicio hasta el final del periodo fenológico, T es la temperatura media del periodo y β_0 y β_1 son parámetros de una ecuación de regresión lineal simple y equivalen a constantes genotípicas⁽¹⁶⁾. El valor de T_b es obtenido mediante el cociente $-\beta_0/\beta_1$ ⁽⁹⁾.

Los objetivos del presente estudio fueron determinar las temperaturas cardinales de la etapa siembra-emergencia, y definir un método que estime con precisión los requerimientos térmicos de esta etapa para las siguientes especies: dos de origen templado (*Lolium perenne*, *Festuca arundinacea*), y nueve de origen tropical (*Hyparrhenia rufa*, *Eragrostis curvula*, *Chloris gayana*, *Melinis minutiflora*, *Pennisetum clandestinum*, *Brachiaria mutica*, *Andropogon gayanus*, *Cynodon dactylon* y *Pennisetum ciliare*).

Se realizaron experimentos de germinación y emergencia de 120 semillas de las 11 especies mencionadas. Los experimentos se realizaron en dos modelos de cámaras de ambiente controlado: Enconair GC-20 y CEHTL 1200, ambas instaladas en el Laboratorio de Agrometeorología y Ecofisiología del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en la ciudad de Guadalajara, Jalisco, México.

Se sembraron 120 semillas de cada una de las especies en recipientes de plástico con dimensiones de 7 por 6 cm, con un diseño experimental completamente al azar y tres repeticiones; se cubrieron con un sustrato de tierra para macetas, marca Miracle-Gro, humedecido al punto de saturación y drenado hasta capacidad de campo. Posteriormente se introdujeron en las cámaras de ambiente controlado con 12 h de fotoperiodo y a temperaturas medias de 15, 16, 18, 21, 24, 27, 30, 33, 36, 39, 42, y 45 °C; y en algunas especies se utilizaron los tratamientos de 38, 40, 41 y 46 °C, con la finalidad de afinar las

every phenologic stage is a positive linear function of temperature (T)⁽⁹⁾ described as⁽¹⁵⁾: $1/t = \beta_0 + \beta_1 T$, where t is equal to the time period between beginning and end of the phenologic period, T being the average temperature for said period and β_0 and β_1 parameters of a simple regression equation equivalent to genotypic constants⁽¹⁶⁾. T_b is obtained through $-\beta_0/\beta_1$ ⁽⁹⁾.

The objectives of the present study were to determine the cardinal temperatures for the planting – emergence stage and define a method able to predict accurately thermal requirements of this stage for the following eleven species, being two of temperate areas (*Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*) and nine of tropical areas (*Hyparrhenia rufa*, *Eragrostis curvula*, *Chloris gayana*, *Melinis minutiflora*, *Pennisetum clandestinum*, *Brachiaria mutica*, *Andropogon gayanus*, *Cynodon dactylon* and *Pennisetum ciliare*).

Germination and emergence tests of 120 seeds per each of the aforementioned species were carried out in two models of controlled environment chambers, Enconair GC-20 and CEHTL 1200, available at the Agrometeorology and Ecophysiology Laboratory of INIFAP in Guadalajara, Jal., Mexico.

To this end 120 seeds of each species were set in 7*6 cm plastic containers in a completely randomized experimental design with three replications and covered with Miracle-Grow potting mix soil substratum, watered to saturation and later drained to field capacity. Afterwards containers were placed in controlled environment chambers with 12 h photoperiod and 15, 16, 18, 21, 24, 27, 30, 33, 36, 39, 42 and 45 °C and in some species also at 38, 40, 41 and 46 °C to identify ceiling temperature more accurately. Containers were watered daily to prevent hydric deficit and emergence was recorded thrice daily in each species.

Response variables for this experiment were, days from planting to emergence (E), average days elapsed between planting and 50 % plantlet emergence and average temperature of the planting-emergence period (T_m).

Once development rates were determined through $1/E$, a quadratic-exponential regression model was

condiciones de la temperatura umbral máxima. Los recipientes fueron regados diariamente para prevenir déficit hídrico, y la emergencia se registró tres veces por día en cada una de las especies.

Las variables de respuesta fueron: días siembra-emergencia (E), días promedio transcurridos desde la siembra a la fecha cuando emergieron el 50 % de plántulas y temperatura media del período siembra-emergencia (Tm).

Una vez determinadas las tasas de desarrollo mediante el cálculo de 1/E, se implementó el modelo de regresión cuadrática-exponencial⁽⁴⁾, mediante el cual se estiman primeramente la temperatura umbral mínima y la temperatura óptima a partir de una ecuación cuadrática de la forma:

$$\frac{1}{E} = \beta_0 + \beta_1 T_m + \beta_2 T_m^2$$

Donde Tm es la temperatura media del período siembra-emergencia. A partir de esta ecuación, la temperatura umbral mínima se estimó como se expresa en la siguiente ecuación.

$$T_b = \frac{-\beta_1 + (\beta_1^2 - 4\beta_0\beta_2)^{1/2}}{2\beta_2}$$

La temperatura óptima se calculó con la ecuación:

$$T_o = \frac{-\beta_1}{2\beta_2}$$

Una vez calculadas Tb y To, se determinó la temperatura umbral máxima con el siguiente componente exponencial:

$$T_u = \frac{\ln(2C^{T_o} - C^{T_b})}{\ln C}$$

Donde ln es el logaritmo natural y C es un factor que se determina a prueba y error.

En la presente investigación se determinó *a priori* un valor aproximado de Tu (Tua) equivalente al valor promedio de temperatura entre el último tratamiento de temperatura que dio origen a la germinación y

used⁽⁴⁾ for estimating minimum threshold temperature and optimal temperature through a quadratic equation of the type:

$$\frac{1}{E} = \frac{\beta_0 + \beta_1 T_m + \beta_2 T_m^2}{2a}$$

where Tm stands for average temperature of the planting-emergence period. From the preceding equation, minimum threshold temperature was estimated as follows

$$T_b = \frac{-\beta_1 + (\beta_1^2 - 4\beta_0\beta_2)^{1/2}}{2\beta_2}$$

And optimal temperature using the following equation

$$T_o = \frac{-\beta_1}{2\beta_2}$$

Once Tb and To were estimated, the ceiling or maximum threshold temperature was determined through the following exponential component:

$$T_u = \frac{\ln(2C^{T_o} - C^{T_b})}{\ln C}$$

where ln is a natural logarithm and C a factor determined through trial and error.

In the present study an approximate Tu value (Tua) was set *a priori* equivalent to the average temperature between the last temperature treatment that produced germination and emergence of plantlets and the one immediately above, where neither emergence nor germination was observed. This Tua provided a ± 1.5 °C approximation owing to the 3 °C distance between treatments. Several C values were used in the Tu equation, until a value which allowed estimating Tua with accuracy was found.

A bilinear^(16,17) method was used too, based on well defined linear relationship between (1/E) and Tm at emergence, where $1/E = a + bT$, an equation that is limited to the temperature range between a minimum threshold temperature ($T_b = -a/b$) and the optimal temperature. From To onwards, the development rate decreases linearly until the ceiling

emergencia de plántulas, y el tratamiento térmico inmediatamente superior al que no se presentó este proceso. Esta T_{ua} tuvo una aproximación de ± 1.5 °C, dado el intervalo de 3 °C entre los tratamientos térmicos estudiados. Se utilizaron diversos valores de C en la ecuación de T_u descrita, hasta encontrar el valor que estimó de manera exacta el valor de T_{ua} .

También se utilizó el método bilineal^(16,17), que se basa en una relación lineal bien definida entre $(1/E)$ y T_m a la emergencia; donde $1/E = a + bT$, ecuación que se limita a la gama de temperaturas entre una temperatura umbral mínima ($T_b = -a/b$) y el valor óptimo. A partir de la temperatura óptima (T_o) la tasa de desarrollo decrece de manera lineal hasta una temperatura umbral máxima (T_u), representada por $(1/E = a - bT)$. Donde a y b, son constantes específicas para cada genotipo, y b tiene signo negativo que refleja el aumento de la temperatura por encima de la temperatura óptima, y por tanto la disminución de $1/E$.

La duración de la etapa siembra-emergencia se calculó con tres métodos: a) días transcurridos promedio de siembra a emergencia; b) unidades calor diarias acumuladas (UCA) de siembra a

temperature (T_u), represented by $(1/E = a - bT)$, where a and b are specific constants for each genotype and b being negative because it is a sign of temperature increase over the optimal temperature and therefore of a fall in $1/E$.

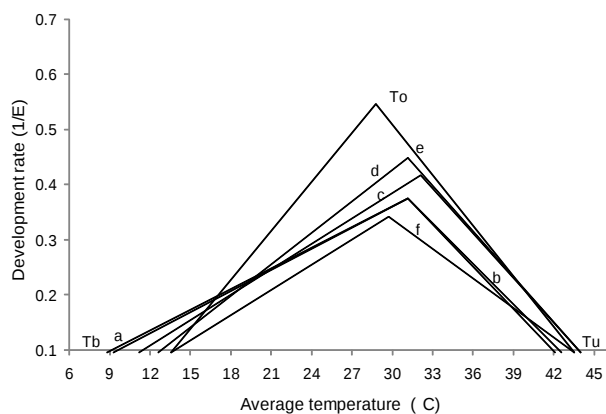
Planting-emergence stage length was estimated through three methods: a) average days elapsed between planting and plantlet emergence; b) accumulated daily heat units (UCA) from planting to emergence, estimated through the residual method $UC = T - T_b$, where T represents the average daily temperature and T_b the minimum threshold temperature estimated through the bilinear method; c) UCAs estimated with the same residual method but with T_b obtained by the curvilinear method.

Accuracy of the development stage length obtained through the above mentioned methods was assessed using the coefficient of variation (CV) value. The most accurate method being one that estimates the average length with the lower CV^(11,18).

The relationship between development rates and average temperature for each genotype is shown in Figures 1 and 2, where it can be appreciated that both sub-optimal

Figura 1. Relación entre temperatura media y tasa de desarrollo en la etapa siembra-emergencia

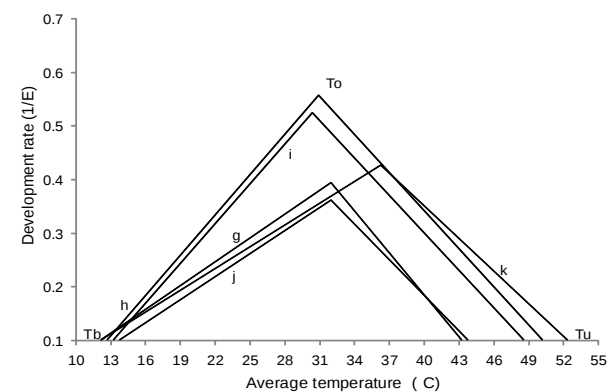
Figure 1. Relationship between average temperature and development rates in planting-emergence stage



a) *Lolium perenne*, b) *Festuca arundinacea*, c) *P. clandestinum*, d) *Melinis minutiflora*, e) *Cynodon dactylon* y f) *Pennisetum ciliare*
 T_b = Minimum threshold temperature; T_o = optimal temperature; T_u = maximum threshold temperature.

Figura 2. Relación entre temperatura media y tasa de desarrollo en la etapa siembra-emergencia

Figure 2. Relationship between average temperature and development rates in planting-emergence stage



g) *Hyparrhenia rufa*, h) *Eragrostis curvula*, i) *Chloris gayana*, j) *Brachiaria mutica* y k) *Andropogon gayanus*
 T_b = Minimum threshold temperature; T_o = optimal temperature; T_u = maximum threshold temperature.

emergencia, calculadas con el método residual $UC = T - T_b$, donde T es la temperatura media diaria y T_b es la temperatura umbral mínima generada con el método bilineal; c) unidades calor acumuladas (UCA), calculadas con el mismo método residual pero con la T_b generada con el método curvilíneo

La precisión en el cálculo de la duración del ciclo de desarrollo para los métodos anteriores, se evaluó mediante el valor del coeficiente de variación (CV). El método más preciso es el que estima la duración promedio del ciclo de desarrollo con el menor CV^(11,18).

En las Figuras 1 y 2, se aprecia la relación observada entre tasa de desarrollo de cada una de las especies y la temperatura media, para cada uno de los genotipos. Como puede observarse, los tratamientos de temperatura estudiados exploraron tanto el intervalo de temperaturas subóptimas, como el de temperaturas supra óptimas para la emergencia de los pastos evaluados.

Los resultados del cálculo de las temperaturas cardinales tanto con el método bilineal como con

and supra-optimal temperature intervals for plantlet emergence were explored through the temperature treatments used in the evaluated grass genotypes.

Results of estimates of cardinal temperatures through both methods are shown in Table 1. A good fit was obtained in both methods, as R^2 values surpass 0.93 and are very similar. In general, the determination coefficient is greater for the bilinear method in seven of the eleven evaluated species. In the same table a difference in cardinal temperatures, especially for T_u , between both methods can be observed. The curvilinear method reported similar values among species, while the bilinear method showed values that allow establishing differences between species. Like this, *L. perenne* and *F. arundinacea* show the lower T_b , while *B. mutica*, *C. dactylon* and *P. ciliare* show the higher, being in congruence with the environmental adaptation of these species, temperate for the first two and tropical for the remaining, as T_b shows a tends to change with the temperature of the environmental niche to which the species is adapted⁽¹⁴⁾. In this sense, T_b values obtained through the bilinear

Cuadro 1. Temperaturas cardinales de 11 especies de pastos estimadas con los métodos bilineal (MB) y curvilíneo (MC)

Table 1. Cardinal temperatures for 11 grasses estimated through the bilinear (MB) and curvilinear (MC) methods

Species	T _b		T _o		T _u		R ²	
	MB	MC	MB	MC	MB	MC	MB	MC
<i>Lolium perenne</i>	8.9	14.0	31.0	28.0	42.2	40.5	0.99	0.97
<i>Festuca arundinacea</i>	9.5	13.8	31.0	28.1	42.3	40.7	0.98	0.96
<i>Hyparrhenia rufa</i>	12.4	15.6	32.0	29.3	43.3	41.5	0.97	0.98
<i>Eragrostis curvula</i>	12.8	14.6	31.5	31.2	49.9	46.5	0.99	0.95
<i>Chloris gayana</i>	13.0	14.8	31.0	30.9	48.4	46.5	0.99	0.95
<i>Melinis minutiflora</i>	12.8	14.7	31.0	28.8	44.0	42.5	0.99	0.96
<i>P. clandestinum</i>	11.5	14.6	32.0	29.2	43.8	42.6	0.94	0.93
<i>Brachiaria mutica</i>	14.0	15.6	32.0	29.6	43.8	42.5	0.94	0.95
<i>Andropogon gayanus</i>	12.4	15.4	37.0	33.7	52.1	47.5	0.93	0.96
<i>Cynodon dactylon</i>	13.8	14.5	29.0	29.4	45.4	43.5	0.99	0.97
<i>Pennisetum ciliare</i>	13.4	15.3	30.0	29.0	43.3	41.6	0.96	0.98
Average	12.2	14.8	31.6	29.8	45.3	43.2	0.97	0.96
Standard deviation	1.65	0.61	2.01	1.64	3.31	2.46		
Coefficient of Variation.	13.52	4.11	6.36	5.52	7.31	5.69		

T_b: Minimum threshold (base) temperature, T_o: Optimal temperature, T_u: Maximum threshold (ceiling) temperature.

Cuadro 2. Valor promedio y variabilidad de duración de la germinación de 11 especies de pastos estimado con: numero de días, unidades calor acumuladas (UCA) con método cuadrático-exponencial o curvilíneo (MC) y método bilineal (MB)

Table 2. Average value and germination length in 11 grasses estimated through: number of days, accumulated heat units (UCA) by means of either the quadratic-exponential (curvilinear) (MC) or the bilinear (MB) methods

Species	Days	SD	CV (%)	UCA (MC)	SD.	CV(%)	UCA(MB)	SD	CV (%)
<i>Lolium perenne</i>	5.04	2.49	49.49	62.5	14.4	36.55	79.60	7.40	11.29
<i>F arundinacea</i>	5.37	3.23	60.23	63.10	15.57	39.89	77.60	7.26	11.60
<i>Hyparrhenia rufa</i>	4.88	2.74	56.31	49.50	11.84	36.15	61.8	5.56	10.54
<i>Eragrostis curvula</i>	4.78	3.67	76.74	36.85	10.36	38.52	40.41	4.86	13.73
<i>Chloris gayana</i>	4.92	3.79	76.91	36.37	11.08	42.28	39.85	5.93	17.05
<i>Melinis minutiflora</i>	5.21	4.23	81.15	45.58	13.33	46.88	50.43	6.73	17.47
<i>P. clandestinum</i>	6.04	4.12	68.32	54.97	8.55	20.78	64.56	5.28	9.40
<i>Brachiaria mutica</i>	5.08	2.69	52.93	52.02	9.84	25.47	56.93	6.14	13.08
<i>A. gayanus</i>	5.21	2.59	49.69	57.60	11.03	25.17	66.07	4.52	07.72
<i>Cynodon dactylon</i>	5.14	5.10	99.26	46.14	11.46	43.88	47.93	9.02	30.25
<i>Pennisetum ciliare</i>	4.95	3.36	68.00	54.12	10.27	24.52	61.32	5.53	10.35

SD=Standard deviation , CV=Coefficient of Variation.

el método curvilíneo se muestran en el Cuadro 1. Se observa que con ambos métodos se obtuvieron modelos con un buen ajuste, ya que en todos los casos los valores de r^2 son superiores a 0.93 y muy similares entre ambos métodos. En términos generales se aprecia que el valor del coeficiente de determinación es mayor con el método bilineal para siete de las once especies evaluadas. En dicho cuadro también se puede notar que existe diferencia entre ambos métodos con relación al valor de las temperaturas cardinales, sobre todo en referencia a la temperatura umbral mínima, en donde el método curvilíneo reportó valores similares entre las especies, mientras que el método bilineal demostró valores que permiten establecer diferencias entre especies. De esta manera *L. perenne* y *F. arundinacea* se distinguen como las especies con menor T_b , mientras que *B. mutica*, *C. dactylon* y *P. ciliare* se destacan como las especies de mayor T_b . Lo anterior se encuentra en correspondencia con la adaptación ambiental de dichas especies; esto es, condición templada para el primer grupo, y condición tropical para el segundo, dado que la T_b tiende a variar con la temperatura del nicho al que la especie se adapta⁽¹⁴⁾. En este sentido, tales valores de T_b

method are more realistic than those obtained through the curvilinear method, which suggest minimal differences between species of both groups, an unlikely rationalization.

When validating T_u estimated through both methods, a greater accuracy can be seen in the bilinear method (Table 2), when planting-plantlet emergence length is estimated. Both the linear and the curvilinear method were better than the days elapsed method for estimating that phonological stage length. CV values for heat units accumulated in SE were consistently lower for the bilinear method, thus showing a better fitting base temperature⁽¹¹⁾.

On the other hand, in relation to ceiling temperature, the curvilinear method provided values closer to reality than the bilinear method, because it benefitted from a C factor (of the exponential component) estimated with data of the present study (Table 3). In this sense, empirically and as already mentioned, T_u has a ± 1.5 °C approximation, a condition that makes its values fit better to thermal treatments with zero development.

obtenidos con el método bilineal, resultan más razonables que los obtenidos con el método curvilíneo, ya que estos propician más bien diferencias mínimas de Tb entre especies de ambos grupos, lo cual no puede tener una explicación razonable.

Al validar los valores de temperaturas umbrales mínimas calculadas con ambos métodos; en el Cuadro 2 se puede apreciar que la mayor precisión en la estimación de la duración del período siembra-emergencia se obtiene con el método bilineal por encima del método curvilíneo. Tanto el método bilineal como el curvilíneo se mostraron superiores al método de días transcurridos, para estimar la duración de dicho período fenológico. Los valores de CV de las unidades calor acumuladas en SE, fueron consistentemente inferiores para el método bilineal, lo cual demuestra la utilización de una temperatura umbral mínima de mejor ajuste⁽¹¹⁾.

En contraparte, con relación a la temperatura umbral máxima, el método curvilíneo presentó estimaciones más cercanas a la realidad que las del método bilineal, ya que en el método curvilíneo se contó con un factor C (del componente exponencial), que fue estimado con los datos de este estudio (Cuadro 3). En este sentido, de manera empírica y como se mencionó en materiales y métodos, la Tu tiene una aproximación de ± 1.5 °C, situación que hace que los valores de Tu se ajusten más a los tratamientos térmicos observados con cero desarrollo.

Esta ventaja comparativa del método curvilíneo se pone en evidencia en la Figura 1, donde se aprecia que en algunas especies como *E. curvula* y *A. gayanus*, el método bilineal sobreestima el valor de Tu y queda por arriba y distanciado de 3 a 4 °C del valor de temperatura máxima observado con cero desarrollo.

Con relación a la temperatura óptima, al comparar los valores de To obtenidos con ambos métodos (Cuadro 1) con los valores de temperatura que produjeron las máximas tasas de desarrollo (Figura 1) es posible apreciar un aparente mejor ajuste con el método bilineal, sobre todo en los casos en que los valores de To de ambos métodos se distanciaron más entre sí. Tal es el caso de *L. perenne*, *F. arundinacea*, *H. rufa* y *A. gayanus*.

Cuadro 3. Factor C obtenido para el desarrollo del método curvilíneo y estimación de las temperaturas cardinales

Table 3. C factor obtained for developing the curvilinear method and estimating cardinal temperatures

Species	C factor
<i>Lolium perenne</i>	1.009
<i>Festuca arundinacea</i>	1.009
<i>Hyparrhenia rufa</i>	1.009
<i>Eragrostis curvula</i>	1.005
<i>Chloris gayana</i>	1.002
<i>Melinis minutiflora</i>	1.002
<i>P. clandestinum</i>	1.006
<i>Brachiaria mutica</i>	1.006
<i>Andropogon gayanus</i>	1.018
<i>Cynodon dactylon</i>	1.004
<i>Pennisetum ciliare</i>	1.007

This comparative advantage of the curvilinear method becomes evident in Figure 1, where it can be seen that the linear method overestimates Tu in some species, like *E. curvula* and *A. gayanus*, remaining above and at 3 to 4 °C from the maximum temperature value observed with zero growth.

In relation to optimal temperature, when comparing To values obtained through both methods (Table 1) with temperature values that brought about the greater development rates, it is possible to observe an apparently better fit in the bilinear method, particularly in those cases where To values between both methods were more distant, as is the case in *L. perenne*, *F. arundinacea*, *H. rufa* and *A. gayanus*.

In accordance with previously mentioned results, values obtained through the bilinear method were chosen for To and Tb. This concurs with what is reported by Trudgill et al⁽¹⁵⁾, who argue that there exists a linear trend between To and Tb in plant growth rate. For Tu values, those obtained through the curvilinear method were chosen. Like this it is possible to conclude that development in the planting –plantlet emergence stage for the eleven species analyzed in the present study takes place between

De acuerdo con los resultados anteriores, se tomaron como valores de Tb y To los obtenidos con el método bilineal, esto concuerda con lo mencionado por Trudgill *et al*.⁽¹⁴⁾ el cual sostiene que entre la Tb y To existe una tendencia lineal en la tasa de desarrollo de plantas. Y como valores de Tu los obtenidos con el método curvilíneo. De esta manera es posible concluir que el desarrollo en la etapa siembra-emergencia para las 11 especies estudiadas se produce en un intervalo de 9 a 47.5 °C, resultados que coinciden de manera aproximada con un estudio en semillas de mijo perla (*Pennisetum typhoides* S. y H.) en el cual se menciona que la germinación se generó sobre un gradiente termal de 15 a 47 °C⁽¹⁹⁾.

Gran parte de las semillas presentan problemas cuando se exponen a más de 42 °C, pues ello favorece la desnaturalización de proteínas y afecta las membranas celulares⁽²⁰⁾. En el presente estudio *F. arundinacea* y *L. perenne* germinaron y emergieron hasta los 39 °C, *P. ciliare* a los 40 °C, *H. rufa*, *B. mutica*, *M. minutiflora* y *P. clandestinum* a los 41 °C, *C. dactylon* a los 42 °C, *C. gayana* y *E. curvula* a los 45 °C, y *A. gayanus* a los 46 °C. Lo anterior evidencia la diversidad de respuesta entre especies, por lo que no es posible generalizar en cuanto a la respuesta de las plantas a la temperatura.

Por otra parte se observa que en la etapa siembra-emergencia las Tb varían entre 9 y 14 °C, temperaturas que coinciden con los hallazgos para la aparición de rizomas de *Arundo donax*, la cual se produjo a una temperatura de 12.7 ± 1.7 °C⁽²¹⁾. También coinciden con la Tb de 12.5 °C reportada para *P. ciliare*, 8.9 °C para *B. curtipendula*, 11.2 y 10.8 °C para *E. curvula*⁽²²⁾ y 4.9 a 9.2 °C para *L. perenne*⁽¹⁴⁾ y difieren de la Tb de 5.2 °C reportado para *F. arundinacea*⁽²³⁾.

La variación en las estimaciones de requerimientos térmicos dentro de la misma especie puede deberse a la aplicación de diferentes métodos de análisis de los datos, esto puede dar lugar a estimaciones diferentes de Tb⁽²⁴⁾.

Las temperaturas óptimas variaron entre 29 y 37 °C, resultados muy semejantes con lo consignado para *A. gayanus* con 35 °C⁽²⁵⁾, para *P. ciliare* con

9 and 45 °C, result that is approximately in coincidence with what is reported for pearl millet (*Pennisetum typhoides* S.& H.) where it is reported that germination took place in a 15 to 47 °C thermal gradient⁽¹⁹⁾.

Most seeds show problems with temperatures over 42 °C, as protein denaturalization is favored and cell membranes are affected⁽²⁰⁾. In the present study *L. perenne* and *F. arundinacea* germinated and emerged up to 39 °C, *P. ciliare* up to 40 °C, *M. minutiflora* and *P. clandestinum* up to 41 °C, *C. dactylon* up to 42 °C, *C. gayana* and *E. curvula* up to 45 °C and *A. gayanus* up to 46 °C. These data show the diversity present between species, making it impossible to make generalizations regarding plant response to temperature.

On the other hand it can be observed that in the planting-emergence stage Tb varies between 9 and 14 °C, temperatures that are in coincidence with 12.7 ± 1.7 °C reported for rhizome emergence in *Arundo donax* (giant reed)⁽²¹⁾, 12.5 °C for *P. ciliare*, 8.9 °C for *B. curtipendula*; 11.2, 10.8 °C for *E. curvula*⁽²¹⁾ and between 4.9 and 9.2 °C for *L. perenne*⁽¹⁵⁾; and differ with the 5.2 °C reported for *F. arundinacea*⁽²³⁾.

Variation in thermal requirement estimates for the same species could be due to different methods being applied to data analysis, which result in different Tb values⁽²⁴⁾.

Optimal temperatures varied between 29 and 37 °C, similar to one reported for *A. gayanus*⁽²⁵⁾, 35 °C, for *P. ciliare*⁽²⁶⁾, close to 30 °C and for *L. perenne*, 27 °C on average⁽²⁾.

When estimating UCA for the planting-emergence stage for each species by means of the residual method using Tb obtained through MB, stage length in terms of UCA was 80 for *L. perenne*, 62 for *H. rufa*, 78 for *F. arundinacea*, 57 for *A. mutica*, 66 for *A. gayanus*, 40 for *E. curvula*, 48 for *C. dactylon*, 40 for *Ch. Gayana*, 50 for *M. minutiflora*, 61 for *P. ciliare* and 65 for *P. clandestinum* (Table 2).

When estimating SE stage length with the obtained bilinear model, it can be observed that the model

temperatura óptima de germinación situada cerca de los 30 °C⁽²⁶⁾ y para *L. perenne* con temperatura óptima promedio de 27 °C⁽²⁾.

Al calcular las UCA siembra-emergencia para cada una de las especies con el método residual y utilizando la Tb obtenida con el MB, se obtuvo que la duración de esta etapa en términos de UCA fue la siguiente: *L. perenne* 80, *H. rufa* 62, *F. arundinacea* 78, *B. mutica* 57, *A. gayanus* 66, *E. curvula* 40, *C. dactylon* 48, *Ch. gayana* 40, *M. minutiflora* 50, *P. ciliare* 61 y *P. clandestinum* 65 (Cuadro 2).

Al estimar la duración de la etapa SE con el modelo bilineal obtenido, se observó que el modelo estima con una desviación de 0 a 0.5 días, lo cual es bastante aceptable y significativo para el caso en el que la estimación precisa de la duración de esta etapa fenológica sea requerida.

Los resultados también sugieren que cuantificar la duración de la etapa E en términos de UCA en lugar de días transcurridos, proporciona mayor precisión. Al aplicar este principio a todo el ciclo de desarrollo de las especies de pastos, se podrá definir con mayor precisión el dominio de recomendación de pastos forrajeros, y ajustar fechas diferenciales de siembra para mejorar el establecimiento y la productividad en praderas.

Se observó una variación inter específica con respecto a los valores de temperatura umbral mínima. Las Tb más bajas se obtuvieron para especies de origen templado, mientras que las Tb más altas para especies de adaptación al trópico.

El método bilineal resultó mejor para estimar el valor de la temperatura umbral mínima y la temperatura óptima, mientras que el método cuadrático-exponencial fue mejor para estimar el valor de la temperatura umbral máxima.

La determinación de la duración de la etapa siembra-emergencia mediante la cuantificación de las unidades calor acumuladas con la temperatura umbral mínima obtenida con el método bilineal, probó ser superior al de UCA calculadas con el método curvilíneo y al número de días promedio.

estimates a 0 to 0.5 d deviation, quite acceptable and significant if an accurate estimate for this phonological feature is required.

Results suggest too, that quantification of the E stage in UCA instead of days elapsed provides greater accuracy. When applying this principle to the development cycle in grasses, it should be possible to define more accurately the recommendation domain for forage grasses and to adjust diverse planting dates for improving both pasture establishment and productivity.

An inter-species variation for base temperature values was found. The lower Tb was found in temperate species, while the higher were found in species adapted to the tropics.

The bilinear method was found better for estimating both base and optimal temperature, while the exponential-quadratic was best for ceiling temperature.

Determination of planting-emergence stage length through quantification of accumulated heat units with base temperature obtained through the bilinear method was better than with UCA estimated through either the curvilinear method or through average days elapsed.

A variation in requirements in heat units for different species was observed, being higher for *Lolium perenne* and *Festuca arundinacea*, 80 and 78 UCA, respectively, and lower for *Chloris gayana* and *Eragrostis curvula*, both with 40 UCA.

The species showing greater differences between base and ceiling temperatures are *Andropogon gayanus*, *Eragrostis curvula* and *Chloris gayana*.

End of english version

Se observó una variación en los requerimientos de unidades calor de las especies; los valores más altos son para *Lolium perenne* y *Festuca arundinacea* con 80 y 78 UCA, respectivamente; y los más bajos para *Chloris gayana* y *Eragrostis curvula* ambas con 40 UCA.

Las especies con un diferencial más amplio entre temperatura umbral mínima y temperatura umbral máxima son *Andropogon gayanus*, *Eragrostis curvula* y *Chloris gayana*.

LITERATURA CITADA

- Moot DJ, Black AD, Scott WR, Richardson J. Leaf development and dry matter production of subterranean clover cultivars in relation to autumn sward management. In: Moot DJ editor. Legumes for dryland pastures. Proc N Z Grassland Res Practice [series 11]. 2003;193-200.
- Black AD, Moot DJ, Lucas RJ. Development and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings, compared with perennial ryegrass. Grass Forage Sci 2006;61(4):442-453.
- Søren UL, Bo MB. Differences in thermal time requirement for germination of three Turfgrass species. Crop Sci 2005;45(5):2030-2037.
- Robertson GW. Weather-based mathematical models for estimating development and ripening of crops. WMO 1983;180(620):99.
- Ruiz CJA, Sánchez GJJ, Goodman MM. Base temperature and heat unit requirement of 49 Mexican maize races. Maydica 1998;43:277-282.
- Ruiz CJA, Ortiz SCA, Aceves NL, Becerril RE. Caracterización fenológica del guayabo *Psidium guajava* L. Agrociencia 1992;3(2):95-114.
- Bewley JD, Black M. Seeds: Physiology of development and germination. First ed. New York: Plenum Press; 1985.
- Bewley JD, Black M. Seeds: Physiology of development and germination. Second ed. New York: Plenum Press; 1994.
- Summerfield RJ, Roberts EH, Lawn RJ. Photothermal modulation of flowering in grain legumes crops. Proc Inter Congress Plant Physiol Biochem. New Delhi, India; 1989.
- Yeh DM, Atherton JG. Cardinal temperatures and thermal requirements for germination of cineraria seed. J Hort Sci Biotechnol 2000;75(4):476-480.
- Arnold CY. The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. Proc Am Soc Hort Sci 1959;74:430-445.
- Mayer AM, Poljakoff-Mayber A. The germination of seeds. In: Wareing PF, Galston AY editors. Second ed. 1975;5:21-45.
- Trudgill DL, Squire GR, Thompson K. A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. New Phytol 2000;145(1):107-114.
- Trudgill DL, Honek A, Van Straalen NM. Thermal time concepts and utility. Ann Appl Biol 2005;146(1):1-14.
- Monteith JL. Climate. In Ecophysiology of tropical crops. Alvim T, Kozłowski TT editors. New York: Academic Press; 1977;1-25.
- Summerfield RJ, Lawn RJ, Roberts EH, Ellis RH. Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. I. the development of simple models for fluctuating field environments. Exp Agric 1991;27:11-31.
- Summerfield RJ, Lawn RJ, Qi A, Ellis RH, Roberts EH, Chay PM, Brouwer JB, Rose JL, Shanmugasundaram S, Yeates SJ, Sandover S. Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. II. Soyabean (*Glycine max*). Exp Agric 1993;29:253-289.
- Bonhomme R, Derieux M, Edmeades GO. Flowering of diverse maize cultivars in relation to temperature and photoperiod in multilocation field trials. Crop Sci 1994;34:156-164.
- Garcia-huidobro J, Monteith JI and Squire GR. Time, Temperature and Germination of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) J Exp Bot 1982;30(2):288-296.
- Salisbury FB, Ross CW. Plant physiology. 4th ed., Belmont, California, USA: Wadsworth; 1992.
- Graziani A, Steinmaus SJ. Hydrothermal and thermal time models for the invasive grass, *Arundo donax*. Aquatic Bot 2009;90(1):78-84.
- Jordan GL, haferkamp MR. Temperature responses and calculated heat units for germination of several range grasses and shrubs. J Range Manage 1989;42(1):41-45.
- Ju H-J, Hill NS, Abbott T, Ingram KT. Temperature Influences on endophyte growth in Tall Fescue. Crop Sci 2006;46(1):404-412.
- Larsen, SU. A study of factors affecting germination, establishment, and competition of the turfgrass species red fescue (*Festuca rubra* L. ssp. *litoralis* Vasey), perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), and Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L) [PhD thesis]. The Royal Vet Agric Univ/Danish Centre for Forest, Landscape and Planning. Copenhagen, Denmark. 2003.
- Cordero JM, Oliveros M. Evaluación de temperatura y tiempo para conducir pruebas de germinación en semillas de *Andropogon gayanus*. Agronom Trop 1983;33(1-6):357-366.
- Chaieb M, Influence des réserves hydriques du sol sur les comportements comparés de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. [Thèse doct]. Montpellier, France: Univ. SC. Et Techn. Du Languedoc; 1989.