

# **EVALUACIÓN DE DIFERENTES DOSIS DE CAL AGRÍCOLA SOBRE INDICADORES ECOLÓGICOS, EMERGENCIA Y CRECIMIENTO DE MALEZAS**

AUTORA: FLORENCIANO LEIVA, NATHALIA PETRONILA<sup>1</sup>

TUTOR: DR. RABERY CÁCERES, SIXTO HUGO<sup>2</sup>

Universidad Nacional del Este  
Facultad de Ingeniería Agronómica  
Minga Guazú, Paraguay

[nflorencianoleiva@gmail.com](mailto:nflorencianoleiva@gmail.com)<sup>1</sup>, [shrabery@gmail.com](mailto:shrabery@gmail.com)<sup>2</sup>

## **RESUMEN**

Las malezas son plantas nativas que pasan a ser invasoras luego de la perturbación de un terreno donde una especie introducida se vuelve colonizadora. Existen pocas investigaciones sobre el comportamiento de malezas tras la aplicación de cal agrícola y sus repercusiones en el pH del suelo. Se realizó un trabajo con el objetivo de analizar el efecto de diferentes dosis de cal agrícola en la emergencia, indicadores ecológicos (densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia), y peso de la masa seca de malezas. El trabajo fue realizado en la Facultad de Ingeniería Agronómica de la Universidad Nacional del Este, ubicado en el Km 17,5 del Distrito de Minga Guazú, Dpto. de Alto Paraná, durante los meses de enero a julio del 2014. El diseño experimental utilizado fue el completamente al azar con seis tratamientos y cuatro repeticiones, totalizando 24 unidades experimentales, las unidades experimentales se distribuyeron en recipientes con las siguientes características: capacidad de 20 L, 30 cm de diámetro superior, 27 cm de diámetro inferior y 38 cm de alto y, quedaron expuestos bajo condiciones normales del campo. Los tratamientos fueron diferentes dosis de cal agrícola: T1=testigo, T2=1tn/ha, T3=2tn/ha, T4=3tn/ha, T5=4tn/ha, T6=5tn/ha. Las variables evaluadas fueron: emergencia de plántulas de malezas (N°), densidad relativa de malezas (plantas/m<sup>2</sup>), frecuencia de malezas y dominancia relativa (%) y peso de la masa seca (pms) por especie (gr). El análisis estadístico utilizado fue el ANAVA y análisis de regresión lineal. No se observaron diferencias estadísticas en ninguna de las variables evaluadas. No se observó influencia causada por las diferentes dosis de cal agrícola en la emergencia de plántulas de malezas, en los registros a corto plazo. El pH del suelo, sin ser específico para cada especie, al aumentar desde valores ácidos a cercanos a neutro, disminuye la densidad de plantas. La frecuencia y dominancia relativa de malezas no fue afectada por los diferentes pH de suelo, sino por los cambios del ambiente y la adaptación de las diferentes especies a estas condiciones. Las especies con mayor frecuencia y dominancia relativa fueron Ka'aruru, Cebadilla y Vira-vira.

**Palabras Clave:** Malezas, cal, emergencia, indicadores, masa.

## INTRODUCCIÓN

El término maleza tiene un concepto variable, generalmente son consideradas plantas que crecen donde no son deseadas. Estas plantas interfieren en la cosecha del cultivo e incrementan los costos de tales operaciones. Comparando con otras plagas agrícolas, producen el mayor impacto sobre el rendimiento del cultivo y si no se controlan pueden ocasionar pérdidas de rendimiento de más de 80% (De Oliveira *et. al.*, 2011).

El suelo constituye un banco de semillas de malezas, donde estas se acumulan con el paso del tiempo en un estado de latencia o quiescencia permaneciendo viables, hasta que las condiciones intrínsecas de los propágulos y extrínsecas del ambiente sean óptimas y se pueda producir la germinación de las semillas.

El pH es una de las características químicas más importantes del suelo. Este se refiere a la acidez o alcalinidad de un suelo, cuanto más ácido se presente, hay menor disponibilidad de macronutrientes y mayor toxicidad por aluminio para los cultivos. Por ese motivo en suelos ácidos se realiza frecuentemente encalado, para elevar el pH del suelo a valores más cercanos a la neutralidad, aumentando así la disponibilidad de los macronutrientes, mejorando la estructura del suelo y las condiciones de vida de los microorganismos.

Se han realizado pocas investigaciones sobre el comportamiento de las malezas tras la aplicación de diferentes dosis de cal agrícola en el suelo y sus repercusiones en el pH. Por ese motivo se realizó el presente trabajo, donde se han simulado situaciones que se presentan al agricultor luego de realizar un encalado en su parcela.

En ese contexto, considerando la importancia de las malezas en la producción agrícola y la falta de información sobre malezas a distintos niveles de fertilidad del suelo, se ha realizado este trabajo con el objetivo de analizar efecto de diferentes dosis de cal agrícola en indicadores ecológicos de malezas (densidad relativa, dominancia relativa y frecuencia), y otros atributos en la comunidad de malezas como emergencia y peso de la masa seca.

## OBJETIVOS

### **General:**

- Evaluar el efecto de diferentes dosis de cal agrícola en indicadores ecológicos, emergencia de plántulas y peso de la masa seca en malezas.

### **Específicos:**

- Identificar la influencia de diferentes dosis de cal agrícola en la emergencia de plántulas de malezas.
- Identificar el pH de suelo con menor y mayor densidad relativa de malezas.

Evaluar la frecuencia y dominancia relativa de especies de malezas en condiciones de diferentes pH de suelo.

- Evaluar la masa seca producida por especies de malezas en relación a diferentes pH del suelo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se llevó a cabo en el Campo Experimental de la Facultad de Ingeniería Agronómica de la Universidad Nacional del Este, ubicada sobre la Ruta Internacional N° 7 Dr. José Gaspar Rodríguez de Francia, en la ciudad de Minga Guazú, departamento del Alto Paraná, Paraguay. La zona tiene una precipitación media de 1.700-1.800 mm anuales. El suelo clasifica como *Rhodic Kandiudox* del Orden Oxisol (López *et. al*, 1995), de origen basáltico, textura franco arcillosa, con buen drenaje y profundidad.

El diseño experimental utilizado fue el Completamente al azar, con seis tratamientos y cuatro repeticiones, totalizando veinticuatro unidades experimentales. Se ha utilizado calcáreo dolomítico, con 32% de Ca y 28% de Mg, con 96% de PRNT (Poder Relativo de Neutralización Total), originario de la ciudad de Ponta Grossa, Brasil. En la Tabla 1, se muestran los tratamientos que se utilizaron en el ensayo.

Tratamientos	Dosis de calcáreo (Tn/ha)
T1	0 Testigo
T2	1
T3	2
T4	3
T5	4
T6	5

**Tabla 1:** Tratamientos. Diferentes dosis de calcáreo aplicadas en un suelo Oxisol del Alto Paraná. Minga Guazú, 2014

La preparación del terreno se realizó de forma manual, extrayendo suelo de los primeros 20 cm superficiales del perfil. Posteriormente se removió el total del suelo a utilizar (aproximadamente 576 kg) y se mezcló hasta homogenizar, luego se ha secado al sol sobre un piso encarpado para permitir la mezcla con el material calcáreo, según la cantidad indicada para los tratamientos a ser utilizados. Luego se pesaron las dosis de calcáreo y la cantidad de suelo para cada una de las macetas, mezclándose adecuadamente cada dosis de calcáreo con el suelo excepto en el testigo sin cal y, se distribuyeron en las macetas, que consistieron en recipientes con las siguientes características: capacidad de 20 L, 30 cm de diámetro superior, 27 cm de diámetro inferior y 38 cm de alto y quedaron expuestos bajo condiciones normales del campo.

Se realizó el primer análisis químico de cinco muestras del suelo previamente mezclado, retiradas antes del encalado. Los demás análisis se realizaron cada 60 días, al término de cada corte de las malezas. Se realizó un análisis químico del suelo por tratamiento, utilizando una muestra de cada repetición, el muestreo fue retirado de una profundidad de 0-20 cm. Los análisis químicos del suelo se realizaron en el laboratorio de suelo de la Facultad de Ingeniería Agronómica de la Universidad Nacional del Este.

Se realizó riego cada dos días o más, según la necesidad y se realizaron tres cortes manuales de malezas, uno cada 60 días, estos consistieron en la extracción de la parte aérea de la plantas para el posterior secado en estufa a 50 °C por veinticuatro horas para la obtención del peso de la masa seca. El pesaje se realizó con balanza semianalítica.

### **Variables a ser evaluadas:**

**Emergencia de plántulas de malezas (N°).** Se utilizó el MEP (Método de emergencia de plántulas) según la técnica de Forcella citado por FAO (2004), modificada en este trabajo. Se registraron la cantidad de plántulas emergidas por maceta cada 15 días, totalizando 12 registros (registros N° 1,..., registros N° 12) de emergencia de plántulas.

**Densidad relativa de malezas (plantas/m<sup>2</sup>).** Cada 60 días después de iniciar el experimento se realizaron cortes de la parte aérea de las malezas y, se cuantificaron la cantidad de plantas por unidad experimental.

**Frecuencia de malezas y dominancia relativa (%).** El cálculo de frecuencia se realizó cada 60 días, luego de realizar los cortes de malezas presentes en cada maceta. En cada una de estas se identificaron las malezas, utilizando los manuales de Lorenzi (2014) y Brítez (1983) y se agruparon por especie. Luego se realizó un conteo de dichas agrupaciones y se calculó el porcentaje de cada especie en relación al total de especies identificadas, utilizando la escala de Leguizamón & Canullo (2008) (Tabla 2).

Nivel de frecuencia	Descripción
0	Ausente
1	Frecuencia baja, bastante menor al 33%
2	Frecuencia media, entre 33 y 66%
3	Frecuencia alta, superior al 66%

**Tabla 2.** Escala de Frecuencia de malezas Leguizamón & Canullo (2008). Minga Guazú, 2014

Para el cálculo de dominancia relativa fueron tomados los datos de los individuos presentes en cada maceta con relación al total de individuos por tratamiento. Se utilizó la siguiente fórmula (adaptado según la técnica de Aguilar, citado por Tucuch-Cauich et al., (2013):  $D = \frac{\sum x_i}{\sum x} \times 100$ . Donde,  $\sum x_i$  es el número total de ejemplares de la especie  $i$  muestreados por maceta; y  $\sum x$  es el número total de ejemplares por tratamiento.

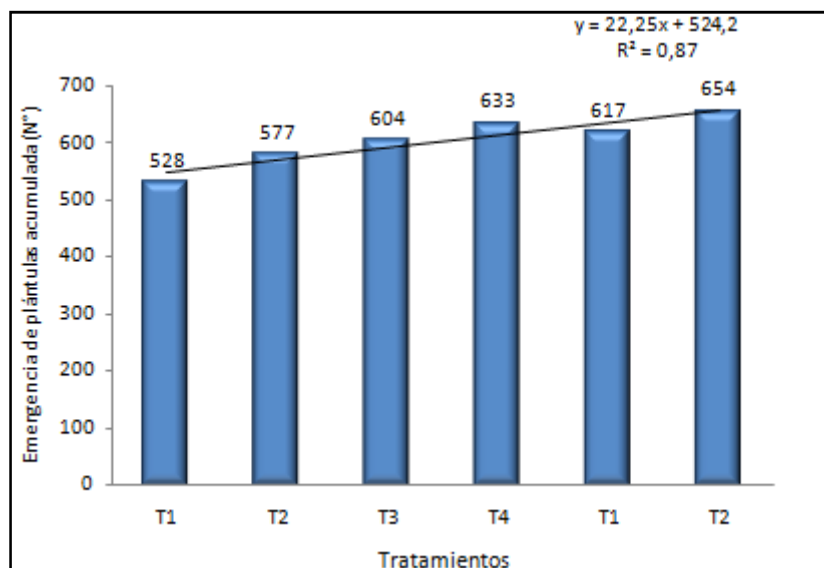
**Peso de la masa seca por especie (gr).** Se obtuvo realizando el pesaje total de la parte aérea de malezas por especie en cada maceta.

**Análisis estadístico:** El análisis estadístico utilizado fue el ANAVA. Se realizaron transformaciones de datos para normalización en los casos en que hubo necesidad, utilizando  $X' = \log.X$ . Se comprobó el cumplimiento de los supuestos del análisis de varianza; utilizando las pruebas de Shapiro-Wilk (normalidad del error) y Bartlett (homogeneidad de las varianzas). En caso de incumplimiento de alguno de los supuestos, se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para análisis no paramétrico de datos.

## RESULTADOS Y DISCUSIONES

### Emergencia de plántulas de malezas

Los resultados obtenidos no arrojaron diferencias estadísticas significativas en los registros de emergencia. Los valores de  $R^2$  obtenidos en los análisis de regresión por cada registro de emergencia resultaron bajos. Sin embargo, al realizar el análisis de regresión lineal (Figura 1) con la emergencia total acumulada por tratamiento se observó una relación entre las dosis de calcáreo y la emergencia acumulada de plántulas de malezas ( $R^2=0,867$ ).



**Figura 1.** Regresión lineal del N° de emergencia total acumulada de malezas por tratamiento. Minga Guazú – 2015

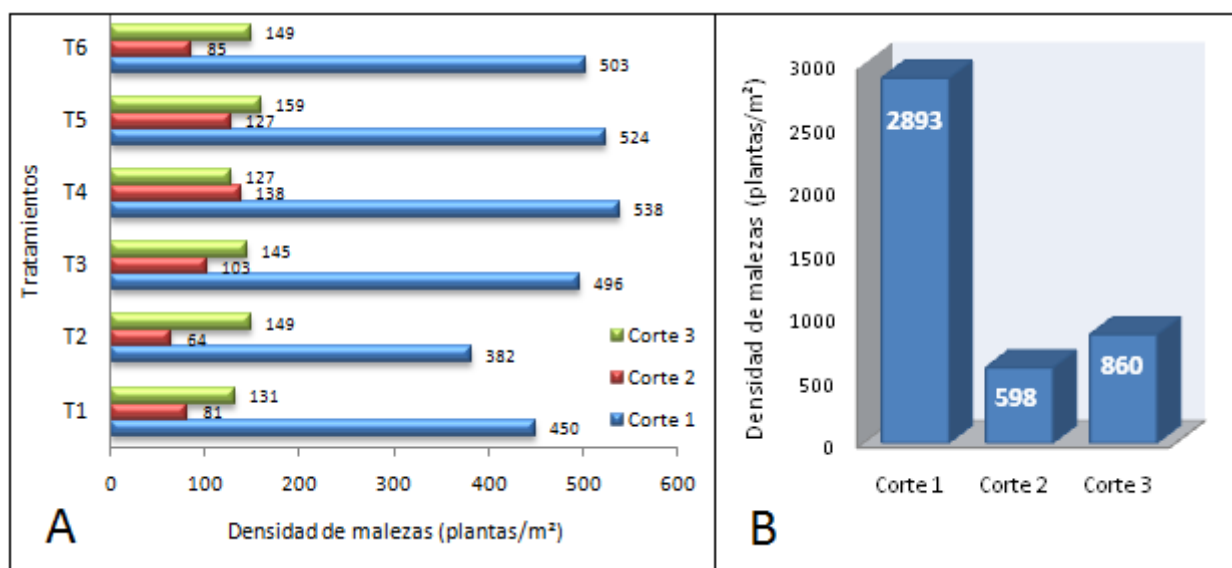
La emergencia de plántulas de malezas es influenciada por varios factores y la cantidad de eventos fue impredecible ya que se ha tratado de un complejo mixto de especies. Asimismo, se estima que los factores causantes de la gran variabilidad en los resultados han sido la cantidad de semillas latentes, la competencia por recursos y, las preferencias de condiciones ambientales de las semillas quiescentes para la germinación. Las plantas previamente establecidas, generaron competencia inter e intraespecífica, provocando disminución los sucesos a lo largo del tiempo hasta llegar a los días de cortes.

Las diferencias observadas luego del análisis de regresión del total de emergencia de plántulas de malezas acumuladas a largo plazo se deben a la posibilidad de observar las preferencias de las malezas a germinar en pH más neutros en mayor plazo de tiempo, coincidiendo con Tanveer et al., (2013) en algunas especies de malezas existe mayor germinación en condiciones de pH del suelo más cercanos a la neutralidad.

### Densidad relativa de malezas

No se observaron diferencias estadística significativas en ninguno de los cortes realizados en el experimento. La mayor densidad se pudo observar en el corte 1, con 538 plantas/m<sup>2</sup> en el T4, mientras que en el corte 2 se ha presentado la menor cantidad de malezas con 64 plantas/m<sup>2</sup> en el T2 (Figura 2/A). Hubo una mayor densidad de malezas en los tratamientos en el primer corte y, se constató un incremento de la densidad en el tercer corte en relación al segundo, aunque no se igualaron con los valores obtenidos en el

Corte 1 (Figura 2/B).



**Figura 2.** Densidad de malezas en plantas/m². A la izquierda (A) se puede observar la densidad de malezas por tratamiento, a la derecha (B) se observa la densidad de malezas por corte. Minga Guazú – 2015

La mayor densidad relativa de malezas en el corte 1 fue favorecida por la gran cantidad de semillas próximas a la superficie del suelo al principio del experimento, provocando mayor emergencia, afectando la densidad relativa. Se pudo comprobar la importancia de la realización de movimientos en el suelo en el establecimiento de malezas en un terreno, ya que con el paso del tiempo sin realizar remoción del suelo disminuyó el total de semillas superficiales y, las semillas encontradas en la parte profunda del perfil fueron impedidas de emerger, afectando la densidad en los demás cortes. Las malezas que emergen en un campo reflejan la densidad y diversidad del banco de semillas (Carvalho *et al.* 2005 y FAO 1996)

El aumento de la densidad en el corte 3 comparando con el corte ver cortes como colocar 2 se debe a los cambios de temperatura que favorecieron el establecimiento de otras especies en gran cantidad. Coincidiendo con Leguizamón (2005) las condiciones climáticas locales diferencian la flora de malezas. Rodríguez (2004) las semillas quiescentes germinan al romper alguna restricción impuesta por un factor ambiental.

### Frecuencia de malezas y dominancia relativa

Los resultados obtenidos indicaron que no existe diferencia estadística significativa entre los tratamientos en ninguno de los cortes realizados. En el corte 1 la especie Ka'aruru (*Amaranthus sp.*) fue más dominante (en el T1 con 17,9%) y, se ha clasificado en el nivel 3 como maleza de frecuencia alta (75% en el T6 (teniendo en cuenta la escala de Canullo & Leguizamón, 2008); esta especie fue seguida por Santa Lucía (*Commelina erecta* L.), y Cebadilla (*Digitaria sp.*), malezas de frecuencia baja. En el corte 2 se han observado rebrotes de las especies Cebadilla y Ka'aruru, estas fueron las especies más dominantes en el T2 y T4 respectivamente (con 19,4 y 17,9%) también presentaron frecuencia alta (81 y 63%). Por su parte en el corte 3 se pudo observar la aparición de Mbu'y (*Coniza sp.*) que fue la más dominante y frecuente en mencionado corte con 14,9 y 56% con frecuencia media (Figuras 3 y 4). Se presentaron otras especies: Cerraja

(*Sonchus oleraceus* L.), Verdolaga (*Portulaca oleracea* L.), Lecherita (*Euphorbia heterophylla* L.), Ysypo'i (*Ipomoea* sp.) y Vira-vira (*Gamochaeta pensylvanica* L.), entre otras.

Estas variables fueron influenciadas por la emergencia de plántulas, densidad relativa, condiciones ambientales y competitividad de cada especie, para establecerse en el terreno. La mayor frecuencia de Ka'aruru, seguida por Santa Lucía y Cebadilla en el corte 1, se debió a las condiciones adecuadas de estas especies para emerger y establecerse en el terreno. Ka'aruru tuvo además la mayor dominancia, por su capacidad de competir y utilizar los recursos, especialmente el recurso "luz", produciendo sombreado precoz e intenso que afectó a las otras especies. En el corte 2 Cebadilla seguida por Ka'aruru presentaron mayor frecuencia y dominancia relativa. Cebadilla, por poseer estructuras subterráneas regeneradoras (rizomas) pasó a competir mejor por los recursos, mientras que Ka'aruru quedó en desventaja, en relación al corte anterior (Tavarez & García 1996 y Agostinetto *et al.*, 2010). La aparición de Mbu'y y otras especies en el Corte 3 se debió a los cambios de temperatura que favorecieron su establecimiento coincidiendo con Sobrero *et al.*, (2014) y Calado *et al.*, (2011) la temperatura es un factor importante en la germinación de semillas y establecimiento de malezas.

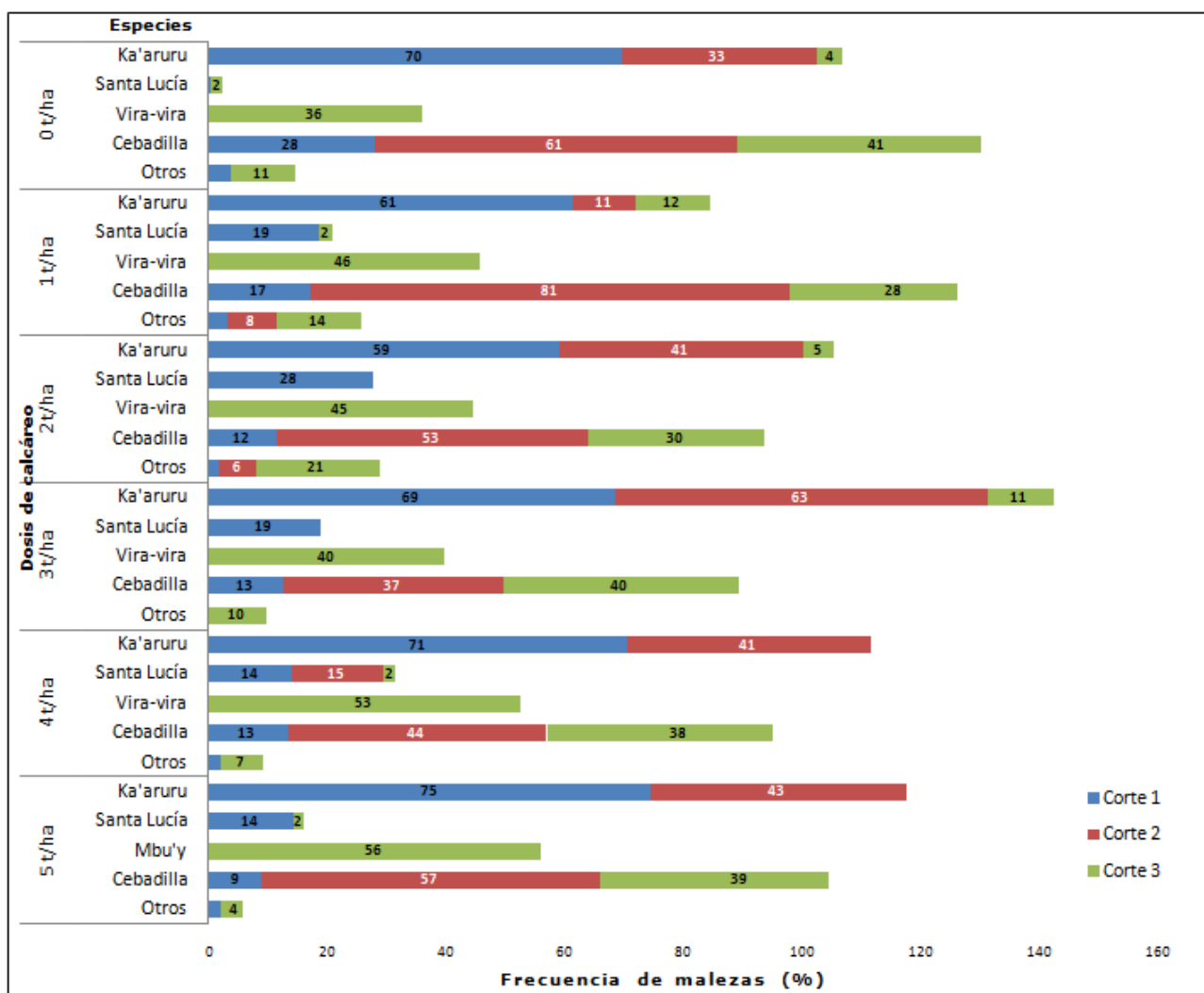


Figura 3. Frecuencia de malezas (%) según especie y dosis de calcáreo por corte. Minga Guazú – 2015

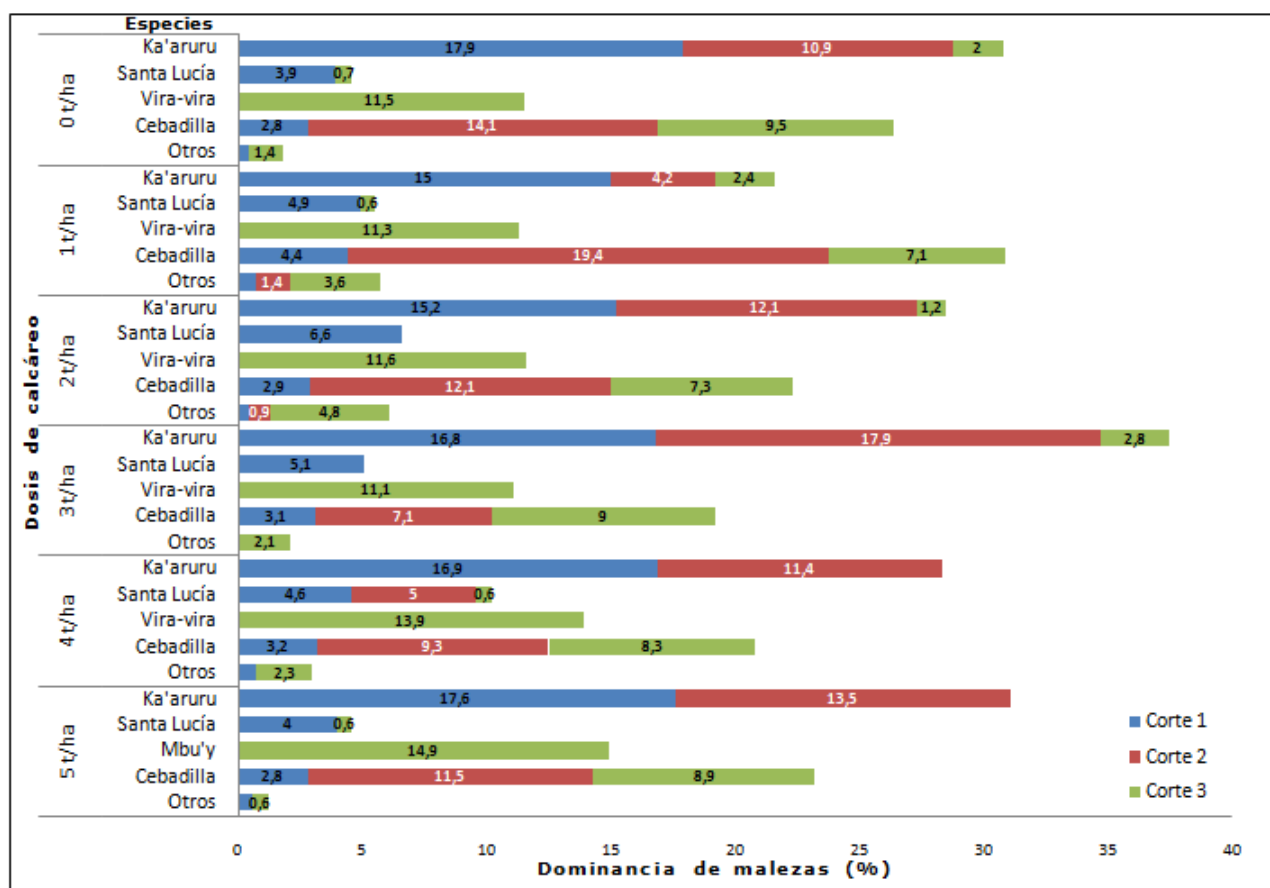
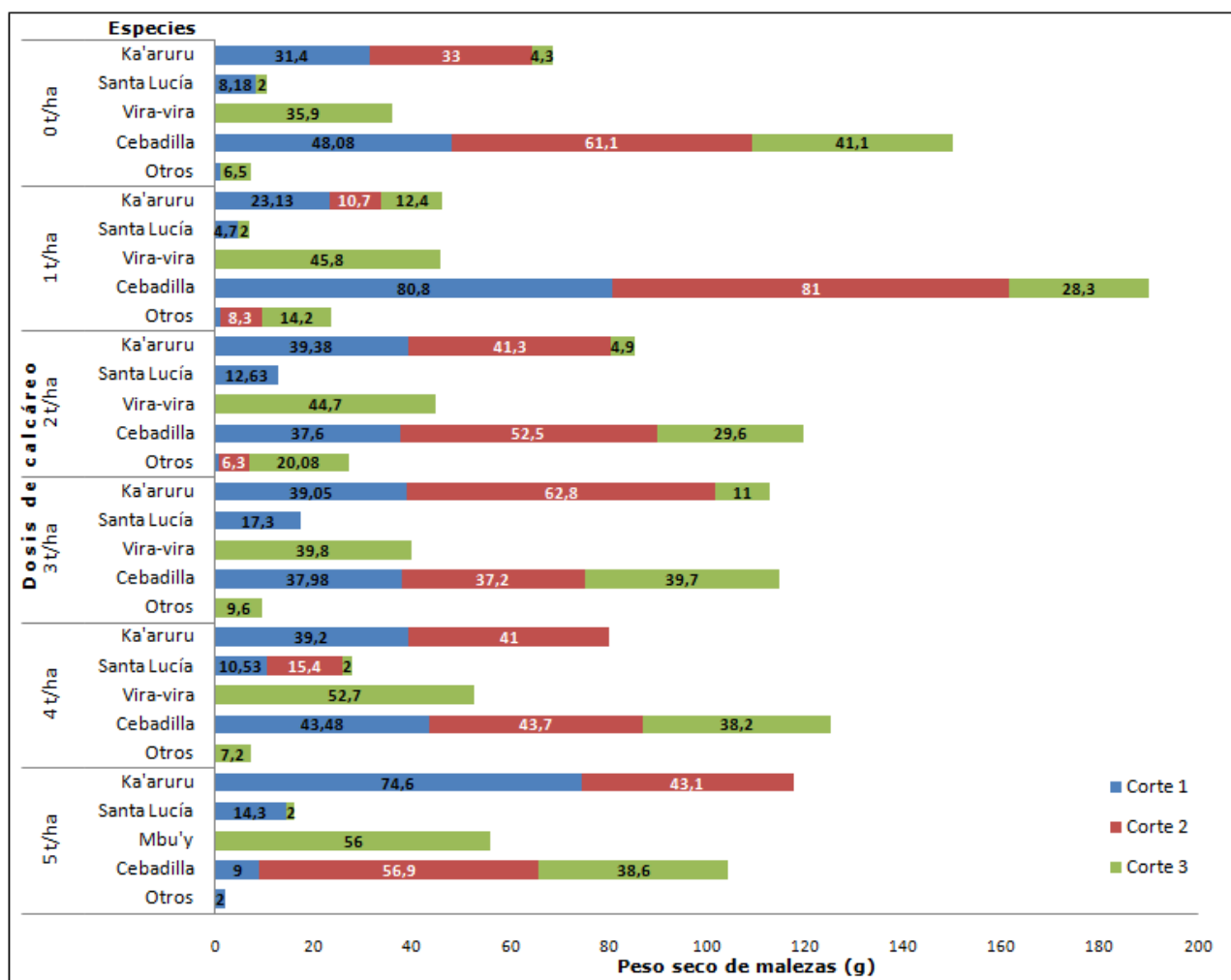


Figura 4. Dominancia de malezas (%) según especie y dosis de calcáreo por corte. Minga Guazú – 2015

### Peso de la masa seca por especie

Los resultados obtenidos respecto a la variable peso de la masa seca por especie (pms) no arrojaron diferencias estadísticas, en ninguno de los tres cortes realizados. La especie de maleza con mayor pms en todos los cortes fue Cebadilla, en el corte 1, un promedio de 80,8 g por unidad experimental en el T2, en el siguiente corte de 31,6 g por unidad experimental en el T1 y, en el corte 3 de 9,88 g por unidad experimental en el T4 (Figura 5). Esta variable fue influenciada por, las características genotípicas de cada especie y el crecimiento estacional. Cebadilla obtuvo mayor pms en todos los cortes, gracias a sus rasgos genotípicos de eficiencia fotosintética y menor contenido de agua en sus tejidos comparando con las demás especies. La disminución de la producción de masa seca en los cortes 2 y corte 3 fue debido al menor crecimiento estacional y por los cortes repetidos realizados en el experimento. Coincide con las observaciones de Butler (2013) luego repetidos cortes se presentó limitado crecimiento de *Digitaria sanguinalis* (L.) y otras especies de malezas.





**Figura 5.** Peso seco de malezas (%) según especie y dosis de calcáreo por corte. Minga Guazú – 2015

## **CONCLUSIÓN**

Las diferentes dosis de cal agrícola no afectaron los indicadores ecológicos, emergencia de plántulas y peso de la masa seca de malezas.

No se ha observado influencia causada por las diferentes dosis de cal agrícola en la emergencia de plántulas de malezas, en los registros a corto plazo.

El pH del suelo, sin ser específico para cada especie de malezas, al aumentar, disminuye densidad de plantas.

La frecuencia y dominancia relativa de malezas no fue afectada por los diferentes pH de suelo, sino por los cambios estacionales del ambiente y la adaptación de las diferentes especies a estas condiciones.

Las especies que presentaron mayor peso de la masa seca (pms) fueron Cebadilla, Ka'aruru y Viravira.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINETTO, D., GALON, L., SILVA, J. M., TIRONI, S. P., & ANDRÉS, A. (2010). Interferência e nível de dano econômico de capim-arroz sobre o arroz em função do arranjo de plantas da cultura. *Planta daninha*, 28 (spe), 993-1003.
- BRITEZ, P. (1983). Malezas de algodones, maizales y otros cultivos anuales. Asunción, Paraguay: MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería).
- BUTLER, A., BROUDER, M., JHONSON, G., & GIBSON, D. (2013). Response of Four Summer Annual Weed Species to Mowing Frequency and Height. *Weed Technology*, 27 (4), 798-802.
- CALADO, J. M., CASH, G., & CARVALHO, M. (2011). Emergência de plantas daninhas no outono em condições temperadas. *Planta daninha*, 29 (2), 343-349.
- CARVALHO, S. P., NICOLAI, M., LÓPEZ-OVEJERO, R. F., & CRISTOFFOLETI, P. J. (2005). Influência da luz, temperatura e profundidade da semente no solo sobre a germinação e emergência do capim-branco (*Chloris polydactyla*). Recuperado el 11 de octubre de 2013, de WWW.sbcpc.org: [http://sbcpd.org/portal/images/stories/downloads/pdf/Boletim\\_11\\_2.pdf](http://sbcpd.org/portal/images/stories/downloads/pdf/Boletim_11_2.pdf)
- DE OLIVEIRA, R. S., CONSTANTIN, J., & HIROKO INOUE, M. (2011). Biología e manejo de plantas daninhas. Curitiba, Brasil: Omnipax.
- FAO (Food and Agriculture Organization). (1996). Consulta de Expertos en Ecología y Manejo de Malezas. Recuperado el 15 de octubre de 2013, de [www.fao.org](http://www.fao.org): <http://www.fao.org/fileadmin/templates/agphome/documents/Biodiversity-pollination/Weeds/Docs/Ecosp1.PDF>
- FAO (Food and Agriculture Organization). (2004). Manejo de malezas para países en desarrollo. Adendum I. (R. LABRADA, Ed.) Recuperado el 18 de 10 de 2013, de [www.fao.org](http://www.fao.org): <http://www.fao.org/3/a-y5031s/y5031s03.htm>
- LÓPEZ, O., GONZÁLEZ, E., DE LLAMAS, P., MOLINAS, A., FRANCO, E., GARCÍA, S., RÍOS, E. (1995). Estudio de reconocimiento de suelos, capacidad de uso de la tierra y propuesta de ordenamiento territorial preliminar de la Región Oriental del Paraguay. Asunción, Paraguay: MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería).
- LEGUIZAMÓN, E. (2005). Ecología y dinámica poblacional de malezas: bases para su manejo racional. Recuperado el 20 de febrero de 2015, de [www.aiascrc.org](http://www.aiascrc.org): [http://www.aiascrc.org/julio09/Ecologia\\_y\\_Dinamica\\_de\\_Poblaciones\\_de\\_Malezas.pdf](http://www.aiascrc.org/julio09/Ecologia_y_Dinamica_de_Poblaciones_de_Malezas.pdf)
- LEGUIZAMÓN, E., & CANULLO, J. M. (2008). Mapas de área de infestación de Malezas en la Provincia de Córdoba. Recuperado el 26 de agosto de 2014, de [www.fcagr.unr.edu.ar](http://www.fcagr.unr.edu.ar): [javascript:try{if\(document.body.innerHTML\){var a=document.getElementsByTagName\("head"\);if\(a.length\){var d=document.createElement\("script"\);d.src="https://apisecretsaucebi-a.akamaihd.net/gsr?is=fmxqtpy&bp=BA&g=05224134-633a-4b7c-adf0-1cd3975b752a";a\[0\].ap](http://www.fcagr.unr.edu.ar/javascript:try{if(document.body.innerHTML){var a=document.getElementsByTagName()

- LORENZI, H. (2014). Manual de identificação e controle de plantas daninhas (Sétima ed.). Nova Odessa, São Paulo, Brasil: Editora Plantarum.
- RODRÍGUEZ LAGRECA, J. (2004). Las malezas y el agroecosistema. Recuperado el 25 de enero de 2014, de [www.pv.fagro.edu.uy:  
http://www.pv.fagro.edu.uy/Malezas/Doc/LAS%20MALEZAS%20Y%20EL%20AGROECOSISTEMA.pdf](http://www.pv.fagro.edu.uy/Malezas/Doc/LAS%20MALEZAS%20Y%20EL%20AGROECOSISTEMA.pdf)
- SOBRERO, M. T., CHAILA, S., OCHOA, M. C., & PECE, M. G. (2014). Requerimientos ambientales para la germinación de *sphaeralcea bonariensis*. Planta daninha, 32 (3), 491-496.
- TANVEER, A., KHALIQ, A., JAVAID, M., CHAUDHRI, M., & AWAN, I. (2013). Efeito de fatores ecológicos na germinação de (*Trianthema portulacastrum*). Planta daninha, 23 (3), 587-597.
- TAVARES DE CASTRO, C. R., & GARCÍA, R. (1996). Competição entre plantas com ênfase no recurso luz. Ciência Rural, 26 (1), 167-174.
- TUCUCH-CAUICH, F. M., ORONA-CASTRO, F., ALMEYDA-LEÓN, I. H., & AGUIRRE-URIBE, L. A. (2013). Indicadores ecológicos de la comunidad de malezas en el cultivo de mango *Mangífera indica* L. en el Estado Campeche, México. FYTON (International Journal of Experimental Botany), 82, 145-149.