

INFLUENCIA DE LA ELIMINACION DE HOJAS BASALES SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN EL MAIZ

Nora Trápani y A. J. Hall (1)

RESUMEN

Plantas del híbrido doble de maíz, Abatí 2 INTA, fueron sometidas a dos intensidades de defoliación (20 y 50 por ciento aproximadamente del área foliar total) eliminándose las hojas basales en comienzos de panojado, fin de panojado, emergencia de estigmas, comienzos de llenado de grano y llenado de grano.

La defoliación de mayor intensidad realizada en comienzos de panojado produjo retraso en la emisión de estigmas en relación a la antesis de la panoja; tanto este tratamiento como el equivalente realizado en fin de panojado tuvieron como efecto una merma en la granazón, no incidiendo sobre el número de espiguillas por espiga apical ni sobre el peso unitario del grano. No hubo respuestas a defoliaciones de menor intensidad ni a las realizadas con posterioridad al panojado.

Bajo las condiciones experimentales utilizadas, la pérdida de granazón fue independiente de la disponibilidad de polen, pero la falta de polen debida a una defoliación temprana e intensa hubiera reducido el rendimiento bajo condiciones de polinización restringida dentro de cada tratamiento. Los resultados obtenidos indican una variación en la sensibilidad a la defoliación de los procesos que contribuyen a determinar la magnitud de los distintos componentes de rendimiento.

SUMMARY

Plants of a maize double-hybrid (Abatí 2 INTA) were subjected to two intensities of defoliation (20 and 50% approximately, of total leaf area) by removal of basal leaves at the start and end of tasseling, silking, start of grain filling and during grain filling.

The most intense defoliation applied at the start of tasseling retarded silk exertion with respect to pollen shedding, and both this treatment and the corresponding one applied at the end of tasseling reduced grain set, but did not affect the number of visible spikelets per apical ear, nor kernel weight. There was no response to less intense defoliations nor to those applied after tasseling.

Under the experimental conditions used, the reduction in grain set was independent of pollen availability, but lack of pollen due to early and intense defoliation would have reduced yield if pollination had been restricted within each treatment. The results indicate a differential sensitivity to defoliation of the processes which contribute to the determination of the components of yield.

INTRODUCCION

Uno de los efectos más evidentes que provoca la sequía en los cultivos de maíz es la pérdida del área foliar de la parte inferior de la planta, produciéndose, en forma concomitante, una marcada reducción del rendimiento. En experimentos en los que se aplicaron sequías de intensidad conocida en prepanojado, panojado y emergencia de estigma, los valores de pérdida de área foliar varia-

ron entre el 20 y el 50% del área foliar total de las plantas testigo (Hall *et al.*, datos no publicados).

Begg y Turner (1976) hacen notar, al referirse al efecto del "stress" hídrico sobre los componentes del rendimiento en trigo, que ensayos con defoliaciones y sombreado sugieren que la merma en el número de granos por espiga puede no provenir del "stress" hídrico *per se* sino de una deficiencia de fotosintetizados para la espiga y espiguillas en desa-

(1) Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Agronomía - U.B.A. - Avda. San Martín 4453 - (1417) Buenos Aires, Argentina.

rrollo. Existen en la literatura abundantes evidencias acerca del efecto que la defoliación ejerce sobre el rendimiento en maíz, pero generalmente los datos se refieren a alteraciones del área foliar en períodos posteriores a la antesis del maíz (cf. Allison y Watson, 1966; Hanway, 1969; Jain, 1971; Egharevba *et al.*, 1976; Tollenaar y Daynard, 1978b).

El presente trabajo fue emprendido con el objetivo de evaluar la influencia de las defoliaciones, similares a aquellas producidas por la sequía, en la reducción del rendimiento en maíz. Utilizando plantas cultivadas con buena disponibilidad de agua y nutrientes se aplicaron tratamientos de defoliación (eliminación de láminas) en la parte basal de la planta. Este ensayo difiere de aquéllos registrados en la literatura porque la defoliación se restringe a hojas basales, sin interesar el resto del canopeo, y porque se estudian los efectos de la defoliación realizada con anterioridad a la antesis y durante la misma, además de los efectos producidos por estos tratamientos durante el llenado del grano.

MATERIALES Y METODOS

Se cultivaron plantas del híbrido doble Abatí 2 INTA en una densidad de 57.000 plantas por hectárea. La parcela del ensayo fue rodeada de una bordura de dos plantas de profundidad, fue fertilizada y se regó periódicamente para evitar situaciones de "stress" hídrico. Se permitió la polinización natural de la espiga superior mientras que la segunda espiga (inferior) se cubrió para evitar su polinización con el fin de simplificar el análisis de la información producida (a la densidad de cultivo utilizada es frecuente la presencia de plantas sin segunda espiga).

Se llevó un registro diario de fenología de panojas y espigas desde la aparición de las inflorescencias masculinas hasta la finalización del período de producción de polen. Se tomó como Día 0 de la escala de tiempo utilizada en este trabajo, aquel correspondiente a la emisión de barbas por parte de la espiga superior del 50% de las plantas no tratadas hasta ese momento.

El área fotosintetizante por plantas se determinó sumando el área foliar -estimada a partir de las mediciones del largo máximo de hojas (Ginzo, 1968) - al área verde del tallo. Este último parametro se tomó como el equivalente a la mitad de la superficie del tronco de cono determinando por los diámetros superior e inferior y la altura del tallo verde.

Los tratamientos de defoliación se aplicaron en distintos estados ontogénicos (ver Fig. 1), a saber:

- Comienzos de panojado (CP) (momento en que el ápice de la panoja llega a ser visible dentro del embudo formado por las últimas láminas)
- Fin del panojado (FP)
- Emergencia de estigmas (espiga superior) en 80% de la población de plantas (EE₁)
- Fin de emergencia de estigmas (espiga superior) (EE₂)
- Comienzos de llenado de grano (CG) (momento estimado de iniciación de la acumulación lineal de peso seco en el grano, cf. Johnson y Tanner, 1972)
- Llenado de grano (LLG)

En cada ocasión se realizaron defoliaciones en dos niveles de intensidad, el mayor correspondiente a la eliminación, en la parte basal de la planta, de aproximadamente el 50% de área foliar, y el menor de aproximadamente el 20% del área foliar total. El diseño experimental fue de bloques completos aleatorizados con diez repeticiones.

A la madurez se cosecharon las espigas, se llevaron las mismas a peso constante a 80° C, y se hicieron recuentos del número de espiguillas visibles y el número de granos por planta, y se determinó el peso unitario del grano.

RESULTADOS

Las áreas fotosintetizantes, medidas cuando ya había cesado la expansión foliar y el alargamiento del tallo, fueron muy similares para cada nivel de defoliación entre las distintas ocasiones de defoliación, a excep-

ción de las plantas sometidas a defoliación en llenado de grano (LLG) (Cuadro 1); la variabilidad dentro de cada tratamiento fue similar entre ocasiones de defoliación (Cuadro 1).

En las plantas sometidas a la defoliación más intensa en comienzos de panojado (CP) se observó retraso de la emergencia de estigmas en relación a la antesis de la panoja, y un ligero retraso en el comienzo de la antesis de la panoja (Fig. 2). La disminución en el ritmo de antesis en esta población de plantas defoliadas fue tan marcada que en una planta no se observó emergencia de estigmas has-

ta el momento en que cesaron las observaciones fenológicas. Plantas defoliadas con menor intensidad y en otros estados ontogénicos no mostraron alteraciones marcadas en su fenología floral, aunque hubo un pequeño retraso en la emergencia de estigmas de plantas sometidas a la mayor intensidad de defoliación en fin de panojado.

Se ha demostrado que un período de exposición a polen de 4 días es suficiente como para asegurar la máxima granazón, tanto con polinización manual (Tollenaar y Daynard, 1978 a) como natural (Hall y Vilella, datos no publicados). La disponibilidad

CUADRO 1: Área fotosintetizante remanente en plantas defoliadas en: comienzos de panojado (CP), fin de panojado (FP), emergencia de estigmas en 80% de la población (EE1), fin de emergencia de estigmas (EE2), comienzos de llenado de grano (CG) y llenado de grano (LLG). El Día 0 corresponde a aquel en que el 50% de la población tenía estigmas visibles en la espiga apical.

	Ocasión de Defoliación					
	CP	FP	EE1	EE2	CG	LLG
Día de la medición de área	12	12	12	20	20	25
Día de la defoliación	- 15	- 7	3	10	17	25
Menor nivel de defoliación						
Área fotosintetizante (cm ²)	6665	6683	5885	6154	6107	4481
± E. S. (1)	315	345	419	386	502	389
% respecto del área fotosintetizante del testigo en el día de la medición	94	94	83	90	89	71
Mayor nivel de defoliación						
Área fotosintetizante (cm ²)	4168	3623	4112	3563	3826	2734
± E. S. (1)	444	408	241	271	267	396
% respecto del área fotosintetizante del testigo en el día de la medición	59	51	58	52	56	43

(1) Error standard de la media.

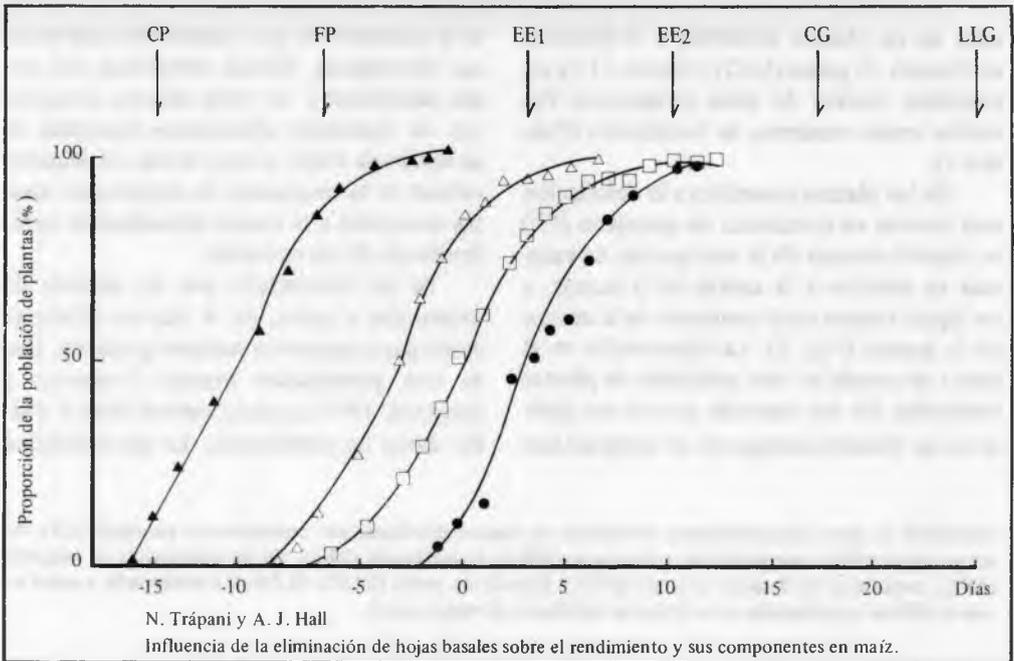


Figura 1: Marcha de la floración en panojas y espigas de maíz y momento de aplicación de tratamientos de defoliación. Los estados fenológicos representados son: aparición de panojas (▲), aparición de anteras en espiguillas apicales (△) y basales (●), emisión de estigmas por espigas superiores (□). Las ocasiones de defoliación se indican con flechas verticales; para su identificación ver texto.

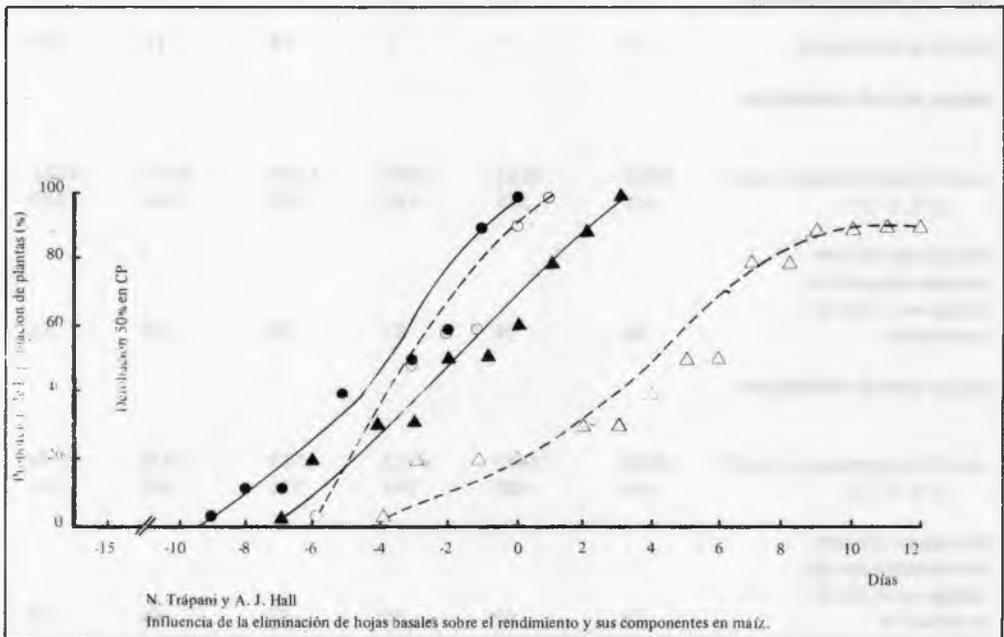


Figura 2: Marcha de la antesis en inflorescencias masculinas (círculos) y femeninas (triángulos) de plantas testigo (símbolos llenos) y de las defoliadas más intensamente en comienzos de panojado (CP) (símbolos abiertos).

de polen producido por plantas dentro de la parcela experimental fue suficiente como para asegurar una exposición a polen de por lo menos cuatro días para todas las espigas que emitieron estigmas durante el periodo de observación.

El rendimiento de las plantas defoliadas en un 50% en comienzo de panojado y fin de panojado fue significativamente menor que el de las plantas testigo, pero defoliaciones menos intensas realizadas en esos dos estados ontogénicos y todas las posteriores no tuvieron

influencia sobre el rendimiento (Fig. 3). El análisis de los componentes del rendimiento (Cuadro 2) muestra que tanto el número de espiguillas visibles por espiga como el peso unitario del grano no fueron afectados significativamente por los tratamientos de defoliación. La granazón fue el componente del rendimiento que se mostró sensible a las defoliaciones más intensas ocurridas en comienzos de panojado y fin de panojado, no observándose efectos sobre este componente con defoliaciones posteriores.

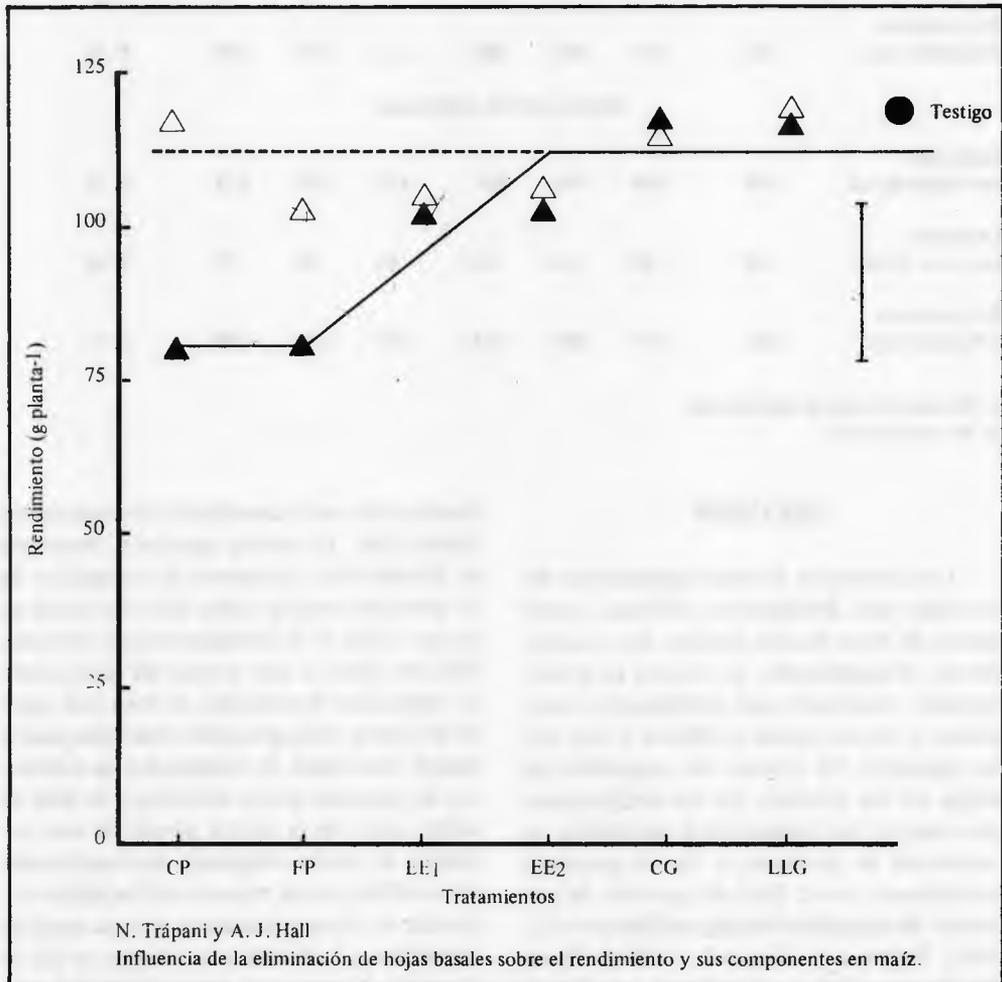


Figura 3: Rendimiento en grano de plantas de maíz testigo (T, ●) y sometidas a defoliaciones correspondientes al 50 por ciento (—▲—) y 20 por ciento (---△---) del área foliar en los estados ontogénicos indicados en abscisas. La barra vertical indica la mínima diferencia significativa ($P = 0,05$). Para la identificación de las ocasiones de defoliación ver texto.

CUADRO 2: Componentes del rendimiento de plantas de maíz defoliadas en: comienzos de panojado (CP), fin de panojado (FP), emergencia de estigmas en 80% de la población (EE1), fin de emergencia de estigmas (EE2), comienzo de llenado de grano (CG) y llenado de grano (LLG).

Parámetro	Testigo	Ocasión de Defoliación						M. D. S. ¹ (P = 0,05)
		CP	FP	EE1	EE2	CG	LLG	
Mayor nivel de defoliación								
Espiguillas por espiga apical	489	440	455	500	505	503	459	N. S. ²
Granazón (arc. sen. (p)½)	68	56	53	66	64	68	73	10,7
Peso unitario del grano (mg)	262	255	285	288	217	281	289	N. S.
Menor nivel de defoliación								
Espiguillas por espiga apical	489	506	443	487	473	459	479	N. S.
Granazón (arc. sen. (p)½)	68	69	66	68	66	68	72	N. S.
Peso unitario del grano (mg)	262	277	288	268	277	298	288	N. S.

1: Mínima diferencia significativa.

2: No significativo.

DISCUSION

Los resultados de este experimento demuestran que defoliaciones intensas y tempranas de hojas basales pueden, por sí solas, afectar el rendimiento. La merma en el rendimiento observada ante defoliaciones tempranas y severas puede atribuirse a una menor granazón. El número de espiguillas por espiga no fue afectado por las defoliaciones aún cuando los tratamientos realizados en comienzos de panojado y fin de panojado coincidieron con el final del período de iniciación de espiguillas femeninas (Siemer *et al.*, 1969; Tollenaar y Daynard, 1978 a). El resultado obtenido es coincidente con los de otros autores (Sass y Loeffel, 1959; Nishikawa y Kudo, 1973) sugiriendo que la generación de espiguillas es poco afectada por factores externos que pudieran determinar una

disminución en la cantidad de fotoasimilados disponibles. La menor granazón observada en defoliación a comienzo de panojado y fin de panojado podría haber sido provocada ya sea por fallas en la fertilización (por ejemplo, falta de polen) o por el cese del crecimiento de espiguillas fecundadas. Si bien una parte de la merma de la granazón observada para la mayor intensidad de defoliación en comienzos de panojado puede atribuirse a la falta de polen (caso de la última planta de esta población en emitir estigmas), esta explicación no es válida para la mayoría de las plantas incluidas en dicho tratamiento ni para aquellas sometidas a la defoliación intensa en fin de panojado, ya que para estas plantas fue suficiente la exposición a polen como para asegurar la máxima granazón. Se concluye que la merma de granazón en estos dos tratamientos es independiente de la disponibilidad de

polen y debe responder a otro mecanismo, tal como lo podría constituir el "stress" por fotoasimilados.

El impacto sobre el rendimiento del desfaje en antesis de inflorescencias masculinas y femeninas, observado en el tratamiento de mayor defoliación en comienzos de panojado (Fig. 2), fue enmascarado -bajo nuestras condiciones experimentales- por la disponibilidad de polen producido por otras plantas dentro de la parcela experimental. La panoja del híbrido utilizado produce polen durante 8 días aproximadamente (2 - 3 días después de la emergencia de anteras en las espiguillas basales, *cf.* Fig. 1) y se requieren cuatro o más días de exposición a polen para asegurar la máxima granazón; por lo tanto, se puede esperar que aquellas espigas que emitan estigmas 5 ó más días después del comienzo de antesis de la última panoja sufran una falta total o parcial de polen. Los datos de la figura 2 sugieren que el 30 por ciento de la población de plantas en este tratamiento hubiera estado en la situación descrita si la única fuente de polen hubieran sido las plantas del mismo tratamiento.

El hecho que defoliaciones, aún intensas, posteriores al panojado no tuvieran efecto sobre el rendimiento final en grano sugiere que en el híbrido utilizado las hojas remanentes, junto con las reservas del tallo, fueron suficientes para asegurar el llenado de los granos formados. Otros autores que trabajaron con defoliaciones posteriores a la antesis femenina (10 - 30 días) observaron que las defoliaciones tenían efecto tanto sobre el número de granos obtenidos como sobre el peso unitario de los mismos (Egharevba *et al.*, 1976; Tollenaar y Daynard, 1978 b); esta diferencia con los resultados de este experimento podría atribuirse a la modalidad de la defoliación (ubicación de las hojas eliminadas) o quizás a diferencias genéticas en el material usado en cuanto a relación fuente-destino de fotoasimilados.

Los resultados obtenidos indican la existencia de una diferente sensibilidad de los procesos que contribuyen a determinar el rendimiento final frente a un "stress" similar:

la generación de la espiga y el llenado de grano parecen ser menos sensibles que la granazón y la sincronía entre antesis masculina y femenina frente a una reducción severa del área foliar en la parte basal de la planta.

Se ha intentado una evaluación de la posible influencia de la defoliación originada por el "stress" hídrico sobre el rendimiento a través de una comparación entre los resultados que aquí se presentan y las respuestas a sequías aplicadas al mismo híbrido. De los datos obtenidos en un ensayo en que se sometieron plantas de Abatí 2 INTA (cultivadas según la técnica descrita por Hall *et al.*, 1980) a dos ciclos sucesivos de sequía de similar duración e intensidad (duración promedio del intervalo durante el que resultaba evidente la existencia de "stress": 5,1 días por ciclo; valor promedio de potencial agua medida al anochecer antes de la terminación de cada ciclo: -17,4 bares), en tres etapas distintas de la floración (tratamientos S_I , S_{II} , S_{III}). Tomando como punto medio de exposición a sequía en cada tratamiento como la terminación del primer ciclo de "stress", puede estimarse, a partir de las observaciones fenológicas correspondientes, que las plantas incluídas en S_I , S_{II} , S_{III} se hallaban en estados fenológicos similares a las correspondientes a las plantas del presente ensayo en los días -10, -5 y 0 (Fig. 1), respectivamente. Las pérdidas de área fotosintetizante producidas por la sequía ocurrieron durante la aplicación de este "stress", ya que la dinámica del área foliar en los períodos post-sequía se asemejaba a aquel de las plantas testigo. De ahí se puede suponer que en S_I y en S_{II} se produjo la defoliación por sequía en períodos centrados en momentos ontogénicos ligeramente anteriores y posteriores, respectivamente, a la ocasión FP del presente ensayo, y que en S_{III} se produjo en un período centrado en una etapa ontogénica correspondiente a EE_1 . Para hacer comparaciones con el presente ensayo se consideraron los resultados obtenidos con plantas con por lo menos cuatro días de exposición a polen y con una sola espiga (superior) granada. Estas restricciones se aplicaron para permitir comparaciones

exentas de la influencia que tienen sobre la granazón la falta de polen y la compensación de rendimiento que se produce entre espigas de una misma planta, sobre todo bajo condiciones de "stress" (Hall *et al.*, 1980). Las sequías aplicadas produjeron en todos los casos pérdidas del área foliar y un desfase entre antesis de inflorescencias masculinas y femeninas que aumentaba con la intensidad de la sequía y disminuía con el retraso en la aplicación de la misma (Cuadro 3). No se afectó en forma significativa el peso unitario del grano; las sequías tempranas redujeron el número de espiguillas visibles por espiga (significativamente en S_I), y se encontró una tendencia a la reducción de la granazón que aumentaba con la intensidad y el retraso en la aplicación de las sequías (significativamente en S_{III}) (Cuadro 3). Contrastando estos resultados con aquellos obtenidos con el mayor nivel de defoliación (Cuadro 2), se aprecia que la defoliación produjo pérdidas

de granazón cuando se practicó en CP y FP, mientras que la sequía, si bien afectó este parámetro en S_I y S_{II}, sólo lo hizo en forma significativa en S_{III} (Cuadro 3), es decir aquel tratamiento que corresponde a la ocasión EE₁ del presente ensayo. Por otra parte, la reducción del número de espiguillas por espiga producida por la sequía (Cuadro 3) no se produjo en respuesta a la defoliación (Cuadro 2). Se infiere que la defoliación por sequía, en el mejor de los casos, solamente puede haber tenido una participación secundaria en determinar los cambios en los componentes de rendimiento que se observan en los datos del Cuadro 3. La influencia de la sequía sobre el rendimiento de estas espigas superiores debe haber sido mediado por otros mecanismos de mayor peso, tales como podrían ser la influencia directa del "stress" hídrico y el "stress" por fotoasimilados debido a la reducción de fotosíntesis durante la sequía.

CUADRO 3: Influencia de sequías aplicadas en pre-panojado (S_I), panojado (S_{II}) y emergencia de estigmas (S_{III}), sobre algunos parámetros de plantas de maíz sin espiga inferior granada y con cuatro o más días de polinización.

Parámetro	Testigo	Tratamientos			MDS ¹ (P = 0,05)
		S _I	S _{II}	S _{III}	
Rendimiento en grano (g planta ⁻¹)	140,0	76,1	111,1	87,6	61,4
Granazón (arc. sen. (p) ^{1/2})	73,5	63,9	65,3	61,6	11,4
Peso del grano (mg)	305	241	292	225	N. S. ²
Espiguillas por espiga	551	400	475	530	133
Disminución del área foliar (% del testigo)	0	32	30	41	N. C. ³
Intervalo entre comienzo de antesis en panoja y espiga superior (días)	3,2	10,7	8,9	3,1	3,2

1: Mínima diferencia significativa.

2: No significativo.

3: No corresponde.

Las sequías aplicadas afectaron el rendimiento por dos vías además de las indicadas en el Cuadro 3. Estas fueron la falta de polen y la falta de granazón de la espiga inferior. Los resultados actuales no permiten una evaluación directa de los efectos de la defoliación *per se* sobre estos mecanismos de reducción del rendimiento pero sugieren que el "stress" por defoliación pudo haber contribuido a la falta de polen en la sequía aplicada en pre-panojado.

AGRADECIMIENTOS

Durante el desarrollo de este trabajo Nora Trápani usufructuaba una beca de Perfeccionamiento de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. La CIC, la Secretaría de Estado de Ciencia y Tecnología y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas subsidiaron la realización de este trabajo. Agradecemos a uno de los referencistas sus observaciones al manuscrito original.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Allison, J. C. S. and D. J. Watson. 1966. The production and distribution of dry matter in maize after flowering. *Ann. Bot.* 30: 365-381.
- 2) Begg, J. E. and N. C. Turner. 1976. Crop water deficits. *Adv. Agr.* 28: 161-217.
- 3) Egharevba, P. N.; R. D. Horrocks and M. S. Zuber. 1976. Dry matter accumulation in maize in response to defoliation. *Agron. J.* 68: 40-43.
- 4) Ginzo, H. D. 1969. Medición del área foliar del maíz (*Zea mays*) empleando el largo máximo de sus hojas. *Rev. Fac. de Agr. y Vet. de Bs. As.* 17 (2): 39-42.
- 5) Hall, A. J.; J. H. Lemcoff; M. S. Carceller; N. Trápani y A. Soriano. 1978. Influencia de la sequía sobre algunos determinantes del rendimiento en el maíz. 7a. *Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal*, Mar del Plata, Argentina.
- 6) Hall, A. J.; H. D. Ginzo; J. H. Lemcoff and A. Soriano. 1980. Influence of drought during pollen-shedding on flowering, growth and yield of maize. *Z. Acker-und Pflanzenbau* 149: 287-298.
- 7) Hanway, J. J. 1969. Defoliation effects on different corn hybrids as influenced by plant population and stage of development. *Agron. J.* 61: 534-538.
- 8) Jain, T. C. 1971. Contribution of stem, lamina and ears to the dry matter production of maize (*Zea mays*) after ear emergence. *Ind. J. Agric. Sci.* 41: 579-583.
- 9) Johnson, D. R. and J. W. Tanner. 1972. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn (*Zea mays*). *Crop Sci.* 12: 485-486.
- 10) Nishikawa H. and M. Kudo. 1973. Explicational studies on the sterile ear as appeared on mechanized cultivation of the corn plant (*Zea mays*). *Tohoku Agricultural Experiment Station Research Report*, 44: 51-95. (Citado en Tollenaar, M. and T. B. Daynard, 1978 a).
- 11) Sass, J. E. and F. A. Loeffel. 1959. Development of axillary buds in maize in relation to barrenness. *Agron. J.* 51: 484-486.
- 12) Siemer E. G.; E. R. Leng and O. T. Bonnett. 1969. Timing and correlation of major developmental events in maize (*Zea mays*). *Agron. J.* 61: 14-17.
- 13) Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1978 a. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Can. J. Plant Sci.* 58: 189-197.
- 14) Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1978 b. Effect of defoliation on kernel development in maize. *Can. J. Plant Sci.* 58: 207-212.