

Deficiencias de fósforo y potasio en maíz. Efectos sobre el área foliar, crecimiento y absorción de nutrientes.

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias del Suelo*

Luis María Arias Usandivaras

Ingeniero Agrónomo-Universidad de Buenos Aires- 2006

Lugar de trabajo: Estación Experimental Agropecuaria INTA Mercedes



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Flavio Hernán Gutiérrez Boem

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Magister Scientiae en Ciencias del Suelo - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Doctor of Philosophy, Soil Science Program, University of Kentucky, USA.

Codirector de tesis

Fernando Salvagiotti

Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
Magister Scientiae en Producción Vegetal - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Doctor of Philosophy, Soil and Water Sciences, University of Nebraska

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Flavio Hernán Gutiérrez Boem

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Magister Scientiae en Ciencias del Suelo - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Doctor of Philosophy, Soil Science Program, University of Kentucky, USA.

JURADO

Gustavo Ángel Maddonni

Magister Scientiae en Producción Vegetal - Universidad de Buenos Aires, Argentina.
Doctor en Ciencias Agropecuarias - Universidad de Buenos Aires, Argentina.

JURADO

Pedro Aníbal Barbagelata

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Entre Ríos, Argentina
Doctor of Philosophy, Iowa State University, USA.

Fecha de defensa de la tesis: 07 de AGOSTO de 2015

AGRADECIMIENTOS

A mi mujer, Victoria y a mis hijos, Bautista y Francisco, por el tiempo que les quité.

A mis padres y hermanos por facilitarme el camino mas de una vez.

A mis directores, Flavio Gutiérrez Boem y Fernando Salvagiotti, por brindarme todos sus conocimientos y buena predisposición para mejorar la calidad de mi tesis.

A mis compañeros de Producción Vegetal de la EEA Mercedes, por su ayuda en el trabajo de campo.

A mi Jefe de Grupo, Rafael Pizzio, por su comprensión.

Al Director de la EEA Mercedes, Alberto Homse, por confiar en mi.

Al grupo del Laboratorio de Química de la EEA Mercedes, por los análisis de material vegetal.

A Santiago Cabada del INTA EEA Paraná, por evacuar las primeras dudas.

A los integrantes de la Cátedra de Fertilidad, por la buena onda y fructíferas discusiones.

A tantas personas que me han ayudado en este camino y no los nombro.....

DECLARACION

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no ha sido presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.”

Ing. Agr. Luis María Arias usandivaras

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS	iii
DECLARACIÓN	iv
ÍNDICE GENERAL	v
ÍNDICE DE TABLAS	viii
ÍNDICE DE FIGURAS	x
ABREVIATURAS	xii
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xv
1	1
<u>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN Y MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES</u>	1
1.1. INTRODUCCIÓN	1
1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	5
1.3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	9
1.3.1 <i>Características experimentales y conducción de los ensayos</i>	9
1.3.2 <i>Características de la serie de suelo y análisis químico de los sitios utilizados</i>	7
1.3.3 <i>Análisis de la información</i>	8
1.4 CONDICIONES CLIMÁTICAS EN LOS ENSAYOS	9
1.5 PARTES CONSTITUTIVAS DE ESTA TESIS	11
2	12
<u>CAPÍTULO 2: EXPANSIÓN Y SENESCENCIA FOLIAR</u>	12
2.1 INTRODUCCIÓN	12
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS	14
2.2.1 <i>Muestreos y mediciones</i>	14

2.2.2	<i>Cálculos y análisis estadístico</i>	14
2.3	RESULTADOS	15
2.3.1	<i>Desarrollo: número de hojas y tasa de aparición</i>	15
2.3.2	<i>Área foliar individual</i>	16
2.3.3	<i>Senescencia foliar</i>	18
2.3.4	<i>Evolución del IAF verde</i>	21
2.4	DISCUSIÓN	23
2.5	CONCLUSIONES	25
3	<u>CAPÍTULO 3: CRECIMIENTO Y DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO</u>	26
3.1	INTRODUCCIÓN	26
3.2	MATERIALES Y MÉTODOS	28
3.2.1	<i>Muestreos y mediciones</i>	28
3.2.2	<i>Cálculos y análisis estadístico</i>	29
3.3	RESULTADOS	30
3.3.1	<i>Biomasa aérea</i>	30
3.3.2	<i>Evolución de la FPAR</i>	31
3.3.3	<i>Relación FPAR-IAFV</i>	33
3.3.4	<i>Intercepción y eficiencia en el uso de la radiación</i>	33
3.3.5	<i>Rendimiento en grano y sus componentes numéricos</i>	36
3.3.6	<i>Determinación del número y peso de granos</i>	38
3.4	DISCUSIÓN	41
3.5	CONCLUSIONES	44
4	<u>CAPÍTULO 4: ABSORCIÓN, CURVAS DE DILUCIÓN Y RELACIONES ESTEQUIOMÉTRICAS DE NITRÓGENO, FÓSFORO Y POTASIO</u>	45
4.1	INTRODUCCIÓN	45
4.2	MATERIALES Y MÉTODOS	47
4.2.1	<i>Muestreos y mediciones</i>	47
4.2.2	<i>Cálculos y análisis estadístico</i>	47
4.3	RESULTADOS	49
4.3.1	<i>Dinámica de la acumulación de N, P y K</i>	49
4.3.2	<i>Concentración, absorción, índice de cosecha, eficiencia fisiológica y eficiencia agronómica de N, P y K</i>	53
4.3.3	<i>Curvas de dilución</i>	59
4.3.4	<i>Relaciones estequiométricas</i>	62

4.4	DISCUSIÓN	65
4.5	CONCLUSIONES	68
5	<u>CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES GENERALES Y POSIBLES LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.</u>	69
5.1	EVALUACIÓN COMPARATIVA DE LOS NIVELES DE LAS DEFICIENCIAS EXPLORADOS EN ESTA TESIS	69
5.2	ESQUEMA RESUMEN	70
5.3	CONCLUSIÓN GENERAL	71
5.4	CONTRASTE DE HIPÓTESIS	72
5.5	RESULTADOS MÁS RELEVANTES DE ESTA TESIS Y NUEVAS CONTRIBUCIONES AL CONOCIMIENTO	73
5.6	ALGUNAS APLICACIONES DE LA INFORMACIÓN GENERADA	75
5.7	POSIBLES LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN	75
6	<u>ANEXO</u>	77
	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	84

ÍNDICE DE TABLAS

1.1	Denominación de cada tratamiento, dosis de nutrientes aplicados (kg ha^{-1}) y combinaciones de tratamientos utilizadas para cada evaluación.	6
1.2	Perfil modal de la serie de suelo Puesto Colonia (Argiudol típico)	7
1.3	Análisis químicos de los dos ensayos en los 20 cm superficiales de suelo.	8
2.1	Numero de hojas por planta en cultivos de maíz con distintas combinaciones de fertilización con P y K.	16
2.2	Parámetros de las ecuaciones ajustadas al perfil del área foliar (ecuación 2.1, Figura 2.2) (Dwyer y Stewart, 1986).	18
2.3	Tasa de senescencia relativa para cada tratamiento (parámetro k de la función ajustada $Y = Y_0 e^{kX}$).	20
2.4	Disminución porcentual del área foliar verde de cada tratamiento respecto al tratamiento P2K2, promedio en todo el ciclo, antes y después de floración (c.a. 800 °día).	22
3.1	Radiación interceptada acumulada y eficiencia en el uso de la radiación en el período vegetativo (emergencia - V11-12), alrededor de floración (V11-12 – R2) y llenado de granos (R2 – R6) en cultivos de maíz con diferentes combinaciones de fertilización con P y K.	35
3.2	Rendimiento en grano (peso seco), índice de cosecha, peso y número de granos en cultivos de maíz con diferentes combinaciones de fertilización con P y K.	37
3.3	Tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}), en el período de llenado efectivo de granos (TCC_{LL}) y relación fuente-destino en el período del llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) según los distintos tratamientos y experimentos.	39
4.1	Concentración de N [N], de P [P] y de K [K] (mg kg^{-1}) en madurez fisiológica en grano y rastrojo en cada tratamiento en los experimentos 1 y 2.	54
4.2	Cantidad de nutrientes en grano, rastrojo y total en madurez fisiológica (kg ha^{-1}); índice de cosecha de nitrógeno (ICN), fósforo (ICP) y potasio (ICK) (kg ha^{-1} nutriente en grano/ kg ha^{-1} nutriente total), eficiencia fisiológica de nitrógeno (EFN), fósforo (EFP) y potasio (EFK) (kg ha^{-1} rendimiento en grano con 15 % de humedad/ kg ha^{-1} nutriente absorbido), eficiencia agronómica de fósforo (EAP) (kg ha^{-1} de aumento en rendimiento en grano respecto a P0K2, 15 % de humedad/ kg ha^{-1} P aplicado) y potasio (EAK) (kg ha^{-1} de aumento en rendimiento en grano respecto a P2K0, con 15 % de humedad/ kg ha^{-1} K aplicado)	56

4.3	Coeficientes de las curvas de dilución de nitrógeno, fósforo y potasio. La función ajustada fué: $Y = a * X^{-b}$ (ecuación 4.1). Se agruparon los tratamientos cuyos parámetros no diferían significativamente ($p > 0.05$).	59
4.4	Índice de nutrición nitrogenada (INN) para los tratamientos con distintos niveles de fertilización con P y K. Rendimiento relativo (RR) a un cultivo con suficiencia de nitrógeno, determinado a través de la ecuación de Ziadi et al. (2008 a).	60
4.5	Coeficientes de las relaciones estequiométricas ($\log Y = \log a + b \log X$). El ajuste de la función para cada tratamiento se realizó con el método de ejes principales estandarizados (SMA). Se agruparon los tratamientos cuya pendiente y ordenada al origen no diferían significativamente ($p > 0.05$).	63
6.1	Area foliar promedio (cm hoja-1) de las hojas según posición en el tallo. Se observan los resultados del ANOVA realizado por cada hoja y los contrastes ortogonales especificados.	78
6.2	IAF verde promedio en cada momento del ciclo, en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes ortogonales especificados.	79
6.3	Biomasa aérea promedio (kg ha-1) en cada momento del ciclo, en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento, y los contrastes especificados.	80
6.4	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (FPAR) promedio en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes especificados	81
6.5	Nitrógeno, fósforo y potasio absorbidos promedio (kg ha-1) en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes especificados	82
6.6	Tabla 6.6: Nitrógeno, fósforo y potasio absorbidos relativos al máximo valor para cada tratamiento (%) en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento.	83

ÍNDICE DE FIGURAS

1.1 Síntomas de deficiencias de potasio en cultivos en la zona de Mercedes (Corrientes). Campaña 2013-2014.	2
1.2 Radiación solar (a) y temperatura media diaria (b), y temperatura máxima (c) hasta madurez fisiológica de cada experimento, en función del tiempo térmico desde emergencia. La flecha indica el momento de floración.	10
2.1 Hojas aparecidas en función del tiempo térmico en el experimento 1 (a) y en el experimento 2 (b). En los recuadros se informan los valores del filocrono, inversa de la pendiente, ($^{\circ}\text{C día hoja}^{-1}$).	15
2.2 Área foliar final en función de la posición de hojas en el tallo de cultivos de maíz en el experimento 1 (Figura a) y en el experimento 2 (Figura b). Las curvas representan el ajuste obtenido con la ecuación 2.1. Los valores de los parámetros de la función se pueden observar en la Tabla 2.2.	17
2.3 Fracción senescida del IAF (IAF senescido/IAF total) (FIASF) en función del tiempo térmico desde la siembra en el experimento 1 (figura a) y en el experimento 2 (figura b). La función ajustada es $Y = Y_0 \exp(kX)$. Los valores de R^2 siempre fueron superiores a 0.96.	19
2.4 Tasa de senescencia en función de la relación fuente destino durante el período de llenado de granos (F/D_{LL}), ambos relativizados a P2K2 en cada experimento en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. La ecuación ajustada es $k_{\text{relativ}} = -0.249 * F/D_{LL\text{relativo}} + 1.228$ ($R^2 = 0.61$, $n=12$, $p < 0.01$)	20
2.5 Evolución del IAF verde desde la siembra en el experimento 1 (panel a) y en el experimento 2 (panel b). Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2, las cruces rojas entre P2K2 y P2K0, y los asteriscos interacción significativa ($p < 0.05$) (P2K2&P0K0 vs. P2K0&P0K2). Detalles del ANOVA en tabla 6.2 del Anexo.	21
2.6 IAF verde relativo al tratamiento P2K2, en función del tiempo térmico desde la siembra en el experimento 1 (panel a) y en el experimento 2 (panel b).	22
3.1 Biomasa aérea en función del tiempo térmico desde la emergencia en el experimento 1 (a) y en el experimento 2 (b). Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2 (respuesta a P), los círculos diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (respuesta a K), y los asteriscos interacción P x K significativa (P2K2& P0K0 vs. P2K0&P0K2). Las flechas indican fecha de floración.	31
3.2 Evolución de la Fracción de la radiación PAR interceptada (FPAR) en experimento 1 (Figura a) y en experimento 2 (Figura b). Las cruces indican efecto P significativo (P2K2 vs. P0K2), los círculos efecto K significativo (P2K2 vs. P2K0), y los asteriscos interacción P x K significativa (P2K2 y P0K0 vs. P2K0 y P0K2), para cada momento. No se observaron diferencias significativas entre P2K2 y P2K1. El único momento con diferencias significativas entre P2K2 y P1K2 fue en a los 455°C día el experimento 1.	32
3.3 Fracción de la radiación PAR interceptada (FPAR) en función del índice de área foliar verde (IAFV) en el experimento 2 en prefloración (a) y en post-floración (b). La función ajustada es $FPAR = \alpha [1 - e^{(-k * IAFV)}]$, con α restringido a 1. En (b) se grafica la función ajustada en prefloración, y los símbolos son las observaciones en post-floración. En el recuadro de la Figura b se observan los residuos (valores observados menos predichos por la relación prefloración).	33

3.4	Biomasa aérea acumulada en función de la radiación PAR interceptada acumulada. Los valores de R^2 de las regresiones de cada tratamiento fluctuaron entre 0.97 y 0.99. La regresión fue forzada a 0 en la ordenada al origen.	34
3.5	Relaciones entre rendimiento y sus componentes. a) Rendimiento y número de granos; b) Rendimiento y peso de granos; c) Peso de granos y número de granos. En la figura c las líneas punteadas muestran relaciones entre PG y NG con mismo rendimiento (líneas de iso-rendimiento).	38
3.6	Relación entre número de granos y tasa de crecimiento alrededor de floración (TCC_{FL}) para los tratamientos de fertilización evaluados en los dos experimentos. La función ajustada fue $NG = 108.7 * TCC_{FL} + 1428$.	40
3.7	Relación entre peso de granos y disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado (F/D_{LL}). La función ajustada fue $PG = 0.323 * F/D_{LL} + 199.4$.	40
4.1	Evolución de la absorción de nutrientes en el experimento 1 (Figuras a, c y e) y en el experimento 2 (Figura b, d, f). Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2 (respuesta a P), los círculos diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (respuesta a K), y los asteriscos valor p menor a 0.05 para el contraste de la interacción (P2K2 y P0K0 vs. P2K0 y P0K2).	50
4.2	Evolución de la absorción relativa de nutrientes en el experimento 1 (Figuras a, c y e, g) y en el experimento 2 (Figura b, d, f, h) según los tratamientos de P y K evaluados. Las barras indican la mínima diferencia significativa (test MDS, $\alpha = 0.05$) para las diferencias entre N, P y K. Cada nutriente se relativizó al valor máximo del ciclo, dentro de cada experimento y tratamiento.	52
4.3	Rendimiento en grano (15 % de humedad) en función de N (a), P (b) o K (c) absorbido. Se grafican las funciones de máxima dilución, acumulación y de absorción balanceada de nutrientes para rendimiento potencial de $12.000 \text{ kg ha}^{-1}$ determinadas por Setiyono et al. (2010).	58
4.4	Concentración de N (a), P (b) y K (c) en función de la biomasa aérea. Se ajustó una función en común para los tratamientos que no difirieron entre si ($p > 0.05$).	61
4.5	Comparación de las curvas de dilución de N, P y K en el tratamiento sin limitante de ningún nutriente (P2K2). La concentración se expresa en valores relativos a la concentración cuando la biomasa = 1 tn ha^{-1} , a los fines de comparar entre nutrientes.	62
4.6	Relaciones estequiométricas entre nutrientes absorbidos (N_{abs} , P_{abs} y K_{abs}) y biomasa total aérea (BT), ambos en base seca. Los ejes están en escala logarítmica (\log_{10}). El ajuste de cada función fue hecho con el método de ejes principales estandarizados (SMA).	64
5.1	Diagrama conceptual mostrando los principales resultados de esta tesis. Se remarcan las diferencias entre los efectos de las deficiencias de fósforo (en azul) y de potasio (en rojo). Las líneas punteadas indican un efecto relativo menor y las líneas llenas un efecto relativo mayor sobre la variable, comparativamente entre nutrientes. IAFV: índice de área foliar verde; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; IC: índice de cosecha; TCC_{FL} : tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración; F/D_{LL} : relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos; EFN: Eficiencia fisiológica del nitrógeno; EFP: Eficiencia fisiológica del fósforo; EFK: Eficiencia fisiológica del potasio.	70

ABREVIATURAS

Abreviatura	Descripción
N	nitrógeno
P	fósforo
K	potasio
IAF	índice de área foliar
IAFT	sumatoria de todas las hojas verdes y las senescidas
IAFV	sumatoria de todas las hojas verdes
FIAFS	Fracción de IAF senescido respecto a IAFT
EUR	eficiencia en el uso de la radiación interceptada
FPAR	fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente que es interceptada
IPAR	Radiación fotosintéticamente activa interceptada
IC	índice de cosecha
NG	número de granos
PG	peso de granos
TCC _{FL}	tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración
F/D _{LL}	relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos
INN	índice de nutrición nitrogenada
EFN	eficiencia fisiológica del nitrógeno
EFP	eficiencia fisiológica del fósforo
EFK	eficiencia fisiológica del potasio
[N]	concentración de nitrógeno
[P]	concentración de fósforo
[K]	concentración de potasio
EAP	eficiencia agronómica del fósforo
EAK	eficiencia agronómica del potasio
ICN	índice de cosecha de nitrógeno
ICP	índice de cosecha de fósforo
ICK	índice de cosecha de potasio
N _{abs}	nitrógeno absorbido
P _{abs}	fósforo absorbido
K _{abs}	potasio absorbido
BT	biomasa total

RESUMEN

Deficiencias de fósforo y potasio en maíz. Efectos sobre el área foliar, crecimiento y absorción de nutrientes

El manejo agronómico del fósforo (P) y del potasio (K) guarda similitudes, en gran medida por su baja movilidad en el suelo. Hay pocos estudios que aborden los procesos que se ven afectados en el cultivo de maíz (*Zea mays* L.) en situaciones de deficiencias de P, K o de ambos en conjunto. Para determinar los efectos de las deficiencias de estos nutrientes, se establecieron dos ensayos en cultivos de maíz en condiciones de campo, en estaciones de crecimiento consecutivas (2011-2012 y 2012-2013). Los tratamientos consistieron en combinaciones de distintos niveles de fertilización fosfórica y potásica. De manera contraria a lo hipotetizado, la deficiencia de P disminuyó el crecimiento temprano en el ciclo del cultivo, mientras que la deficiencia de K redujo el crecimiento hacia fines del ciclo. La deficiencia de P disminuyó la expansión foliar, con pocos efectos sobre la senescencia. Por el contrario, las deficiencias de K afectaron la senescencia marcadamente, con un menor efecto sobre la expansión foliar. Las deficiencias de P disminuyeron tanto la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (FPAR) como la eficiencia en el uso de la radiación (EUR). En cambio las deficiencias de potasio solo afectaron la FPAR. El índice de cosecha no fue afectado por las deficiencias de P y K. Las deficiencias de P disminuyeron el número de granos en mayor magnitud que el peso de los mismos, mientras que las deficiencias de K afectaron de manera similar ambos componentes. Las deficiencias de P no modificaron las relaciones estequiométricas con K o su curva de dilución, y viceversa. Las deficiencias de P cambiaron la curva de dilución de nitrógeno, provocando disminuciones en la concentración de nitrógeno a la misma biomasa aérea total. La interacción entre los efectos de P y de K, sobre el rendimiento y otras variables, fue sinérgica, ya que la respuesta a la adición combinada de los dos nutrientes fue mayor que la suma de las respuestas individuales.

Palabras clave:

Maíz – fósforo - potasio - expansión foliar - senescencia foliar - eficiencia en el uso de la radiación - curvas de dilución - relaciones estequiométricas.

ABSTRACT

Phosphorus and potassium deficiency in maize. Effects on leaf area, growth and nutrient uptake.

Some features of phosphorus (P) and potassium (K) fertilizer management are similar because of their low mobility in soil. Few studies addressed the processes that are affected by P and K deficiency or their interaction in maize (*Zea mays* L.). To determine the effects of these deficiencies, two trials were conducted under field conditions, in consecutive growing seasons (2011-2012 and 2012-2013). Treatments were a combination of different levels of P and K fertilization. Contrary to our working hypothesis, P deficiency affected maize growth early in the crop cycle, while K deficiency reduced growth at later stages. Phosphorus deficiency reduced leaf expansion, with little effect on foliar senescence. However, K deficiency strongly affected foliar senescence, with limited effects on foliar expansion. Phosphorus deficiency reduced both the fraction of photosynthetically active radiation intercepted (FPAR) and radiation use efficiency (EUR). On the other hand, K deficiency affected only FPAR. Harvest index was not affected by treatments. Phosphorus deficiency reduced grain number more than grain weight, while potassium deficiency reduced both components in a similar way. Phosphorus deficiency did not modify K stoichiometric relationships or its dilution curve, and viceversa. P deficiency changed the nitrogen dilution curve, reducing nitrogen concentration at the same total aerial biomass. P x K interactions, on yield and other variables, were synergistic, the combined effect of both nutrients was greater than the sum of their individual effects.

Key words:

Maize – phosphorus – potassium - foliar expansion - foliar senescence - radiation use efficiency - dilution curves - stoichiometric relationships.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN Y MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

1.1. INTRODUCCIÓN

El fósforo (P) y el potasio (K) son dos nutrientes frecuentemente deficientes a nivel mundial en sistemas agrícolas (Romheld y Kirby, 2010; Obersteiner et al., 2013). Tanto la continua extracción con la cosecha de cultivos como la baja reposición a través de la fertilización han resultado en balances negativos de casi todos los nutrientes en grandes zonas de la Argentina (Cruzate y Casas, 2009). Esto ha provocado que los niveles de P en el suelo disminuyan en la mayor parte de la Región Pampeana, hasta alcanzar valores con alta probabilidad de respuesta a la fertilización fosfórica en los principales cultivos (Sainz Rozas et al., 2012). Si bien el potasio (K) se absorbe en cantidades similares al nitrógeno (Setiyono et al., 2010), los niveles de disponibilidad en el suelo son altos aún, aunque disminuyeron notablemente con el uso agrícola (Correndo, 2011), y la respuesta a su aplicación es menos usual en la región pampeana. Sin embargo, suelos con niveles bajos de K son frecuentes en otras zonas agrícolas del país (e.g. Corrientes y Misiones) y del mundo como Uruguay (Barbazán et al., 2011), China (Wu et al., 2013), o Australia (Brennan y Bell, 2013).

El cultivo de maíz (*Zea mays* L.) ha ido ganando importancia en los sistemas de producción mixtos (agrícolas-ganaderos) de la provincia de Corrientes, en gran parte debido a la estabilidad en los rendimientos que se ha logrado ajustando prácticas de manejo y a la flexibilidad en el uso del grano, ya que una proporción se consume en la zona para producciones bovinas intensivas y otra se comercializa como grano para diversos fines. Gran parte de los suelos de la provincia de Corrientes donde se cultiva maíz tienen baja disponibilidad tanto de fósforo como de potasio (Escobar et al., 1996) y se conoce muy poco sobre las respuestas del maíz al agregado de P y K en estos suelos. No se han realizado estudios de respuesta a P en esta zona, sin embargo los niveles del nutriente en los suelos son originalmente bajos (menos de 5 mg kg^{-1} de P Bray1), si consideramos los valores críticos determinados para la Región Pampeana (Barbagelata, 2011; Gutierrez Boem et al., 2011). En el caso del K no se han determinado valores umbrales en la región pampeana debido al alto nivel de disponibilidad anteriormente mencionado. En el medio oeste de Estados Unidos se han calibrado modelos de respuesta al K disponible (0-15 cm, extracción con acetato de amonio), arrojando rangos óptimos de 144 a 301 mg K kg^{-1} sobre muestras secadas al aire (Barbagelata y Mallarino, 2013). En un Argiudol típico en el campo experimental del INTA Mercedes, con 31 mg kg^{-1} de K intercambiable, se observaron aumentos del rendimiento en grano de entre 50 y 100 %, conforme aumentaron las dosis de K entre 30 y 60 kg ha^{-1} (Figuroa y Benítez, 2010). Resultados similares se encontraron en la misma campaña y en un suelo similar, aumentando el rendimiento en un 50 % a partir de los $45 \text{ kg de K ha}^{-1}$ aplicados (Vidal Rodríguez, comunicación personal). Tras observarse síntomas de deficiencias de potasio recurrentemente en la zona (Figura 1.1),

corroborados por análisis foliares, los productores aplican fertilizantes potásicos usualmente. El manejo agronómico del P y del K guarda muchas similitudes, ya que generalmente los dos se aplican en forma conjunta en mezclas físicas a la siembra, siendo aplicados en bandas en la línea de siembra o, preferentemente, al costado.

a) Maíz temprano.



b) Soja Grupo de madurez VIII.



Figura 1.1: Síntomas de deficiencias de potasio en cultivos de maíz temprano (a) y soja GM VIII (b) en la zona de Mercedes (Corrientes). Campaña 2013-2014.

Las formas disponibles de fósforo y potasio interaccionan con la fase sólida del suelo, por lo que son nutrientes poco móviles en el suelo, y llegan a la raíz principalmente por difusión (Barber, 1995). Al ser nutrientes poco móviles, el volumen de suelo a partir del cual se absorben está directamente relacionado con la extensión del sistema radical (Silberbush y Barber, 1983 a; 1983 b). Bray (1954) postuló que los nutrientes poco móviles a diferencia de los más móviles (e.g. nitrógeno) manifiestan las deficiencias más temprano en el ciclo del cultivo porque en las primeras etapas el sistema radicular

es poco extenso. Aunque esta teoría ha sido ampliamente aceptada a lo largo de los años, hay pocas evidencias experimentales que comparen como se afecta el crecimiento de cultivos con deficiencias de nutrientes móviles contra el efecto de nutrientes con baja movilidad. En el cultivo de maíz algunos trabajos han descrito los cambios en el crecimiento a lo largo del ciclo con deficiencias de nitrógeno (N) (Uhart y Andrade, 1995 a; Ciampitti, 2013) o de fósforo (Plenet et al., 2000 a), pero no se encontraron antecedentes con potasio o de P y K en conjunto.

Ha habido pocos avances para determinar cómo reducen el rendimiento en maíz las deficiencias de P y K a nivel de cultivo. Existen varias aproximaciones para el estudio de la generación del rendimiento en maíz. Por un lado se ha estudiado la determinación de los componentes numéricos del rendimiento, peso y número de granos, haciendo hincapié en el último por ser el que explica la mayor parte de las variaciones en rendimiento de maíz (Fischer y Palmer, 1984). La tasa de crecimiento del cultivo o de la planta en el período alrededor de floración se relaciona con el número de granos fijados (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Vega et al., 2001 a), a través de la proporción del crecimiento que es destinado a estructuras reproductivas y del número de granos fijados por unidad de crecimiento reproductivo (Vega et al., 2001 b). El peso potencial de los granos se define en el período inmediatamente posterior a la fecundación (Jones et al., 1996) y luego, durante el llenado, la relación fuente:destino determina el peso final alcanzado (Borrás et al., 2004). Sin embargo existe una larga asociación negativa entre el número y el peso de los granos, tanto entre especies (Gambin y Borrás, 2010) como dentro de una especie (Borrás y Otegui, 2001). Un modelo alternativo para abordar la generación del rendimiento en maíz es el propuesto por Monteith (1977) donde el rendimiento es función de la radiación interceptada, la eficiencia con la que es convertida en biomasa, y la proporción de la biomasa que se encuentra en granos al momento de madurez fisiológica (índice de cosecha) (Stockle y Kemanian, 2009). En este sentido es relevante conocer los efectos de las deficiencias de P y K sobre el área foliar ya que esta determina la interceptación de radiación, siendo esta relación caracterizada a través del coeficiente de atenuación lumínica (Hipps et al., 1983). El área foliar verde, responsable de la fotosíntesis, es el resultado del balance entre expansión y senescencia del canopeo. Por lo tanto resulta importante determinar los efectos de las deficiencias nutricionales sobre ambos procesos. Plenet et al. (2000 b) y Colomb et al. (2000) en cultivos de maíz con deficiencias de fósforo, y Meille y Pellerin (2004) con deficiencias de potasio, detectaron efectos sobre la expansión foliar con pocos efectos sobre la senescencia.

El estudio de la absorción de nutrientes corresponde a un enfoque alternativo utilizado para abordar la determinación del rendimiento con deficiencias de N, P o K (Sattari et al., 2014; Xu et al., 2013; Setiyono et al., 2010). Se ha remarcado la importancia de la absorción balanceada de nutrientes para alcanzar altos rendimientos y eficiencias de utilización de los mismos (Janssen, 1998). En estos estudios, para computar el rendimiento final estimado se solapan el rango de rendimientos probables de cada nutriente, definidos por la absorción final de cada nutriente y las funciones de máxima acumulación y de máxima dilución. Dado que las deficiencias de P aumentan la relación raíz:tallo y las de K la disminuyen (Hermans et al., 2006), las deficiencias de P no afectarían la absorción de K, mientras que las de K disminuirían la absorción de P.

En situaciones de producción, es frecuente que más de un nutriente limite simultáneamente la producción de los cultivos. Pocos estudios han abordado los efectos

de la interacción entre nutrientes sobre los mecanismos ecofisiológicos (Prystupa et al., 2004; Salvagiotti y Miralles 2008). Fageria (2001) sugiere tres tipos de interacciones: a) los nutrientes combinados producen una respuesta que es mayor que la suma de sus efectos individuales, i.e. interacción positiva (sinérgica); b) el efecto combinado es menor, i.e. la interacción es negativa (antagónica) y c) cuando no hay diferencias con la suma de los efectos individuales y no hay interacción (respuesta aditiva). No es posible generalizar el tipo de interacción, ya que depende de factores tales como la naturaleza del par de nutrientes implicados (Rubio et al., 2003), interacciones en el suelo de los fertilizantes aplicados (Erani y Barber, 1991), o la magnitud de las deficiencias, ya que una deficiencia severa podría limitar la respuesta a la adición de otro nutriente más que una deficiencia moderada (Alvarez, 2012). Si en plantas o comunidades vegetales predominan las respuestas de las plantas del tipo de optimización de asignación de recursos (e.g. crecimiento aéreo vs. crecimiento radical) (Bloom et al., 1985) las respuestas serían predominantemente aditivas. La interacción positiva o sinérgica sería más acorde a la teoría de Liebig (1855), donde no hay respuesta a la adición de un nutriente hasta que se supla la deficiencia del nutriente más limitante. En el caso de recursos edáficos (agua, nutrientes) la asignación hacia una estructura (raíz) puede mejorar la captura de más de un recurso, lo que haría que el crecimiento esté limitado por un solo recurso (Gleeson y Tilman, 1992).

La falta de interacción entre científicos de distintos áreas del conocimiento y la menor cantidad de trabajos en condiciones de campo, limitan los conocimientos disponibles o su validez. Estudios más cercanos a la ciencia del suelo, usualmente basados solo en la oferta de nutrientes, han fallado en la predicción de la respuesta de cultivos, en muchos casos, por el rol activo que tienen las plantas en la absorción y utilización de los nutrientes (Hinsinger et al., 2011). Por otro lado existe un gran número de trabajos en laboratorio o experimentos con un alto grado de control ambiental, los cuales no han sido exitosos en trasladar los resultados a condiciones de campo (Passioura, 2010). El efecto de estos dos fenómenos se ve reflejado en el estado actual de los modelos de simulación de cultivos, con nutrientes que no sean nitrógeno. Por ejemplo, APSIM (Keating et al., 2003) incorporó simulaciones bajo condiciones limitantes de P, sin embargo reconocen la falta de información para reproducir los efectos de las deficiencias de P sobre la fotosíntesis, expansión foliar y desarrollo (Delve et al., 2009). Otros modelos simulan muy bien la adquisición de recursos edáficos, como Simroot (Lynch et al., 1997), pero la modelización de los efectos de las deficiencias de N, P o K sobre el crecimiento, descritos por Postma y Lynch (2011), son muy pobres aún a la luz de los conocimientos actuales. La última versión de los modelos DSSAT (4.5) (Hoogenboom et al., 2012), aún no incorporó simulaciones con limitaciones por P o K, aunque el hecho de haber dejado un espacio vacío con sus nombres en el módulo de suelos demuestra la voluntad de incorporarlos a la brevedad.

1.2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Cada hipótesis y objetivo se corresponde con un capítulo.

Capítulo 2: Expansión y senescencia foliar.

Objetivo: evaluar los efectos de la deficiencia de P, K y su interacción sobre la dinámica de aparición de hojas, área foliar individual, senescencia y evolución del área foliar verde en maíz.

Hipótesis: las deficiencias de P y de K actuarán de manera similar, disminuyendo la expansión foliar en las primeras etapas del ciclo sin mayores efectos sobre la senescencia.

Capítulo 3: Crecimiento y determinación de los componentes del rendimiento.

Objetivo: Determinar los efectos de las deficiencias de P, K, y su interacción, sobre el crecimiento, la intercepción de radiación, el coeficiente de atenuación lumínica, la EUR, el rendimiento en grano y la determinación de sus componentes numéricos en cultivos de maíz.

Hipótesis: i) dada la baja movilidad de P y K en el suelo, las deficiencias de estos nutrientes reducirán el crecimiento del cultivo de maíz en mayor medida en etapas tempranas del ciclo; ii) dado que las deficiencias de P y de K se manifestarían más temprano en el ciclo, el NG será el componente más afectado por las deficiencias de ambos nutrientes, por ser este determinado más temprano en el ciclo que el PG; iii) la reducción en el rendimiento será consecuencia de una caída en la FPAR sin afectarse la EUR o el IC.

Capítulo 4: Absorción, curvas de dilución y relaciones estequiométricas de nitrógeno, fósforo y potasio.

Objetivo: i) determinar cómo las deficiencias de P y K afectan la absorción, las curvas de dilución y las relaciones estequiométricas de N, P y K; ii) evaluar potenciales herramientas de diagnóstico nutricional en situaciones de deficiencia conjunta de P y K.

Hipótesis: las deficiencias de P no afectarán la absorción de K, mientras que las deficiencias de K si afectarán la absorción de P.

1.3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

1.3.1. Características experimentales y conducción de los ensayos

Se llevaron a cabo dos experimentos a campo en campañas agrícolas consecutivas en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Mercedes (Mercedes, Corrientes, Argentina) (29° 11,92' Lat S, 58° 2.75' Long O): Campaña 2011-2012 (experimento 1) y campaña 2012-2013 (experimento 2).

Existen dos estrategias para el cultivo de maíz bien diferenciadas en la región: a) cultivos tempranos, con siembras de Agosto a principios de Septiembre, con el objetivo de ubicar etapas reproductivas antes de Enero, donde existen altas probabilidades de ocurrencia de déficits hídricos y golpes de calor (i.e. temperaturas máximas mayores a 35 °C) y b) cultivos tardíos, con siembras entre el 15 de Diciembre y el 15 de Enero, ubicando etapas reproductivas después del 20 de Febrero. En este ensayo se utilizó la primer estrategia, por ser la más utilizada en la zona y por tener los cultivos mayor potencial de rendimiento. El experimento 1 fue sembrado el 12 de Septiembre del 2011 y el experimento 2, el 30 de Agosto del 2012. En ambos ensayos se utilizó el híbrido simple DK 747 VT3P (Monsanto Argentina), ampliamente utilizado en la zona. Se sembró de manera mecánica, con una distancia entre hileras de 70 cm, lográndose 68000 y 73000 pl ha⁻¹ en los experimentos 1 y 2 respectivamente. Cada parcela constó de 8 (Exp. 1) o 6 surcos (Exp. 2) por 15 metros de largo.

Los dos experimentos tuvieron los mismos tratamientos, detallados en la Tabla 1.1. Se utilizaron tres niveles de cada nutriente en ausencia de deficiencias del otro nutriente, y un tratamiento sin P ni K. Así se pudo evaluar el efecto de los niveles de P, con suficiencia de K (P0K2, P1K2 y P2K2), el efecto de los niveles de K, con suficiencia de P (P2K0, P2K1 Y P2K2), y analizar la interacción P x K (P0K0, P2K0, P0K2 y P2K2). El diseño experimental fue en bloques completos al azar, con cuatro repeticiones.

Tabla 1.1: Denominación de cada tratamiento, dosis de nutrientes aplicados (kg ha⁻¹) y combinaciones de tratamientos utilizadas para cada evaluación.

Tratamiento	P	K	Niveles de P	Niveles de K	P x K
P0K0	0	0			I
P0K2	0	75	I		I
P1K2	40	75	I		
P2K0	60	0		I	I
P2K1	60	45		I	
P2K2	60	75	I	I	I

Se realizó un laboreo con dos pasadas de discos y una rastra de dientes previo a la siembra. Los fertilizantes con K (cloruro de potasio, 50 % de K) y P (super fosfato triple, 20 % de P) se aplicaron al voleo una semana antes de la siembra y después de la última labor mecánica de preparación de suelo. Para prevenir las deficiencias de

nitrógeno (N) se aplicó urea (46% de N) al voleo en dos veces: a la siembra (100 kg N ha⁻¹) y con 6 hojas expandidas (100 kg N ha⁻¹). Por experiencias previas tanto de productores como de ensayos de parcelas en la zona es muy poco probable que se hayan presentado deficiencias de otro nutriente, aparte de los estudiados en esta tesis. Los ensayos se condujeron con riego para prevenir déficits hídricos. En el experimento 1 se regó con aspersores y en el experimento 2 con mangueras de riego perforadas. Se realizaron aplicaciones preventivas de los funguicidas azoxistrobina (100 g ha⁻¹) y cyproconazole (40 g ha⁻¹), cuando los cultivos tuvieron alrededor de 10 hojas expandidas para prevenir enfermedades foliares. Los ensayos se mantuvieron libres de malezas con aplicaciones de glifosato tanto en preemergencia como en postemergencia (3 a 4 lt ha⁻¹) y atrazina en preemergencia (3 lt ha⁻¹). Adicionalmente se realizaron controles manuales de malezas cuando fue necesario. En el experimento 1, cuando el cultivo tenía 5 hojas expandidas, se aplicó cipermetrina a razón de 300 cc ha⁻¹, a los fines de controlar gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*).

1.3.2. Características de la serie de suelo y análisis químico de los sitios utilizados

El suelo donde se llevaron adelante estos ensayos corresponde a un Argiudol típico, serie Puesto Colonia. En la Tabla 1.2 se puede observar la descripción del perfil modal, realizada por Escobar et al. (1996). Esta serie se ubica en relieve normal, posición de loma con pendientes de 0.5 a 1%. La capacidad de uso es IIe, con limitantes por erosión hídrica potencial, es un suelo profundo y con drenaje moderado.

Tabla 1.2: Perfil modal de la serie de suelo Puesto Colonia (Argiudol típico)

Horizonte	Profundidad cm	M.O.	Arcilla	Li mo	Are na	pH	Ca	Mg	K	Na
		-----	-----	-----	-----		-----	-----	-----	-----
			%				Meq/100g			
A	0-21	2.86	38	33.9	27.7	5.7	7.8	2.2	0.08	0.1
AB	21-38	1.66	37.4	33.4	28.8	5.9	11	2	0.08	0.1
Bt1	38-58	1.1	45.8	31.3	22.2	6.1	18.5	8.4	0.13	0.3
Bt2	58-75	0.84	43.1	34.7	21.9	6.5	18.8	5.8	0.12	0.3
Bt3	75-102	0.37	39	35.8	24.8	6.7	17.3	2.8	0.24	0.4
BC	102 +	0.34	37.2	36.4	25.7	6.8	15.4	3.4	0.40	0.4

Los resultados de análisis químicos en los primeros 20 cm para los suelos utilizados en los experimentos se observan en la Tabla 1.3.

Tabla 1.3: Análisis químicos de los dos ensayos en los 20 cm superficiales de suelo.

Experimento	pH	M.O. %	P (Bray I)	K (Acetato de amonio)
			-----mg kg ⁻¹ -----	
Experimento 1	5.5	2.80	5.5	51
Experimento 2	5.8	2.78	5.0	47

1.3.3. Análisis de la información

Para cada variable y en cada momento del ciclo se realizó un ANOVA con todos los tratamientos. El ANOVA se realizó considerando a los factores experimento, bloque (anidado en experimento), tratamiento y la interacción tratamiento*experimento. La interacción tratamiento * experimento fue significativa para rendimiento ($p=0.01$), y para la mayoría de las variables estudiadas, por lo que se realizaron análisis por separado de cada experimento. Cuando el efecto de los tratamientos fue significativo ($\alpha=0.05$) se compararon las medias mediante el test de comparaciones múltiples considerando la mínima diferencia significativa (MDS) ($\alpha=0.05$). El efecto de las deficiencias de cada nutriente (P y K) se evaluó en ausencia de deficiencias del otro nutriente. Así en el caso de las deficiencias del P se tuvieron en cuenta las diferencias del test MDS de P1K2 vs. P2K2 (nivel medio de deficiencia) y de P0K2 vs. P2K2 (nivel alto de deficiencia). En el caso de las deficiencias de K se tuvieron en cuenta las diferencias del test MDS de P2K1 vs. P2K2 (nivel medio de deficiencia) y de P2K0 vs. P2K2 (nivel alto de deficiencia). También se realizaron los contrastes ortogonales que representan al factorial completo P x K (Petersen, 1994). Estos son: Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción P x K: P2K2&P0K0 vs. P2K0&P0K2.

Cuando se ajustaron funciones se probó la significancia estadística de la regresión, y se compararon los parámetros individuales o funciones. Se ajustó una función por tratamiento y se comparó con una función en común para todos los tratamientos mediante un test de F (Mead et al., 1993). Cuando se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($\alpha=0.05$), se realizaron comparaciones múltiples entre tratamientos. Cuando no hubo diferencias entre tratamientos se ajustó una sola función.

1.4. CONDICIONES CLIMÁTICAS EN LOS ENSAYOS

La temperatura media, máxima y mínima, radiación global y precipitaciones fueron registradas por una estación ubicada a unos 200 m de los ensayos.

Los dos experimentos tuvieron condiciones climáticas contrastantes: la campaña 2011-2012 (experimento 1) fue definida como un año niña fuerte y la campaña 2012-2013 (experimento 2) como neutro (NOAA, página web). En las Figura 1.2 se puede observar que en el experimento 1 hubo mayor temperatura media diaria (22.2 vs. 21,9 °C) y radiación global media diaria (23.3 vs. 20.7 MJ m⁻²) que en el experimento 2. En ambos experimentos en la etapa prefloración la temperatura media (19.1 y 17.2 °C) y la radiación global (20.8 y 20 MJ m⁻²) fueron menores que en posfloración (24.7 y 23.9 MJ m⁻² de radiación global y 24 y 24.2 °C de temperatura media). En el período centrado en floración, en el experimento 1 la temperatura media diaria promedio fue de 22.6 °C y la radiación media diaria promedio de 22.5 MJ m⁻², mientras que en el experimento 2 ambas variables fueron mayores (23.6 °C y 24.5 MJ m⁻² respectivamente). Esto arrojó valores de coeficiente fototermal (calculados con temperatura base de 8 °C) muy similares en ambos experimentos (1.54 y 1.57 MJ m⁻² °C⁻¹ en los experimentos 1 y 2 respectivamente). Entre el 30 de Diciembre del 2011 y el 11 de Enero del 2012 (experimento 1) ocurrieron 12 días con temperaturas máximas superiores a 35 °C (Figura 1), las que probablemente provocaron el fin del llenado de los granos (Cheik y Jones, 1994) que se encontraban próximos a madurez fisiológica.

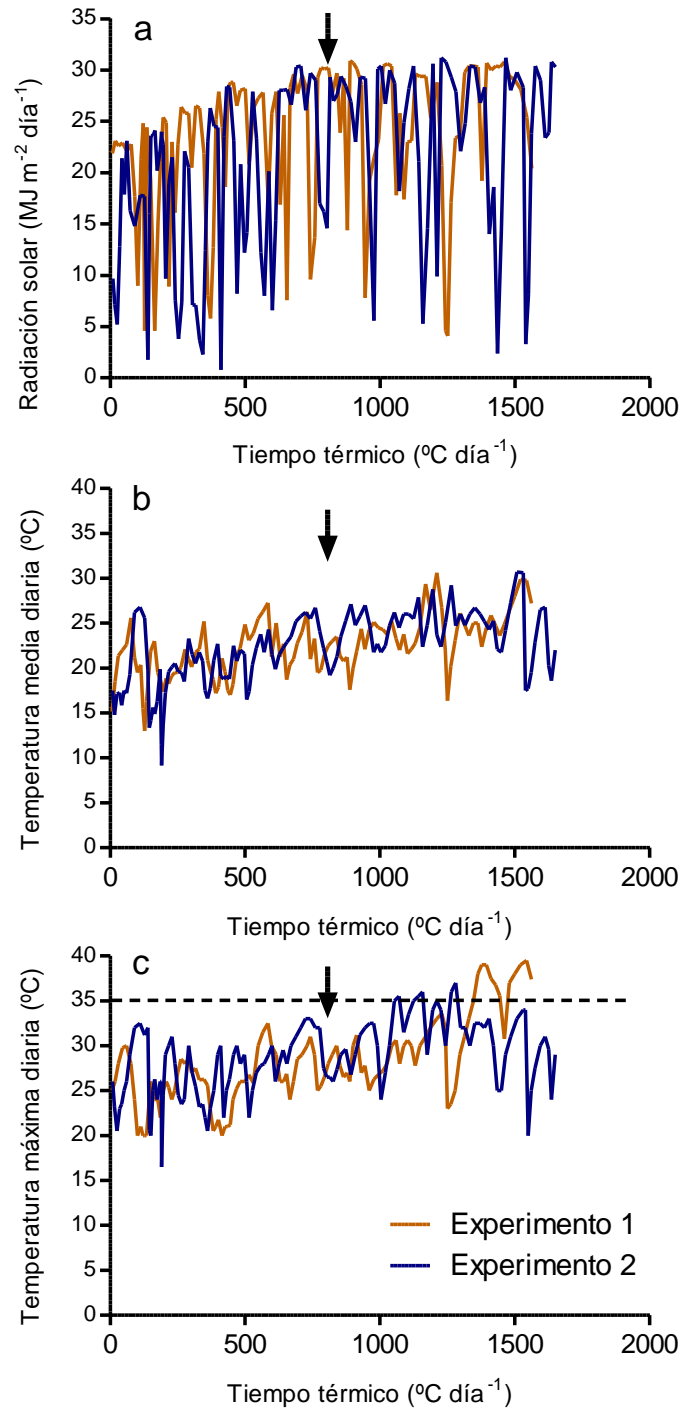


Figura 1.2: Radiación solar (a), temperatura media diaria (b), y temperatura máxima diaria (c) hasta madurez fisiológica del maíz en cada experimento, en función del tiempo térmico desde emergencia. La flecha indica el momento de floración del cultivo. En la figura c la línea punteada indica los 35°C señalados como umbral de daño por altas temperaturas.

1.5. PARTES CONSTITUTIVAS DE ESTA TESIS

Esta tesis está compuesta de un capítulo introductorio, tres capítulos cada uno correspondiente a un objetivo, conclusiones finales y anexo. En el Capítulo 1 se hizo una introducción y se dieron detalles generales de los experimentos; en el Capítulo 2 se hará una descripción de los efectos sobre el área foliar, expansión y senescencia; en el Capítulo 3 se abordarán temas relacionados al crecimiento y determinación del rendimiento en grano; en el Capítulo 4 se tratará la absorción de nutrientes, curvas de dilución y relaciones estequiométricas. Finalmente en el Capítulo 5 se detallarán las conclusiones generales y aspectos más relevantes de los resultados de esta tesis.

CAPÍTULO 2: EXPANSIÓN Y SENESCENCIA FOLIAR.

2.1. INTRODUCCIÓN

La expansión y senescencia foliar, son los procesos determinantes de la intercepción de radiación en el cultivo de maíz. Si bien tienen un cierto grado de superposición temporal, la expansión finaliza a mediados del ciclo del cultivo, en momentos previos a la floración (R1, Ritchie y Hanway, 1982), mientras que a partir de allí empieza a cobrar importancia la fracción senescida. Trazando una analogía con poblaciones de individuos (Harper, 1989) la densidad poblacional (número de hojas verdes) máxima se encuentra a mediados del ciclo del cultivo, coincidentemente con los máximos índices de área foliar (IAF, m² hoja m⁻²suelo). En la primer mitad del ciclo, tienen lugar la diferenciación (nacimiento) y expansión foliar. Luego de floración o comienzos del llenado efectivo de los granos, la senescencia (muerte) pasa a ser un proceso más importante (Antonietta et al., 2014; Borrás et al., 2003; Muchow y Carberry, 1989).

Se ha visto que deficiencias de fósforo (P) en trigo pueden limitar la expansión de hojas directamente, aún sin limitar la provisión de asimilados (Rodríguez et al., 1998 a), por una disminución en el número de células diferenciadas (Assuero et al., 2004). En algunos estudios en cultivos de maíz en condiciones de campo, se observó que disminuyó la tasa de aparición de hojas y el tamaño final de las hojas individuales (Plenet et al., 2000 b; Colomb et al., 2000). Resultados similares se obtuvieron con cultivos de maíz dulce (Fletcher et al., 2008 a). Por otro lado las deficiencias de potasio (K) pueden disminuir la conductancia estomática y la fotosíntesis, y alterar potenciales hídricos, turgencia y finalmente la expansión celular (Pettigrew, 2008). Consecuentemente en cultivos de maíz con deficiencias de potasio (K) se observó un retraso en la aparición de hojas y menor área individual (Meille y Pellerin, 2004), siendo este un efecto similar al de las deficiencias de P.

La relación entre el área de una hoja individual y la posición en el tallo guarda una marcada forma “acampanada”. Es así que Dwyer y Stewart (1986) explicaron la relación entre la posición de las hojas en el tallo con el área de las hojas individuales a través de la siguiente función exponencial (Eq. 1).

$$AH_n = AH_0 \exp [-b (X_n - X_0)^2 + c (X_n - X_0)^3] \quad \text{[ecuación 2.1]}$$

Siendo

AH_n: área de la hoja n

AH₀: área de la hoja más grande

X₀: posición de la hoja más grande

X_n : posición de la hoja X

b: amplitud de la curva

c: grado de asimetría de la curva

Esta función fue validada con variaciones en genotipos (Keating y Wafula, 1992; Elings, 2000) nitrógeno, densidad de siembra y espaciamiento (Valentinuz y Tollenaar, 2006), o fecha de siembra (Muchow y Carberry, 1989). Dado que el fósforo y el potasio tendrían un efecto relativo mayor en etapas tempranas, se podría esperar que cambien la simetría de la distribución de las hojas (parámetro c), disminuyendo el efecto de la deficiencia sobre el tamaño en etapas tardías. Tardieu et al. (1999) remarcaron la necesidad de desligar los procesos de expansión de la rutina del carbono, en la modelización de la expansión foliar, ya que hay muchos factores que afectan la expansión y no el crecimiento, y viceversa. La ecuación 2.1 se ha utilizado para modelar la expansión de canopeos (Fournier y Andrieu, 1998) o realizar estimaciones de área foliar de un gran número de plantas (Boomsma et al., 2009).

La senescencia foliar tiene un progreso lento hasta floración, luego de lo cual comienza un período donde aumenta significativamente. Tanto el comienzo de la senescencia como el momento en que se acelera no fueron modificados por manipulaciones fuente/destino, espaciamiento entre hileras o densidad de plantas (Borrás, et al., 2003). En la etapa de rápido incremento cobran importancia la disponibilidad de asimilados y de nitrógeno (N) para mantener funcional el área foliar (Rajcan y Tollenaar, 1999 a y b; Uhart y Andrade, 1995 b; Tollenaar y Daynard, 1982). La compleja interrelación entre factores subyace en que no se sabe certeramente si la removilización de N es consecuencia del comienzo de una senescencia programada o si dispara este proceso. Recientemente, usando técnicas de genética molecular, se determinó que la expresión de algunos genes relacionados con la senescencia y la de otros relacionados con la removilización de N, se da de manera independiente (Martin et al., 2005), por lo que la senescencia temprana no induce la removilización de N. Las pocas evidencias existentes con deficiencias de P mostraron una reducción en la senescencia (Colomb et al., 2000) o sin efectos sobre la misma (Fletcher et al., 2008 a; Plenet et al., 2000 b). La senescencia también se vio poco afectada por deficiencias de K (Meille y Pellerin, 2004).

El **objetivo** de este capítulo fue evaluar los efectos de las deficiencias de P, K y sus interacciones sobre la dinámica de aparición de hojas, área foliar individual, senescencia y evolución del área foliar verde en maíz.

La **hipótesis** de trabajo fue que las deficiencias de P y de K actuarán de manera similar, disminuyendo la expansión foliar en las primeras etapas del ciclo sin mayores efectos sobre la senescencia.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Muestreos y mediciones

Cuando los cultivos tuvieron entre 2 y 3 hojas expandidas, se marcaron en cada parcela 10 plantas consecutivas del mismo surco, homogéneas en tamaño y desarrollo. Sobre estas se realizaron las mediciones de fenología, área foliar y senescencia foliar. Se determinó el número de hojas totalmente expandidas (lígula visible) y hojas aparecidas (puntas de hojas) con una frecuencia semanal aproximadamente. El área foliar verde individual de las hojas totalmente expandidas fue estimada a partir del producto del largo y de su ancho máximo, aplicando el coeficiente 0,75. Esta relación ha demostrado ser muy robusta y ampliamente utilizada (D'Andrea et al., 2006; Maddonni et al., 2006; Valentinuz y Tollenaar, 2006). Para la evaluación de la senescencia, una hoja se consideró senescida cuando su área verde fue menor al 50 % (apreciación visual), siendo este un método muy utilizado en maíz (Borrás et al., 2003; Meille y Pellerin, 2004; Fletcher et al., 2008 a; Plenet et al., 2000 b; Colomb et al., 2000). El área foliar total de cada planta, durante la etapa de aparición de hojas (hasta que se expandió la última hoja) fue calculada como la suma de la superficie de las hojas con lígula visible más el área final (área máxima cuando finaliza la expansión) de las dos hojas siguientes, las cuáles han demostrado representar correctamente el área foliar de las hojas aún en expansión en el cogollo (Muchow y Carberry, 1989).

2.2.2 Cálculos y análisis estadístico

El IAF es la superficie de hojas por unidad de superficie de suelo. El IAF total (IAFT) fue calculado como la sumatoria de todas las hojas expandidas, las verdes y las senescidas. El IAF verde (IAFV) corresponde la sumatoria de la superficie de todas las hojas verdes en un cierto momento del ciclo. Para los análisis de senescencia se utilizó preferentemente la fracción senescida, (FIAFS = IAF senescido/IAFT), para distinguir las diferencias en senescencia de las diferencias en superficie de hojas senescida debidas a diferentes IAF alcanzados.

Para los análisis de regresiones se tomaron en cuenta los promedios de cada tratamiento, (promedio de las 4 repeticiones, con 10 plantas en cada una). Se ajustaron funciones lineales para las relaciones entre el número de hojas aparecidas y el tiempo térmico desde emergencia, con ordenada al origen 1 (Número de hojas = Tasa de aparición x Tiempo térmico + 1) (Fletcher et al., 2008 a). El filocrono se calculó como la inversa de la pendiente de esta relación ($C^{\circ} \text{ día hoja}^{-1}$). Para describir el área de las hojas en función de su posición en el tallo se utilizó la ecuación 2.1, descrita en la introducción de este capítulo. Para representar la evolución de la senescencia, se ajustó una función exponencial a la fracción del área foliar senescida en función del tiempo térmico (Muchow y Carberry, 1989) ($Y = Y_0 \exp(kX)$) (ecuación 2.2). El parámetro k es la tasa de senescencia, y tiene como unidades la recíproca de las unidades del eje X ($^{\circ}C \text{ día}^{-1}$). El parámetro Y_0 , representa la fracción de área senescida al tiempo térmico cero (emergencia). Se compararon parámetros o funciones ajustadas, mediante el test de F (Mead et al., 1993). En la evaluación de la evolución del IAFV se realizó un ANOVA

por cada momento, del mismo modo que para otras variables. Se calculó el tiempo térmico desde la emergencia ($^{\circ}\text{C día}$), restando a la temperatura media diaria una temperatura base de 8°C (Ritchie y NeSmith, 1991), a los fines de poder realizar comparaciones entre experimentos. De la misma manera se realizó un ANOVA para evaluar diferencias en el área foliar de las hojas según su posición en el tallo.

La relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) se cuantificó como el cociente entre el incremento en biomasa de dicho período (R2 a R6) y en número de granos fijados, ya que estos son los únicos destinos en esa etapa (Borrás y Otegui, 2001).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Desarrollo: número de hojas y tasa de aparición

La tasa de aparición de hojas disminuyó un 12 y un 14 % con deficiencias de P en los experimentos 1 y 2 respectivamente, ya que se observaron diferencias significativas en la pendiente de la relación hojas aparecidas vs. tiempo térmico entre P0K2 y P2K2 ($p < 0.05$). Por otra parte, en el experimento 2, se observaron diferencias significativas entre P0K0 y P2K2. Esta reducción en la tasa de aparición de hojas fue del 14 % (Figura 2.1). Los valores de R^2 de las funciones ajustadas siempre fueron superiores a 0.94.

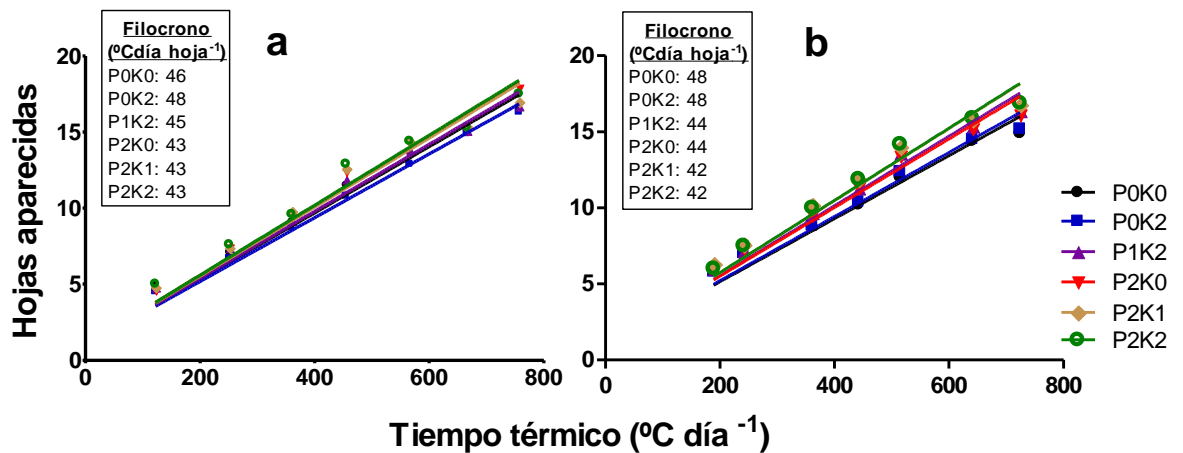


Figura 2.1: Hojas aparecidas en el maíz en función del tiempo térmico (a) en el experimento 1 y (b) en el experimento 2 en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. En los recuadros se informan los valores del filocrono, inversa de la pendiente ($^{\circ}\text{C día hoja}^{-1}$).

En los dos experimentos el número final de hojas fue similar en el tratamiento P2K2, c.a. 17 hojas. Tampoco se observaron diferencias significativas entre tratamientos en el

número de hojas por planta dentro de cada experimento (Tabla 2.1). Por lo tanto tampoco hubo efecto de la interacción P x K sobre el número final de hojas por planta.

Tabla 2.1: Numero de hojas por planta en cultivos de maíz con distintas combinaciones de fertilización con P y K.

Tratamientos	Experimento 1	Experimento 2
P0K0	17.3 ¹	16.9
P0K2	17.2	17.0
P1K2	17.1	17.0
P2K0	17.1	16.9
P2K1	17.1	17.0
P2K2	17.2	17.0
	Valores p	
Tratamientos ²	0.56	0.39
Efecto principal P ³	0.40	0.58
Efecto principal K	0.61	0.11
Interacción PxK	0.40	0.27

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs. P0K2&P2K0.

2.3.2. Área foliar individual

Ambas deficiencias disminuyeron el área foliar de las hojas individuales, aunque el efecto de las deficiencias de P (P0K2 vs. P2K2) fue mayor en promedio (14 y 22 %, experimentos 1 y 2) que el de las deficiencias de K (P2K0 vs. P2K2) (11 y 16 % experimentos 1 y 2). La ecuación 2.1 describió satisfactoriamente el área foliar de las hojas individuales en función de su posición en el tallo, como se observa en la Figura 2.2, obteniéndose valores de $R^2 > 0.98$. Las deficiencias de P y de K afectaron significativamente los parámetros de la ecuación 2.1 (Tabla 2.2). Como se observa en esa tabla, el parámetro más afectado fue AH_0 (área de la hoja más grande), encontrándose diferencias significativas respecto a P2K2 de los tratamientos P0K0, P0K2 y P2K0 en ambos experimentos, y una tendencia en el tratamiento P1K2 en el experimento 2. También se observaron aumentos significativos del parámetro b (amplitud) en P0K0 y P0K2 respecto a P2K2, el experimento 2.

Adicionalmente se realizó un análisis de varianza para cada posición de hojas (detalles en Anexo, tabla 6.1). En la figura 2.2 las barras debajo del eje X indican diferencias significativas en el análisis de varianza respecto a P2K2, de P0K2 (barras azules), P2K0 (barras rojas), e interacción PxK (barras negras). En el experimento 1 se observaron disminuciones significativas en el área foliar por deficiencias de P en las hojas 5 a 14, mientras que las deficiencias de K afectaron el área foliar de las hojas 12 a 14. En el

experimento 2 ambas deficiencias afectaron el área de las hojas 4 a 17. La interacción fue significativa para las hojas 7, 8 y 17 en el experimento 2.

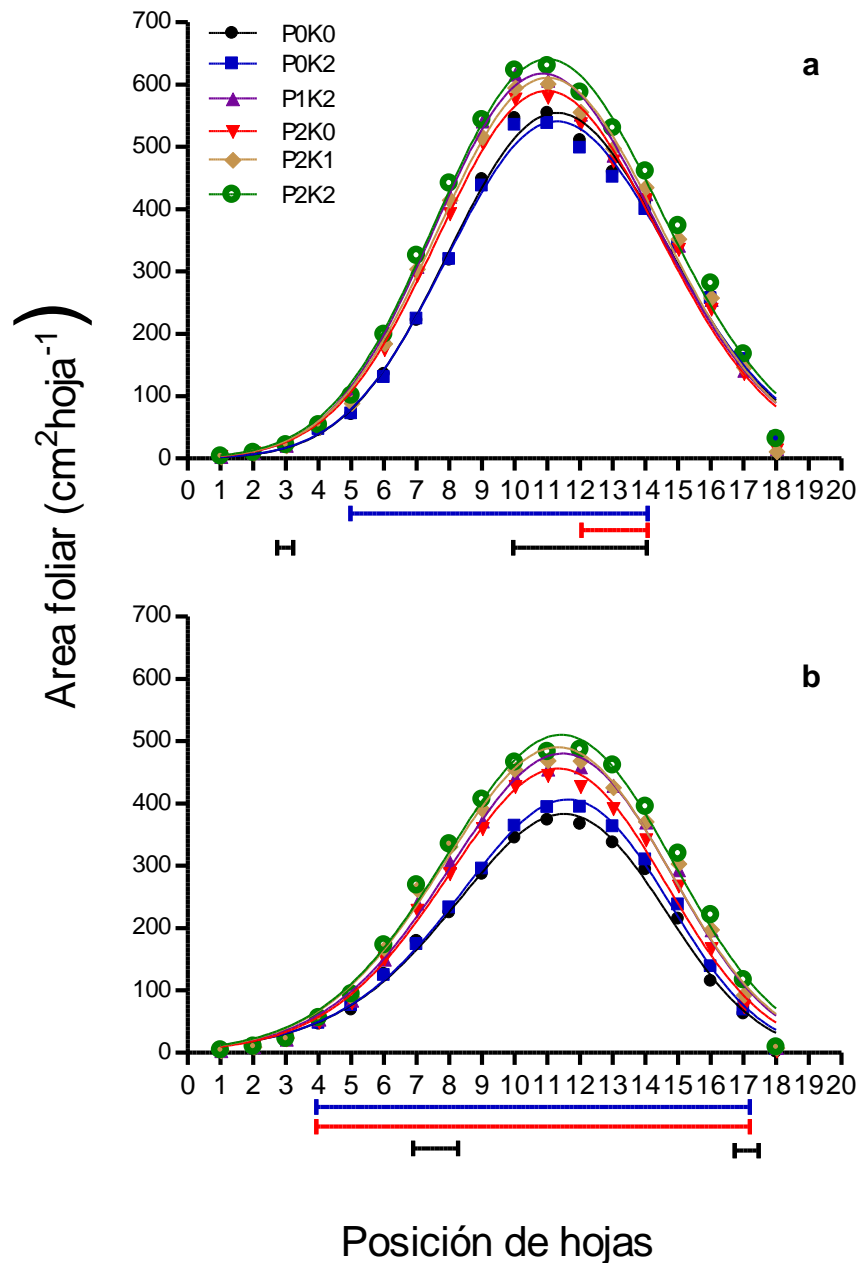


Figura 2.2: Área foliar final en función de la posición de hojas en el tallo de cultivos de maíz (a) en el experimento 1y (b) en el experimento 2 en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. Las curvas representan el ajuste obtenido con la ecuación 2.1. Los valores de los parámetros de la función se pueden observar en la Tabla 2.2. Las barras debajo de los ejes X indican diferencias significativas (test MDS $\alpha=0.05$) respecto a P2K2 de P0K2 (barras azules), P2K0 (barras rojas) e interacción PxK significativa (barras negras).

Tabla 2.2: Parámetros de las ecuaciones ajustadas al perfil del área foliar (ecuación 2.1, Figura 2.2) (Dwyer y Stewart, 1986).

	AH_0 (cm^2)	B	X_0	c
Experimento 1				
P0K0	554.7 ***	0.044	11.30	7.3x10 ⁻⁴
P0K2	541.1 ***	0.043	11.28	7.9x10 ⁻⁴
P1K2	617.8	0.043	10.86	8.2x10 ⁻⁴
P2K0	589.9 ***	0.043	10.99	5.8x10 ⁻⁴
P2K1	610.9	0.043	11.02	5.5x10 ⁻⁴
P2K2	640.6	0.041	11.02	6.6x10 ⁻⁴
Experimento 2				
P0K0	383.0 ***	0.048 **	11.52	-1.6x10 ⁻³
P0K2	406.3 ***	0.048 **	11.63	-1.6x10 ⁻³
P1K2	480.1 *	0.043	11.47	-8.6x10 ⁻⁴
P2K0	456.0 ***	0.044	11.34	-8.5x10 ⁻⁴
P2K1	490.5	0.041	11.33	-6.6x10 ⁻⁴
P2K2	510.1	0.041	11.43	-6.5x10 ⁻⁴

AH_0 : área de la hoja más grande, b: amplitud, c: asimetría, X_0 : posición de la hoja más grande.

Los asteriscos indican diferencias significativas de los parámetros de cada tratamiento respecto a P2K2

*** Valor $p < 0.01$

**Valor $p < 0.05$

*Valor $p < 0.10$

2.3.3. Senescencia foliar

El parámetro Y_0 , que representa el área senescida al tiempo térmico cero (emergencia), no difirió significativamente entre tratamientos, por lo que se consideró un único valor para cada experimento (2×10^{-5} y 1.03×10^{-3} en los experimentos 1 y 2 respectivamente). Estos valores no difirieron significativamente de cero ($p > 0.05$), pero no pueden ser cero ya que la ecuación devolvería 0 en todo el tiempo térmico. Los modelos bilineales también utilizados para describir el proceso de senescencia (Borrás et al., 2003) no pudieron ser ajustados, porque se necesitan observaciones más frecuentes, sobre todo en la segunda fase.

En el experimento 1 la tasa de senescencia fue mayor que en el experimento 2 (Tabla 2.3). En ambos experimentos, la evolución de la senescencia tuvo una primera etapa sin diferencias entre tratamientos, aproximadamente hasta los 1100 °C día (alrededor de comienzos del llenado efectivo de granos) (Figura 2.3). Las deficiencias de P (P0K2 vs. P2K2) redujeron significativamente la senescencia en el experimento 1 y mostró la misma tendencia ($p < 0.10$) en el experimento 2. En el experimento 1 el único

tratamiento que tuvo mayores tasas de senescencia que P2K2 fue P2K1, y en el experimento 2 todos los tratamientos sin K o con niveles intermedios (P0K0, P2K1 y P2K0) tuvieron mayores tasas de senescencia que P2K2.

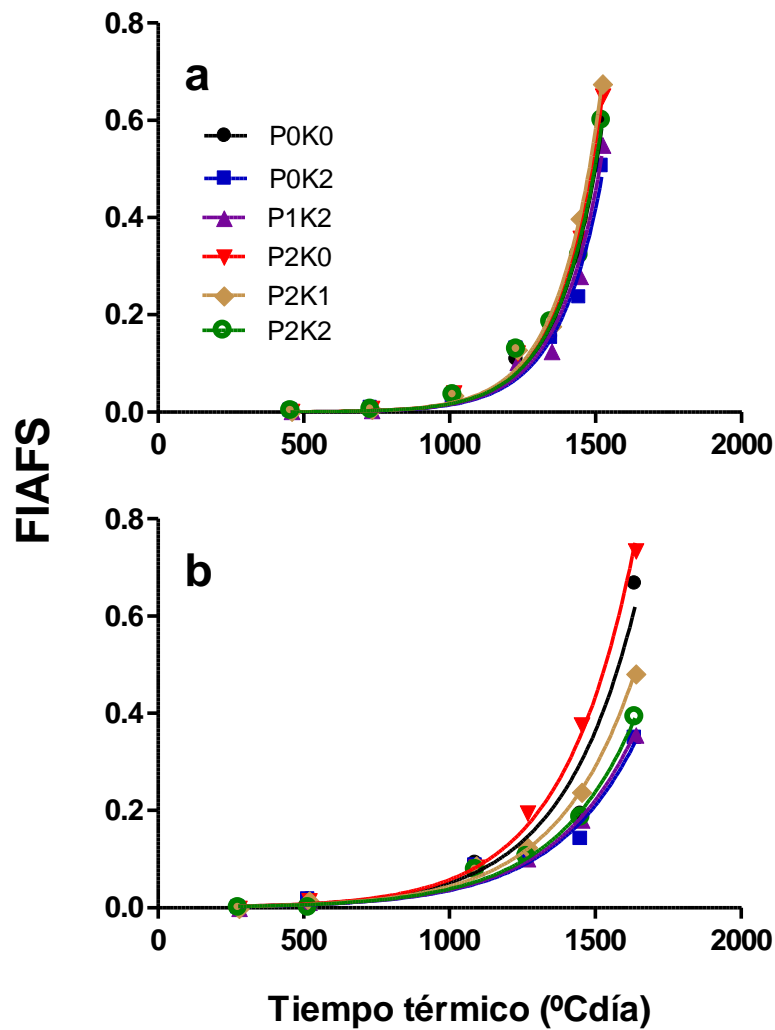


Figura 2.3: Fracción senescida del IAF (IAF senescido/IAF total) (FIAFS) del maíz en función del tiempo térmico desde la siembra (a) en el experimento 1 y (b) en el experimento 2 en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. La función ajustada es $Y = Y_0 \exp(kX)$. Los valores de R^2 siempre fueron superiores a 0.96.

Tabla 2.3: Tasa de senescencia para cada tratamiento (parámetro k de la función ajustada $Y = Y_0 e^{kX}$).

Tratamiento	Exp 1	Exp 2
	$\times 10^{-3} \text{ } ^\circ\text{C día}^{-1}$	
P0K0	6.82	3.92***
P0K2	6.69**	3.55*
P1K2	6.75*	3.58
P2K0	6.88	4.03***
P2K1	6.91***	3.77***
P2K2	6.83	3.63

Los asteriscos indican diferencias significativas de los parámetros de cada tratamiento respecto a P2K2

*** Valor $p < 0.01$

**Valor $p < 0.05$

*Valor $p < 0.10$

La relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) se correlacionó negativamente con la tasa de senescencia (parámetro k de la ecuación 2.2). Ambos ejes (parámetro k y relación fuente/destino en llenado de granos) fueron relativizados a P2K2 para eliminar las variaciones debidas a las condiciones ambientales exploradas en cada experimento (Figura 2.4).

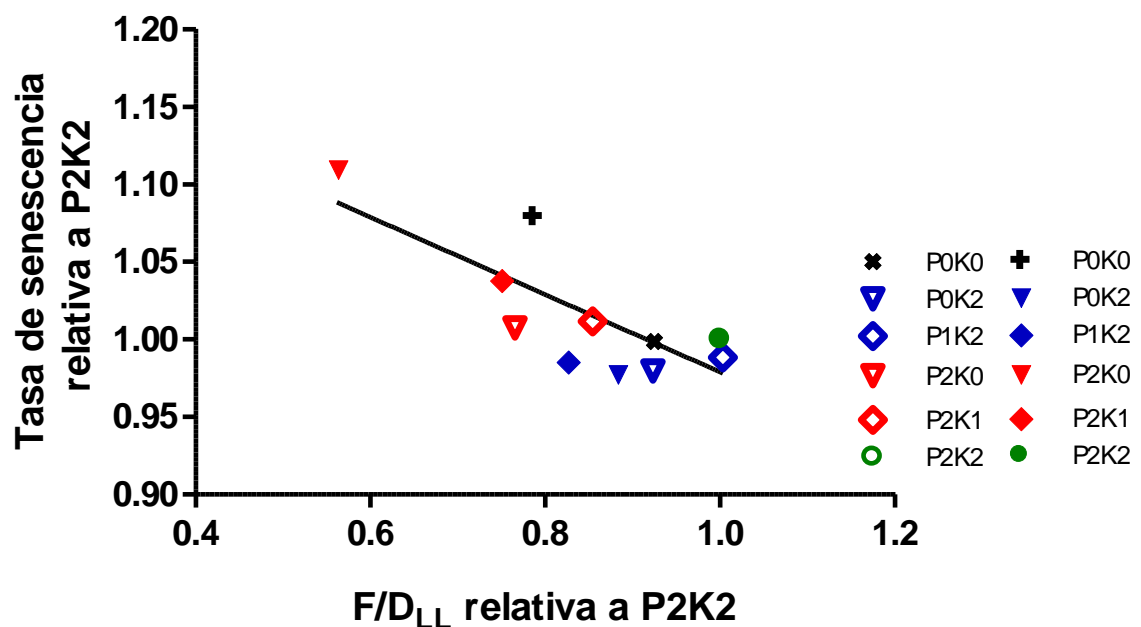


Figura 2.4: Tasa de senescencia en función de la relación fuente destino durante el período de llenado de granos (F/D_{LL}), ambos relativizados a P2K2 en cada experimento en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. La ecuación ajustada es $k \text{ relativa} = -0.249 * F/D_{LL} \text{ relativa} + 1.228$ ($R^2 = 0.61$, $n = 12$, $p < 0.01$).

2.3.4. Evolución del IAF verde

Los valores máximos de IAFV alcanzados en el tratamiento sin deficiencias (P2K2) fueron mayores en el experimento 1 (3.6) que en el experimento 2 (3.2). Por otro lado, las diferencias entre tratamientos fueron menores en el experimento 1 que en el 2 (Figura 2.5). Las deficiencias de P indujeron mayores reducciones de IAFV en promedio en todo el ciclo (20 y 32 %, experimentos 1 y 2 respectivamente) que las deficiencias de K (13 y 25% experimentos 1 y 2 respectivamente) (Tabla 2.4). Los efectos relativos de las deficiencias de P fueron disminuyendo a lo largo del ciclo mientras que las de K se fueron acrecentando (Figura 2.6). Los dos tratamientos deficientes en P (P0K2 y P1K2) tuvieron un efecto mayor antes de floración que después, de manera contraria a los tratamientos deficientes en K (P2K0 y P2K1) (Tabla 2.4).

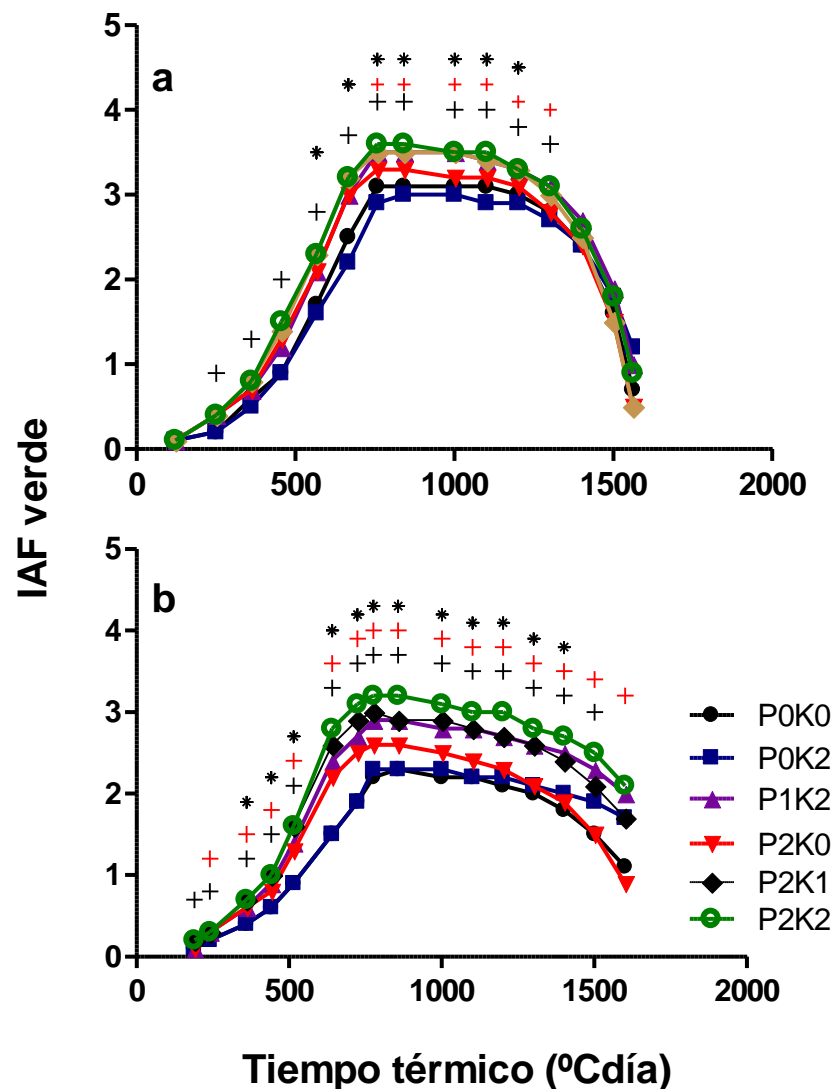


Figura 2.5: Evolución del IAF verde del maíz desde la siembra (a) en el experimento 1 y (b) en el experimento 2 en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2, las cruces rojas entre P2K2 y P2K0, y los asteriscos interacción significativa ($p < 0.05$) (P2K2&P0K0 vs. P2K0&P0K2). Detalles del ANOVA en tabla 6.2 del Anexo.

Tabla 2.4: Disminución porcentual del área foliar verde de maíz en cada tratamiento evaluado respecto al tratamiento P2K2, promedio en todo el ciclo, antes y después de floración (c.a. 800 °día).

Exp. 1	Todo	Antes	Después	Exp. 2	Todo	Antes	Después
P0K0	19	26	13	P0K0	36	40	33
P0K2	20	34	7	P0K2	32	38	26
P1K2	4	10	-2	P1K2	11	14	8
P2K0	13	12	13	P2K0	25	20	29
P2K1	7	4	10	P2K1	6	2	11

En la Figura 2.6 se observa la evolución del IAFV relativo a P2K2 de los tres tratamientos con niveles extremos de nutrientes (P0K0, P0K2 y P2K0). Al relativizar se quitan los efectos estacionales propios de la variación del IAFV con el avance fenológico del cultivo. Por lo tanto un valor igual a 1 significaría que el tratamiento en cuestión tuvo el mismo valor de IAFV que el tratamiento P2K2 en un momento dado. Si el valor es menor a 1 dicho tratamiento tuvo un IAFV menor al que tuvo el tratamiento P2K2 en ese momento y viceversa. En esta Figura se puede observar que en los dos experimentos el tratamiento P0K0 tiene valores similares a P0K2 a principios del ciclo y similares a P2K0 hacia fines del ciclo. Esto indicaría que en este tratamiento (P0K0) a comienzos del ciclo el nutriente más limitante fue el P mientras que hacia fines lo fue el K. Coincidentemente, la interacción fue significativa para IAFV a mediados del ciclo del cultivo, entre 666 y 1200 °Cdía y entre 515 y 1400 °Cdía en los experimentos 1 y 2 respectivamente, en momentos donde coincidieron los efectos de las deficiencias de ambos nutrientes (Figura 2.5).

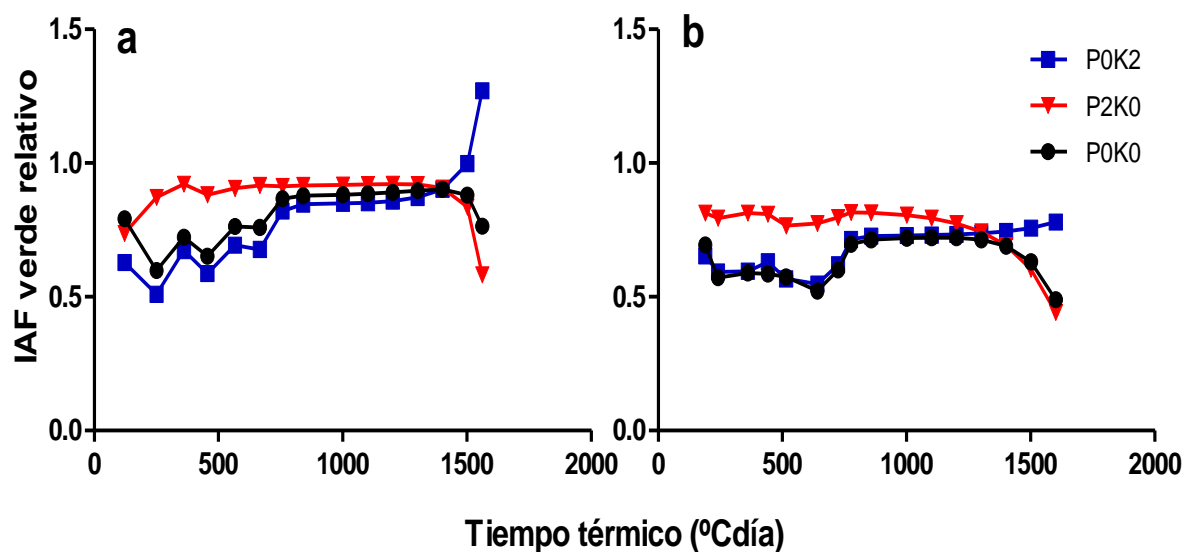


Figura 2.6: IAF verde relativo al tratamiento P2K2, en función del tiempo térmico desde la siembra (a) en el experimento 1 y (b) en el experimento 2 en los tres tratamientos con niveles extremos de nutrientes (P0K0, P0K2 y P2K0).

2.4. DISCUSIÓN

El retraso en la aparición de hojas con deficiencias de P coincide con lo observado por otros autores en maíz (Plenet et al., 2000 b), en trigo en el vástago principal (Gutierrez Boem y Thomas, 1998; Rodríguez et al., 1998 b) o en cebada (Prystupa et al., 2004). Meille y Pellerin (2004) observaron pequeñas diferencias en la tasa de aparición de hojas con deficiencias de K en maíz, mientras que en los ensayos de esta tesis estas disminuciones no fueron significativas. El filocrono (inversa de la tasa de aparición) depende del momento del inicio del primordio en el ápice, y de la duración de la elongación de las hojas a través del cogollo formado por las vainas maduras y hojas en desarrollo. La duración de la elongación depende de la altura del cogollo y de la tasa de expansión. Por lo tanto este aumento en el filocrono sería consecuencia de la reducción en la tasa de expansión de las hojas que se da con deficiencias de P (Colomb et al., 2000; Plenet et al., 2000 b) o de K (Meille y Pellerin, 2004). En trigo el aumento del filocrono con deficiencias de P fue atribuido a una reducción tanto en la tasa de diferenciación de hojas como en la tasa de elongación (Rodríguez et al, 1998 b).

El número de hojas en maíz es sensible a cambios en el fotoperiodo (Muchow y Carberry, 1989) o inclusive a la temperatura (Tollenaar y Hunter, 1983) pero no se ve alterado por estreses hídricos (Muchow y Carberry, 1989) o de nitrógeno (Uhart y Andrade, 1995 a). En trigo con deficiencias de P el número final de hojas en el vástago principal no se ve alterado, sin embargo a nivel de planta puede disminuir por una reducción en la cantidad de macollos (Gutierrez Boem y Thomas, 1998; Rodríguez, et al. 1998 b). Estos antecedentes son consistentes con los resultados de esta tesis, ya que el número final de hojas no se modificó por deficiencias de P, K o su combinación. El número final de hojas está determinado por la diferenciación de primordios en el ápice. Es probable que las deficiencias de nutrientes en condiciones agronómicas relevantes no sean tan severas como para afectar este proceso.

A diferencia de lo que ocurrió con la tasa de aparición de hojas o su número final, la expansión foliar fue fuertemente disminuida por la deficiencia de P, y en menor medida, de K. El parámetro que más se afectó de la función que relaciona el área individual de las hojas con su posición en el tallo (ecuación 2.1) fue AH_0 (el tamaño de la hoja más grande). Esto sugiere que de manera temprana queda definido el perfil del área foliar. Yang y Alley (2005) propusieron que aparte del control genético de esta relación, los asimilados disponibles para el crecimiento de una hoja dependen de los originados por las hojas previas (lo que marca la parte incremental de la curva) y de la fuerza de otros destinos como tallos, raíces o espigas (lo que determina el descenso del tamaño de las hojas en la segunda mitad de la curva). Más allá de estas suposiciones teóricas poco fundamentadas, existe una amplia correlación entre los parámetros de la ecuación (Yang y Alley, 2005; Keating y Wafula, 1992), por lo que se propuso que conociendo el área de la hoja más grande (AH_0) se puede estimar satisfactoriamente el área foliar por planta con variaciones impuestas por genotipos, nitrógeno, densidad de plantas y distanciamiento entre hileras (Valentinuz y Tollenaar, 2006). Los resultados presentados muestran que los efectos de las deficiencias de P o de K también son mayormente sobre AH_0 , sin efectos sobre la simetría (parámetro c). Otros factores tienden a reducir el área

foliar de las hojas de posiciones mayores como es el caso claramente de la densidad de plantas y el espaciamiento entre hileras (Maddonni et al., 2001).

La disminución en las tasas de senescencia con deficiencias de P es acorde a lo observado por Colomb et al. (2000). Por el contrario, Fletcher et al. (2008 a) en maíz dulce o Plenet et al. (2000 b) en maíz para grano no observaron efectos de las deficiencias fosforadas sobre la senescencia. En soja cultivada en macetas, con deficiencias de P que produjeron reducciones de biomasa y rendimiento del 30 %, tampoco se encontró alguna tendencia en múltiples rasgos funcionales de la senescencia (Crafts-Brandner, 1992). En los experimentos de esta tesis, las deficiencias de K aceleraron notablemente el proceso de senescencia, de manera contraria a lo hipotetizado, mientras que Meille y Pellerin, (2004) solo detectaron pequeños aumentos (5%) en la senescencia en maíz con deficiencias de K.

La relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) estuvo relacionada negativamente con la tasa de senescencia (parámetro k de la ecuación 2.2). De manera similar, Borrás et al. (2003), observaron relaciones negativas entre la relación fuente/destino en llenado efectivo de granos (estimado como el cociente entre área verde en comienzos del llenado efectivo y el número final de granos) y la tasa de senescencia en la segunda fase (cuando la senescencia fue descrita por un modelo bilineal), para tratamientos de manipulación en la polinización. Tollenaar y Daynard (1982) observaron bajos valores de senescencia con relaciones fuente/destino medias, y aumentos en la misma tanto con altas como con bajas relaciones fuente/destino. Sin embargo el tratamiento con alta relación fuente/destino fue dado por la remoción de la espiga, situación poco frecuente en producciones comerciales. En los experimentos de esta tesis, esta relación encontrada indicaría que las diferencias en tasa de senescencia entre los tratamientos fue controlada por las distintas relaciones fuente/destino establecidas en los cultivos.

La relación fuente/destino condiciona la disponibilidad de asimilados para las raíces y por ende la absorción de N (Rajcan y Tollenaar, 1999 a; Uhart y Andrade, 1995 b). Con deficiencias de K se afecta marcadamente el transporte de asimilados hacia las raíces por un requerimiento de K^+ para la carga de sacarosa en el floema (Cakmak et al., 1994 a; Hermans et al., 2006; Marschner et al., 1996). Por lo tanto la deficiencia de K aceleraría la pérdida de funcionalidad de raíces, lo que condicionaría la absorción de otros nutrientes y aceleraría la tasa de senescencia. Apoyando esta idea, recientemente un estudio en híbridos de girasol de distinta duración del canopeo, sujetos a sequías terminales o bien regados, determinó que la caída en funcionalidad de raíces precede a la senescencia del canopeo (Lisanti et al., 2013). La senescencia sería una consecuencia de la menor disponibilidad de asimilados y no al revés, ya que en general la contribución a la fotosíntesis del cultivo de las hojas del tercio inferior del canopeo (las que primero senescen) es limitada por los bajos niveles de radiación que llegan a ese estrato (Acciaresi et al., 2014). En híbridos de reciente liberación, el carácter de stay-green podría representar una desventaja por quedar retenido N en hojas con poco aporte a la fotosíntesis, el cual podría contribuir al nitrógeno necesario para satisfacer la demanda de los granos (Antonietta et al., 2014).

Como consecuencia de los dos procesos contrapuestos, expansión y senescencia, se determina la evolución del IAFV. Si bien ambas deficiencias disminuyeron el área foliar verde desde etapas tempranas, las deficiencias de P tuvieron mayores efectos que las de K. De manera contraria hacia fines del ciclo las disminuciones en el área foliar verde

fueron mayores por las deficiencias de K que por las de P. La interacción entre ambos nutrientes fue significativa para IAFV en momentos donde coincidieron los efectos de las deficiencias de ambos nutrientes, lo que sugiere que la interacción fue significativa siempre que existió co-limitación de P y K.

2.5. CONCLUSIONES

Se observaron retrasos en la tasa de aparición de hojas y menor área foliar individual de hojas debidas a las deficiencias de P. Si bien las deficiencias de K disminuyeron el área foliar individual, su efecto fue menor comparado con las deficiencias de P. El número final de hojas no se modificó con ninguna deficiencia. Las deficiencias de P disminuyeron la senescencia en términos relativos al IAF total, mientras que las de K la aceleraron. La mayor senescencia con deficiencias de K estuvo relacionada con una menor relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos. Como resultado, el efecto de las deficiencias de P sobre el IAF verde se fue atenuando, mientras que el de las deficiencias de K se fue acrecentando en las etapas más tardías del ciclo. La interacción fue significativa para IAF verde en etapas intermedias, donde confluyeron los efectos de ambas deficiencias.

CAPÍTULO 3: CRECIMIENTO Y DETERMINACIÓN DE LOS COMPONENTES DEL RENDIMIENTO

3.1. INTRODUCCIÓN

El fósforo y el potasio son nutrientes poco móviles en el suelo (Barber, 1995), por lo que tiene gran importancia para su absorción la extensión del sistema radical (Silberbush y Barber, 1983 a; 1983 b). Bray (1954) postuló que las deficiencias de nutrientes poco móviles tendrían mayores efectos en etapas tempranas porque al estar el sistema radical aún poco extendido, se manifiestan más las deficiencias que las de nutrientes más móviles. Sin embargo esta teoría ha sido poco probada ya que no hay muchas evidencias experimentales con otros nutrientes que no sean nitrógeno o fósforo. Por otra parte, este enfoque basado en la oferta, no contempla múltiples aspectos de la adquisición y uso por parte de las plantas. Por ejemplo, las deficiencias nutricionales pueden cambiar o no la alometría raíz:tallo, con consecuencias sobre la adquisición de recursos edáficos (Cakmak et al., 1994 b; Rubio et al., 2013) o inclusive algunos rasgos radicales relevantes para la adquisición de nutrientes (Postma y Lynch, 2011).

El análisis de la captura y eficiencia de uso de la radiación constituye un marco conceptual ampliamente utilizado para determinar los efectos de factores ambientales, de las plantas o de manejo sobre el crecimiento de un cultivo (Stockle y Kemanian, 2009). Según este modelo (ecuación 3.1), la producción de biomasa depende de la radiación fotosintéticamente activa incidente (PAR), de la fracción de ésta que es interceptada (FPAR) (el producto de estos dos es la radiación fotosintéticamente activa interceptada, IPAR), y de la eficiencia con que la radiación interceptada es convertida en biomasa (EUR) (Monteith, 1977). En el caso de los cultivos cuyo objetivo es la cosecha de granos, la producción depende de la proporción de la biomasa total que es destinada a los granos al momento de la cosecha (IC).

$\text{Rendimiento} = \text{PAR} \times \text{FPAR} \times \text{EUR} \times \text{IC}$ **[Ecuación 3.1]**

Plenet et al. (2000 a) observaron que pequeñas deficiencias de P en maíz produjeron caídas en FPAR sin afectar la EUR ni el IC, reduciendo el rendimiento entre 12 al 14 %. Similares resultados se obtuvieron en maíz dulce (Fletcher et al., 2008 a) y en trigo (Sandaña y Pinochet, 2011). Si bien se sabe que deficiencias de potasio reducen el área foliar, y consecuentemente la FPAR (Meille y Pellerin, 2004), no hay antecedentes que hayan estudiado sus efectos sobre la EUR. A nivel de planta u órgano, se ha observado que las deficiencias de P o de K pueden limitar la expansión de tejidos (Gutiérrez Boem y Thomas, 1998; Rodríguez et al., 2000; Mengel y Kirkby, 2001) o la fotosíntesis de

hojas (Rodríguez et al., 1998 a; Longstreth y Nobel, 1980). Sin embargo es difícil extrapolar estos resultados al nivel de canopeo, ya que a pesar de la estrecha relación entre fotosíntesis y EUR (Sinclair y Horie, 1989), reducciones en la fotosíntesis máxima pueden no traducirse directamente en cambios en la EUR (Loomis y Amthor, 1999).

La FPAR depende del área foliar verde por unidad de superficie de suelo (IAFV) y de la geometría del canopeo, caracterizada a través del coeficiente de atenuación lumínica (k) (Hippis et al., 1983). Este coeficiente se ve afectado por cambios en la arquitectura del canopeo como altura (Miralles y Slafer, 1997) o ángulo de inserción de las hojas en el tallo (Maddonni y Otegui, 1996). Sin embargo son pocos los trabajos que han estudiado el efecto de las deficiencias nutricionales sobre el mismo. Salvagiotti y Miralles (2008) trabajando en cultivos de trigo con deficiencias de nitrógeno y azufre, observaron que el coeficiente de atenuación no se modificó con dichas deficiencias. En estudios sobre el efecto de las deficiencias de P en maíz (Plenet et al., 2000 a; Fletcher et al., 2008 b), no se realizaron mediciones de intercepción de radiación, sino que se utilizaron valores de k promedio del genotipo para determinar la FPAR a través de mediciones de área foliar. En trigo, Elliot et al. (1997) observaron que las hojas de plantas que tenían deficiencias de P tienden a ser más erectas, tal vez como consecuencia de la reducción en su tamaño, lo que podría modificar el valor de k .

En el cultivo del maíz, el rendimiento está más asociado al número de granos (NG) que al peso individual de los mismos (PG) (Fischer y Palmer, 1984). Ambos componentes del rendimiento son determinados en ventanas temporales específicas. Aunque algunos han observado que el período centrado en floración es más crítico para la determinación del NG (Hall et al., 1981) otros lo han determinado en el período posterior a floración (Kiniry y Ritchie, 1985) o en el de elongación de la espiga (desde -227 a +100 °Cdía desde floración) (Otegui y Bonhomme, 1998). En un estudio reciente con un híbrido casi isogénico al utilizado en este trabajo (DK747 MGRR2) (Cerrudo et al., 2013), se determinó que el período crítico para la determinación del NG fue bastante extenso, ca. 700 °Cdía centrados en floración. Por otra parte, el peso potencial de los granos es establecido en la etapa inmediatamente posterior a la fecundación, donde hay una activa división celular de las células del endosperma (Reddy y Daynard, 1983, Jones et al., 1996), y a su vez el peso potencial alcanzado condiciona la tasa de crecimiento de los granos en el período de llenado efectivo (Gambín et al., 2006). Luego, durante el llenado efectivo, se define el peso final del grano. Estudios de manipulaciones de las relaciones fuente-destino en el llenado efectivo de los granos de maíz mostraron que aumentos en la actividad de la fuente tiene poco efecto sobre el peso de los granos, mientras que disminuciones en los asimilados por grano pueden determinar caídas importantes en el peso final de los mismos (Borrás et al., 2004). En un estudio con deficiencias de P en maíz, se observó que se afectó más el PG que NG (Plenet et al., 2000 a), aunque los autores no avanzaron sobre el análisis de la determinación de dichos componentes. No encontramos estudios sobre la determinación de los componentes del rendimiento en maíz con deficiencias de K. En plantas de trigo creciendo en macetas disminuyeron tanto el peso como el número de granos (Ma et al., 2013).

La tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}) se ha usado para caracterizar la capacidad del cultivo para fijar granos (Andrade et al., 1999). Esta tasa de crecimiento representa la fotosíntesis neta en un período determinado (Egli y Zhenwen, 1991). Se ha visto que la relación entre la tasa de crecimiento por planta o del cultivo alrededor de floración y el número de granos, tiene un fuerte control genotípico

(Echarte et al., 2004; Laserna et al., 2012), y factores como disponibilidad de nitrógeno o de agua no cambian los parámetros de esta relación (Andrade et al., 2002). Esto implicaría que no se ven afectadas la partición a destinos reproductivos (tasa de crecimiento de la espiga/ tasa de crecimiento del cultivo) o la eficiencia en la fijación de granos (NG/tasa de crecimiento de la espiga) (Vega et al., 2001 b).

El **objetivo** de este capítulo fue determinar los efectos de las deficiencias de P, K, y su interacción, sobre el crecimiento, la intercepción de radiación, la EUR, el rendimiento en grano y la determinación de sus componentes numéricos en cultivos de maíz.

En base a lo expuesto, las **hipótesis** de este capítulo son:

i) dada la baja movilidad de P y K en el suelo, las deficiencias de estos nutrientes reducirán el crecimiento del cultivo de maíz en mayor medida en etapas tempranas del ciclo. ii) Dado que las deficiencias de P y de K se manifestarían más temprano en el ciclo, el NG será el componente más afectado por las deficiencias de ambos nutrientes, por ser este determinado más temprano en el ciclo que el PG. iii) la reducción en el rendimiento será consecuencia de una caída en la FPAR sin afectarse la EUR o el IC.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Las determinaciones para alcanzar el objetivo y poner a prueba las hipótesis de este capítulo se realizaron en los experimentos descritos en el capítulo introductorio de esta Tesis.

3.2.1. Muestras y mediciones

Cuando los cultivos estuvieron en los estadios de V2-V3, se marcaron 10 plantas consecutivas en cada parcela, homogéneas en tamaño y desarrollo. Sobre estas se realizaron las mediciones de fenología, área foliar y senescencia, intercepción de radiación y biomasa final en madurez fisiológica.

Se realizaron muestreos de biomasa aérea en 5 y 6 momentos en los experimentos 1 y 2 respectivamente. Los momentos coincidieron con las etapas de V5, V12, R1, R2, y R6 en el experimento 1; y V4, V6, V11, R1, R2 y R6 en el experimento 2 (Ritchie y Hanway, 1982). Se cortaron 8-10 plantas consecutivas del mismo surco (1,47 y 1,09 m² en promedio, experimentos 1 y 2 respectivamente). Los muestreos se realizaron dejando al menos un surco sin muestrear respecto a parcelas vecinas, plantas marcadas u otros lugares de muestreos anteriores de plantas, y dos plantas dentro del mismo surco sin cortar para evitar los efectos de muestreos anteriores o el de los tratamientos vecinos. Se secaron en estufa a 65°C con circulación de aire forzada hasta peso constante, y se determinó la materia seca aérea producida por unidad de superficie. En el muestreo de madurez fisiológica se separó la espiga (granos + marlos) del resto de la planta, se los secó con el mismo procedimiento que para las muestras anteriores y se separaron manualmente los granos. Las mediciones de área foliar fueron descriptas con detalle en el Capítulo 2. En post-floración del experimento 1 y en todo el experimento 2, se realizaron mediciones de intercepción de radiación fotosintéticamente activa al medio día solar (± 1 hora) en días despejados, usando un sensor cuántico lineal de 50 cm

(Cavadevices, Buenos Aires, Argentina, <http://www.cavadevices.com/>). Se realizaron 8 mediciones independientes debajo del canopeo (radiación transmitida, I_t), ubicando la barra en un ángulo de 90° respecto a los surcos, 4 mediciones de cada lado del surco, de manera de captar toda la heterogeneidad generada por la disposición en surcos. Antes y después de realizar las mediciones debajo del canopeo se realizó una medición de la PAR incidente arriba del canopeo (I_0). La FPAR se calculó según la siguiente ecuación:

$$\text{FPAR} = [I_0 - I_t] / I_0 \quad \text{[Ecuación 3.2]}$$

Para convertir los valores de radiación global, obtenidos en la estación meteorológica, a radiación fotosintéticamente activa se usó el coeficiente de 0,45 (Monteith, 1965).

La relación FPAR-IAFV en prefloración en el experimento 2, fue robusta y no afectada por los tratamientos, como se detalla en los resultados. La misma fue utilizada para estimar FPAR a partir de IAFV en prefloración en el experimento 1, ya que sólo se pudieron hacer mediciones de intercepción de radiación a partir de floración. Para determinar el rendimiento en grano y sus componentes numéricos se cosecharon manualmente las espigas de 5 m^2 , y se separó el grano en trilladora estacionaria. Se determinó la humedad y se estandarizaron todos los datos llevando a peso seco. El peso individual de los granos se determinó en una muestra de 1000 granos por unidad experimental. El número de granos fue calculado como el cociente entre rendimiento y peso individual de los granos.

2.2.3 Cálculos y análisis estadístico

Los detalles del ANOVA se explican en el capítulo introductorio de esta tesis. Se relacionó FPAR con el Índice de Área Foliar Verde (IAFV) a través de una función exponencial (Hippis et al., 1983):

$$\text{FPAR} = \alpha [1 - e^{(-k \cdot \text{IAFV})}] \quad \text{[Ecuación 3.3]}$$

Donde α es el máximo valor de radiación interceptada, y k es el coeficiente de atenuación lumínica. El parámetro α fue restringido a 1, ya que por los bajos valores de IAFV máximos logrados no se alcanzó un plateau en la relación, y el ajuste devuelve valores mayores a 1 (los cuáles no tendrían sentido). En post-floración (Figura 3.3-b) los tratamientos variaron en un rango menor de IAFV, y a su vez exploraron distintos valores de IAFV entre sí, lo que imposibilita el ajuste de funciones y posterior comparación entre tratamientos. Por lo tanto para evaluar diferencias entre tratamientos en postfloración, o diferencias entre momentos (prefloración vs. post-floración) para cada tratamiento, se procedió a hacer un análisis de residuos. Así los residuos de cada observación se formularon como la diferencia entre el valor observado en post-floración menos el predicho por la relación encontrada en prefloración. Gráficamente, los residuos son los valores absolutos de la distancia vertical entre cada valor observado, y la línea de la relación en prefloración (Figura 3.3 b). Luego se procedió a realizar un test de t , para evaluar si diferían significativamente de 0 ($\alpha < 0.05$). Si el grupo de residuos de cada tratamiento no difiere de 0, entonces no hay evidencias para afirmar que la relación de ese tratamiento en post-floración se aparta significativamente de la relación observada en prefloración.

Se calculó la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) como la pendiente de la relación lineal entre la biomasa acumulada y la radiación interceptada acumulada, forzando la ordenada al origen a cero (Sinclair y Muchow, 1999). La radiación interceptada (IPAR) se estimó como el producto de la FPAR y la radiación PAR incidente. Para obtener valores diarios de radiación PAR interceptada se realizaron interpolaciones lineales de FPAR, los cuales se multiplicaron por la PAR incidente diaria. Para evaluar diferencias entre tratamientos en las funciones ajustadas se realizaron tests de F, comparando parámetros de las funciones, como se detalla en el capítulo 1. También se evaluaron las diferencias en IPAR y EUR acumuladas en tres períodos: vegetativo (emergencia-V11-V12), alrededor de floración (V11-12-R2), y llenado efectivo de granos (R2-R6). La EUR en cada período se calculó como el cociente entre el incremento de biomasa en el período y la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada en dicho período. El índice de cosecha (IC) se calculó como el cociente entre el peso seco de los granos y la biomasa total de las plantas cosechadas en madurez fisiológica (R6). La tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}) se calculó como el cociente entre la biomasa acumulada entre V11-12 y R2, y la suma térmica en el mismo período. El cociente entre el incremento de biomasa aérea total en el período de llenado efectivo de granos (R2 a R6) y el número de granos fue utilizado para determinar la relación fuente-destino en el período de llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) (Borrás y Otegui, 2001). Para el análisis de variables calculadas (TCC_{FL} , F/D_{LL} , IC, EUR por períodos) se estableció un valor por unidad experimental y se realizó un ANOVA, como para el resto de las variables.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Biomasa aérea

La biomasa en madurez fisiológica en el tratamiento P2K2 fue similar en ambos experimentos, 18642 y 19935 kg ha⁻¹ (experimentos 1 y 2 respectivamente). Solamente los tratamientos sin agregado de P o K (P0K0, P0K2 y P2K0) afectaron en algún momento la biomasa aérea producida, mientras que los tratamientos con dosis intermedias de nutrientes (P1K2 y P2K1) no afectaron significativamente esta variable (Figura 3.1).

La deficiencia de P (P0K2 vs. P2K2) disminuyó la biomasa aérea a lo largo del ciclo desde etapas tempranas en ambos experimentos (Figura 3.1). Las máximas diferencias se dieron en V5 en el experimento 1 (57 % de reducción) y desde V6 hasta R1 en el experimento 2 (46 % de reducción promedio). En madurez fisiológica las reducciones en biomasa por deficiencias de P fueron del 24 y del 31% en los experimentos 1 y 2, respectivamente. La deficiencia de potasio (P2K0 vs. P2K2) no fue limitante para la producción de biomasa en el experimento 1 (reducción del 11%, $p=0.08$), mientras que tuvo un importante efecto en el experimento 2 (reducción del 30%). Este efecto en el experimento 2 se manifestó significativamente solamente hacia fines del ciclo del cultivo, llegando P2K0 y P0K2 con similar biomasa a madurez fisiológica (Figura 3.1).

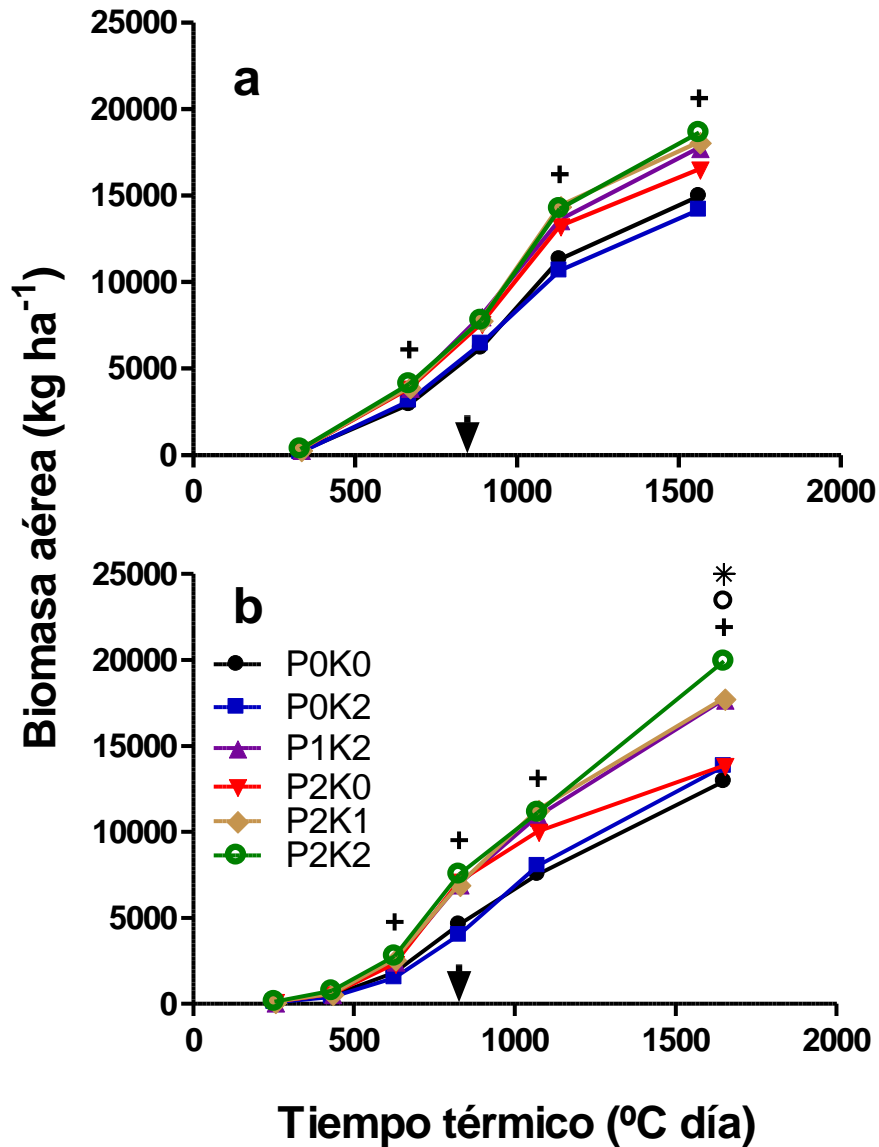


Figura 3.1: Biomasa aérea en función del tiempo térmico desde la emergencia en el experimento 1 (a) y en el experimento 2 (b) en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2 (respuesta a P), los círculos diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (respuesta a K), y los asteriscos interacción P x K significativa (P2K2& P0K0 vs. P2K0&P0K2). Las flechas indican fecha de (R1, Ritchie y Hanway, 1982). Detalles del ANOVA en tabla 6.3 del Anexo.

3.3.2. Evolución de la FPAR

La FPAR máxima alcanzada en el tratamiento P2K2 en el experimento 1 fue 0.86 y en el experimento 2, 0.87 (Figura 3.2). En promedio durante todo el ciclo, las deficiencias de P (P0K2 vs. P2K2) disminuyeron la FPAR un 12 % en ambos experimentos, y las de K (P2K0 vs. P2K2) lo hicieron en un 4 y un 18 % en los experimentos 1 y 2, respectivamente. La FPAR disminuyó desde etapas tempranas con deficiencias de P, siendo máximas las reducciones alrededor de los 500 °C día. Las deficiencias de K

disminuyeron la interceptación de radiación solamente alrededor de floración en el experimento 1. En el experimento 2 las deficiencias de K disminuyeron la FPAR desde etapas tempranas (de manera similar al efecto del P) pero su efecto se acrecentó drásticamente hacia fines del ciclo, a diferencia del efecto del P que fue disminuyendo.

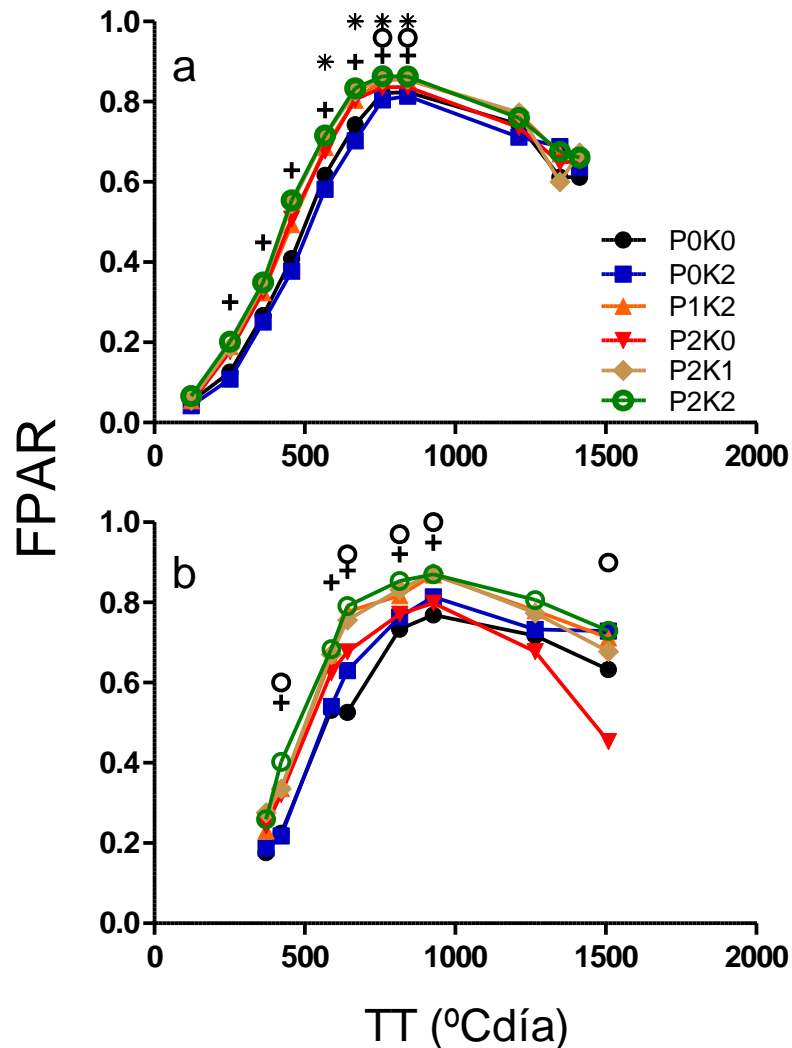


Figura 3.2: Evolución de la Fracción de la radiación PAR interceptada (FPAR) en (a) experimento 1 y (b) experimento 2. Las cruces indican efecto P significativo (P2K2 vs. P0K2), los círculos efecto K significativo (P2K2 vs. P2K0), y los asteriscos interacción P x K significativa (P2K2 y P0K0 vs. P2K0 y P0K2), para cada momento. No se observaron diferencias significativas entre P2K2 y P2K1. El único momento con diferencias significativas entre P2K2 y P1K2 fue en a los 455°Cdía el experimento 1. Detalles del ANOVA en tabla 6.4 del Anexo.

3.3.3. Relación FPAR-IAFV

El coeficiente de atenuación lumínica (parámetro k de la ecuación 3.3) no fue diferente entre tratamientos en prefloración (Figura 3.3-a), por lo que se ajustó una sola función a todo el set de datos ($R^2=0.98$, $n=54$, $k=0.556$). En cambio en postfloración se detectó mediante el análisis de residuos que los tratamientos P0K0 y P0K2 no siguen la misma función en prefloración que en post-floración (Figura 3.3-b).

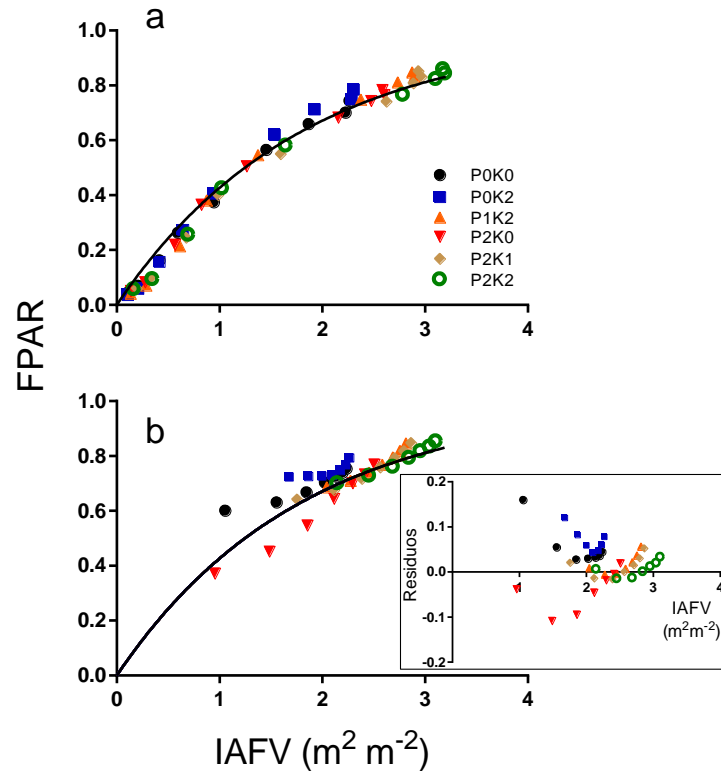


Figura 3.3: Fracción de la radiación PAR interceptada (FPAR) en función del índice de área foliar verde (IAFV) en el experimento 2 en prefloración (a) y en post-floración (b) para los tratamientos de fertilización evaluados. La función ajustada es $FPAR = \alpha [1 - e^{-(k \cdot IAFV)}]$, con α restringido a 1. En (b) se grafica la función ajustada en prefloración, y los símbolos son las observaciones en post-floración. En el recuadro de la Figura b se observan los residuos (valores observados menos predichos por la relación prefloración).

3.3.4. Intercepción y eficiencia en el uso de la radiación

La pendiente de la relación lineal entre la biomasa aérea acumulada y la radiación interceptada acumulada (EUR) en el tratamiento P2K2 alcanzó valores promedio de 3 g MJ^{-1} en ambos experimentos (Figura 3.4). La EUR sólo fue distinta de P2K2 para los tratamientos P0K0 y P0K2 ($p < 0.05$) (Tabla 3.1). Los tratamientos sin P tuvieron una EUR un 15 (P0K0) y un 16 % (P0K2) menor que P2K2. Se observó una tendencia a disminuir la EUR en el tratamiento P2K0 ($p < 0.10$). Esta disminución fue del 7% respecto a P2K2. Los tratamientos que no difirieron significativamente en la pendiente ($p < 0.05$) se agruparon y se graficó una sola pendiente. La pendiente en común de P1K2, P2K0, P2K1 y P2K2 fue de 2.9 g MJ^{-1} , y la de P0K0 y P0K2 fue de 2.5 g MJ^{-1} .

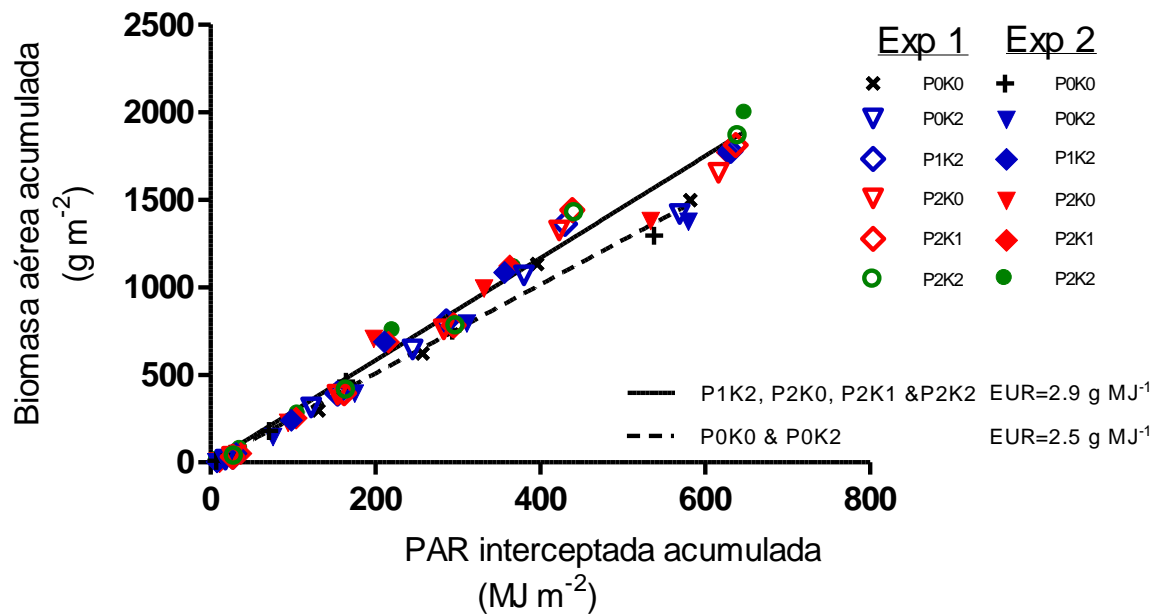


Figura 3.4: Biomasa aérea acumulada en función de la radiación PAR interceptada acumulada para los tratamientos de fertilización evaluados en los dos experimentos. Los valores de R^2 de las regresiones de cada tratamiento fluctuaron entre 0.97 y 0.99. La regresión fue forzada a 0 en la ordenada al origen.

En un análisis con mayor resolución temporal de los efectos de los tratamientos sobre la PAR interceptada y la EUR (Tabla 3.1), se detectó que las deficiencias de P disminuyeron la IPAR en etapas vegetativas (26 y 30 % P0K2 vs P2K2 experimentos 1 y 2 respectivamente) y alrededor de floración (6 y 10 % P0K2 vs P2K2 experimentos 1 y 2 respectivamente). Las deficiencias de P también disminuyeron la EUR alrededor de floración en el experimento 1 (20% P0K2 vs. P2K2) y se observó solamente un efecto principal del P sobre dicha variable en el experimento 2 (17% de disminución, P0K0-P0K2 vs. P2K0-P2K2). En el experimento 1 no se observaron efectos de las deficiencias de K sobre IPAR o EUR. En cambio en el experimento 2 las deficiencias de K disminuyeron la IPAR alrededor de floración y en el período de llenado efectivo de granos (9 y 28% P2K0 vs P2K2 respectivamente).

Tabla 3.1: Radiación interceptada acumulada (IPAR, MJ m⁻²) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR, g MJ⁻¹) en el período vegetativo (emergencia - V11-12), alrededor de floración (V11-12 – R2) y llenado de granos (R2 – R6) en cultivos de maíz con diferentes combinaciones de fertilización con P y K.

Tratamiento	Vegetativo		Floración		Llenado	
	IPAR	EUR	IPAR	EUR	IPAR	EUR
Experimento 1						
P0K0	131 b ¹	2.26	265 bc	3.16 bc	186	1.96
P0K2	122 b	2.57	258 c	2.93 c	190	1.84
P1K2	154 a	2.55	276 a	3.51 ab	201	2.08
P2K0	154 a	2.52	269 ab	3.49 ab	193	1.71
P2K1	162 a	2.43	277 a	3.78 a	198	1.87
P2K2	165 a	2.49	277 a	3.66 ab	198	2.23
Valores p						
Tratamientos ²	<0.01	0.46	<0.01	0.01	0.57	0.92
Efecto principal P ³	<0.01	0.50	<0.01	<0.01	0.26	0.80
Efecto principal K	0.80	0.22	0.81	0.70	0.45	0.54
Interacción PxK	0.05	0.16	0.03	0.25	0.99	0.43
Experimento 2						
P0K0	71 b	2.54	222 c	2.58	245 ab	2.21
P0K2	74 b	2.07	236 b	2.76	269 a	2.16
P1K2	96 a	2.60	259 a	3.26	273 a	2.50
P2K0	92 a	2.53	237 b	3.24	202 b	1.90
P2K1	102 a	2.57	259 a	3.36	265 a	2.45
P2K2	106 a	2.62	262 a	3.19	280 a	3.15
Valores p						
Tratamientos ²	<0.01	0.40	<0.01	0.13	0.03	0.26
Efecto principal P ³	<0.01	0.28	<0.01	0.02	0.41	0.70
Efecto principal K	0.20	0.28	<0.01	0.82	<0.01	0.07
Interacción PxK	0.39	0.15	0.21	0.66	0.10	0.08

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs. P0K2&P2K0.

3.3.5. Rendimiento en grano y sus componentes numéricos

Se observó una interacción significativa tratamiento x experimento ($p= 0.01$), por lo que se realizó un ANOVA en cada experimento para cada variable.

La disponibilidad de fósforo limitó los rendimientos en ambos experimentos (Tabla 3.1). El tratamiento sin fertilización fosfórica (P0K2) rindió un 26 y 30 % menos (experimentos 1 y 2 respectivamente) que P2K2. La disponibilidad de potasio en cambio no fue limitante para el rendimiento en el experimento 1. En el experimento 2 las deficiencias de K redujeron el rendimiento en forma similar a las deficiencias de P (35 % de reducción en P2K0 respecto a P2K2).

Las deficiencias de P (P0K2 vs. P2K2) disminuyeron el peso (13%) y número de granos (14%) en el experimento 1 y solamente el número de granos en el experimento 2 (25%). La deficiencia de K (P2K0 vs. P2K2) disminuyó ambos componentes del rendimiento solamente en el experimento 2 (17 y 22 % PG y NG respectivamente). Si bien hubo diferencias significativas entre tratamientos en el IC en el experimento 1, las variaciones fueron de muy baja magnitud (hasta 3 % de variación entre el valor mínimo y el máximo), y en el experimento 2 no hubo diferencias entre tratamientos en este parámetro, por lo que las caídas en rendimiento o biomasa final fueron similares. En el experimento 2, cuando se presentaron deficiencias de ambos nutrientes, la interacción P x K fue significativa en rendimiento, número y peso de los granos. Esta interacción se dio por la falta de respuesta a la adición individual de P (P0K0 vs. P2K0) o de K (P0K0 vs. P0K2), ya que fue necesaria la fertilización con ambos nutrientes para aumentar significativamente el rendimiento, peso y número de granos (P0K0 vs. P2K2).

Tabla 3.2: Rendimiento en grano (peso seco), índice de cosecha, peso y número de granos en cultivos de maíz con diferentes combinaciones de fertilización con P y K.

	Rendimiento en grano (kg ha ⁻¹)	Índice de cosecha (%)	Peso de grano (mg grano ⁻¹)	Número de granos (granos m ⁻²)
Experimento 1				
P0K0	7099 a ¹	54 bc	208 a	3402 ab
P0K2	7092 a	52 a	218 ab	3267 a
P1K2	8858 b	53 ab	247 c	3588 bc
P2K0	8759 b	55 c	234 bc	3713 c
P2K1	9269 b	54 bc	248 c	3739 c
P2K2	9577 b	53 bc	252 c	3799 c
Valores p				
Tratamientos ²	<0.01	0.02	<0.01	0.01
Efecto principal P ³	<0.01	0.02	<0.01	<0.01
Efecto principal K	0.26	<0.01	0.10	0.81
Interacción PxK	0.26	0.62	0.63	0.28
Experimento 2				
P0K0	7298 a	54	247 ab	2957 a
P0K2	7340 a	55	259 bc	2824 a
P1K2	9532 b	55	269 bc	3537 b
P2K0	6817 a	54	230 a	2929 a
P2K1	9733 b	56	263 bc	3709 b
P2K2	10515 b	55	278 c	3773 b
Valores p				
Tratamientos	<0.01	0.83	0.01	<0.01
Efecto principal P	<0.01	0.82	0.90	<0.01
Efecto principal K	<0.01	0.38	<0.01	<0.01
Interacción PxK	<0.01	0.99	0.04	<0.01

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs. P0K2&P2K0.

El rendimiento se relacionó lineal y positivamente con PG y NG, aunque la relación fue distinta entre experimentos (Figura 3.5 a y b). El R^2 de la relación entre rendimiento y NG fue 0.91 y 0.95 (experimentos 1 y 2) y el de la relación entre rendimiento y PG fue de 0.93 y 0.75 en los experimentos 1 y 2, respectivamente. En la Figura 3.5c se observa que ambos componentes, peso y número de granos se relacionaron positivamente dentro de cada experimento. Sin embargo aumentos en el NG estuvieron acompañados por menores aumentos en el PG. Esto se puede ver en la figura, ya que las líneas de regresión no son perpendiculares a las líneas de iso-rendimiento (líneas punteadas).

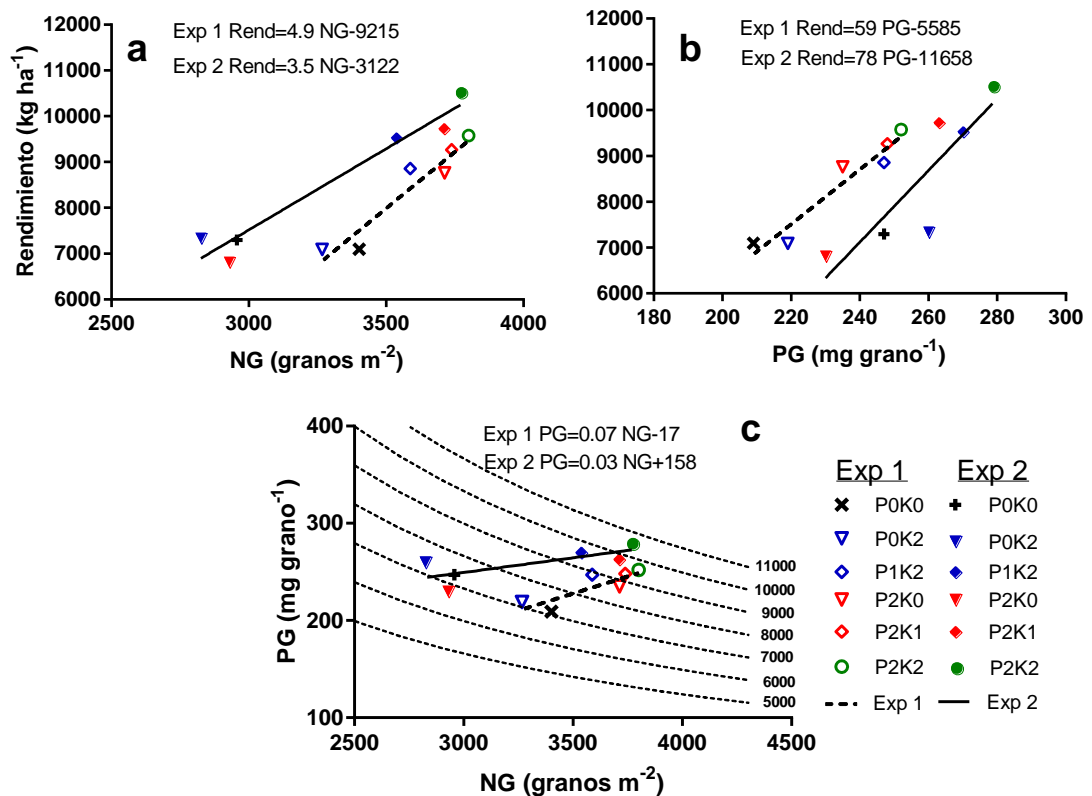


Figura 3.5: Relaciones entre rendimiento y sus componentes. a) Rendimiento y número de granos; b) Rendimiento y peso de granos; c) Peso de granos y número de granos para los tratamientos de fertilización evaluados en los dos experimentos. En la figura c las líneas punteadas muestran relaciones entre PG y NG con mismo rendimiento (líneas de iso-rendimiento).

3.3.6. Determinación del número y peso de granos

La tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}) fue afectada solamente por los niveles de P (Tabla 3.2). A su vez la TCC_{FL} determinó fuertemente el NG ($R^2 = 0.75$, $n=12$, $p < 0.01$) (Figura 3.6). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la relación entre NG y TCC_{FL} con variaciones de P (P0K2, P1K2, y P2K2) o de K (P2K0, P2K1 y P2K2).

La relación F/D_{LL} , un estimador de la disponibilidad de asimilados por grano fijado, no fue modificada significativamente por los tratamientos en el experimento 1, mientras

que en el experimento 2 se vio afectada significativamente por los niveles de K (Efecto principal de K), pero no por los de P (Tabla 3.2). El PG se relacionó con F/D_{LL} ($R^2=0.58$ $n=12$, $p<0.01$) (Figura 3.7), sin diferencias significativas en las relaciones encontradas con variaciones de P (P0K2, P1K2, y P2K2) o de K (P2K0, P2K1 y P2K2). La TCC_{LL} y la F/D_{LL} estuvieron estrechamente relacionadas como se observa en la tabla 3.2, lo que denota un rol menor del NG en la determinación de F/D_{LL} . No se observaron relaciones significativas del PG con la TCC_{FL} , ni con la tasa de crecimiento del cultivo en el período posterior inmediato a floración, o con el cociente de estas tasas de crecimiento y el NG.

Tabla 3.3: Tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}), en el período de llenado efectivo de granos (TCC_{LL}) y relación fuente-destino en el período del llenado efectivo de granos (F/D_{LL}) según los distintos tratamientos y experimentos.

	TCC_{FL} ($kg\ ha^{-1}\ ^\circ C\ día^{-1}$)	TCC_{LL} ($kg\ ha^{-1}\ ^\circ C\ día^{-1}$)	F/D_{LL} ($mg\ grano^{-1}$)
Experimento 1			
P0K0	18.0 bc ¹	8.4	107
P0K2	16.2 c	8.1	107
P1K2	20.8 a	9.6	116
P2K0	20.1 ab	7.6	89
P2K1	22.5 a	8.5	99
P2K2	21.8 a	10.2	116
	Valores p		
Tratamientos ²	<0.01	0.91	0.94
Efecto principal P ³	<0.01	0.72	0.83
Efecto principal K	0.94	0.56	0.58
Interacción PxK	0.08	0.44	0.56
Experimento 2			
P0K0	12.8 c	9.3	183
P0K2	14.6 bc	10	206
P1K2	19.0 a	11.7	192
P2K0	17.3 ab	6.6	131
P2K1	19.5 a	11.1	175
P2K2	18.8 a	15.1	233
	Valores p		
Tratamientos	<0.01	0.07	0.28
Efecto principal P	<0.01	0.47	0.60
Efecto principal K	0.20	0.02	0.04
Interacción PxK	0.91	0.04	0,19

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha<0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs. P0K2&P2K0.

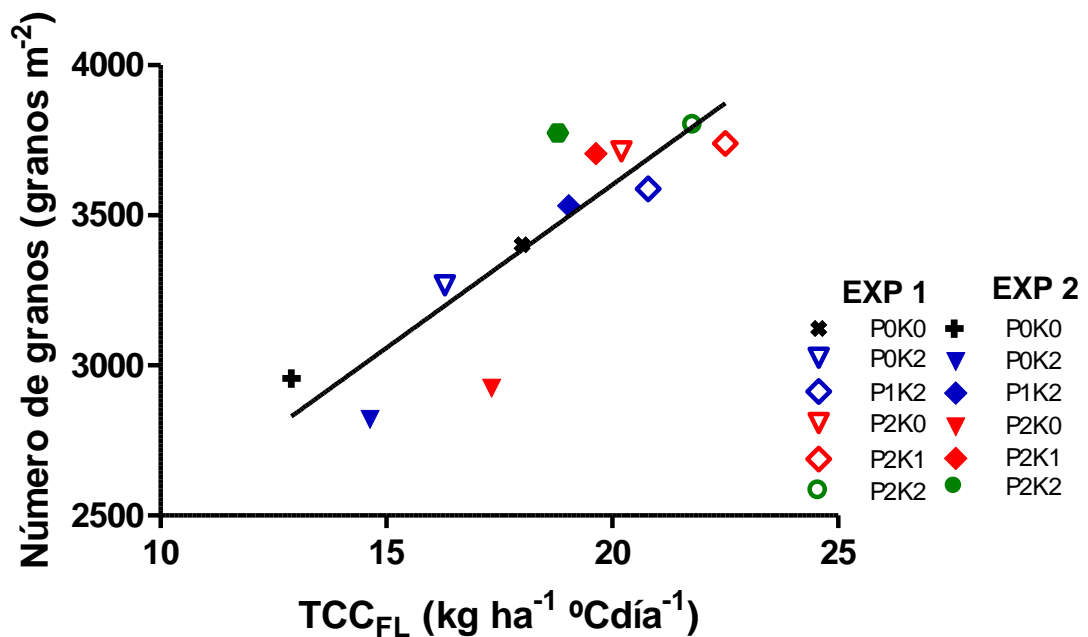


Figura 3.6: Relación entre número de granos y tasa de crecimiento alrededor de floración (TCC_{FL}) para los tratamientos de fertilización evaluados en los dos experimentos. La función ajustada fue $NG = 108.7 * TCC_{FL} + 1428$.

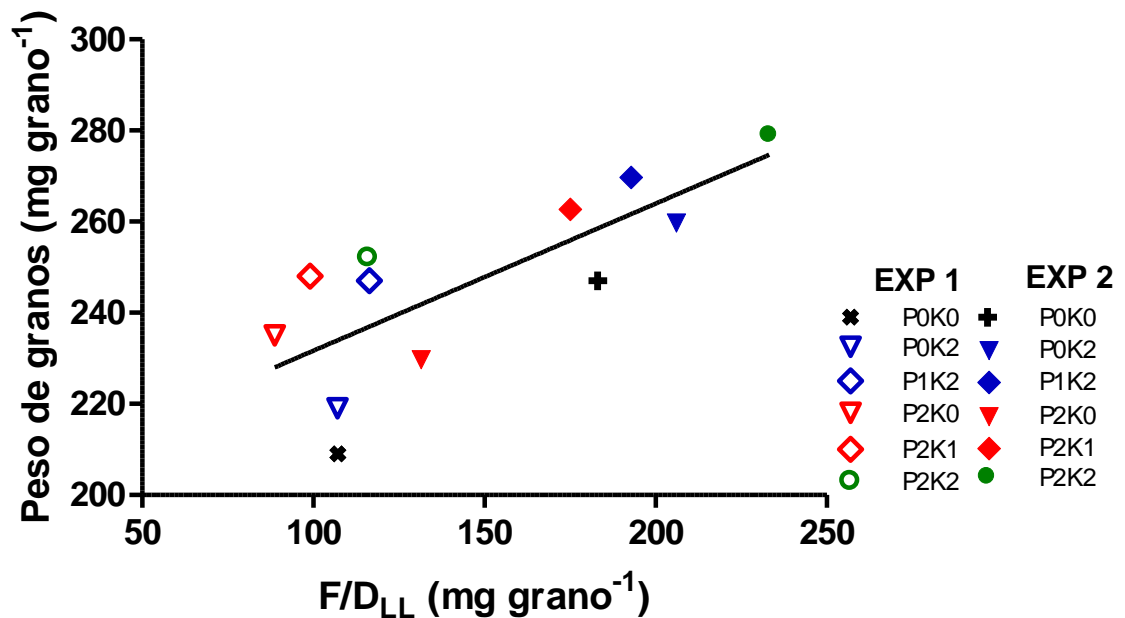


Figura 3.7: Relación entre peso de granos y la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado (F/D_{LL}) para los tratamientos de fertilización evaluados en los dos experimentos. La función ajustada fue $PG = 0.323 * F/D_{LL} + 199.4$.

3.4. DISCUSIÓN

Las deficiencias de fósforo observadas en los experimentos produjeron reducciones en biomasa del 24 y el 31 % en el experimento 1 y 2 respectivamente, mientras que las disminuciones en biomasa en madurez fisiológica reportadas por Plenet et al. (2000 a) estuvieron en el orden de 8 al 17 %. Fletcher et al. (2008 b) quienes analizaron los efectos de las deficiencias de P en maíz dulce observaron reducciones del 30 al 38 % en la biomasa total. El nivel de deficiencia de K observado en el experimento 2, 35 % de reducción en el rendimiento, fue mayor que los observados por Bordoli y Mallarino (1998) (hasta 14 % de reducción en el rendimiento), conduciendo numerosos ensayos en el medio oeste norteamericano, o que las respuestas a la fertilización con K del 4 al 19% observadas en distintas regiones de China (Wu et al., 2013). Por lo tanto en el experimento 1 no hubo deficiencias de K y las de P fueron de moderadas a medias. En el experimento 2 los niveles de deficiencias de P y de K fueron similares entre ambos y de magnitud media.

Los resultados del presente trabajo mostraron que las deficiencias de K se manifestaron en forma más tardía que las de P. En línea con estas observaciones, en maíz, Mallarino et al. (1999) observaron que la fertilización con fósforo muy a menudo aumentó el crecimiento temprano (V5-V6), respuesta que no siempre se traducía en aumentos en el rendimiento en grano. Sin embargo, estos autores observaron que con fertilización con K, no había respuestas en crecimiento temprano pero si pequeñas pero frecuentes respuestas en rendimiento. Esto constituye una evidencia indirecta de que en suelos que no son extremadamente deficientes en P ni en K las deficiencias de P se manifiestan de manera más temprana que las de K. En los experimentos de esta tesis, en V5-V6 hubo respuesta al agregado de P pero no al de K en la producción de biomasa, acorde con los resultados antes mencionados. Por otra parte, Ma et al. (2013) mostraron que en trigo la disminución del crecimiento por deficiencia de potasio fue similar a la observada por deficiencias de nitrógeno, i.e. las diferencias relativas al testigo bien fertilizado se fueron acrecentando a lo largo del ciclo en todos los niveles de deficiencia potásica, lo que es consistente con los resultados de esta tesis.

La EUR en el tratamiento P2K2 (3 g MJ⁻¹) está en el rango de los valores máximos de distintos experimentos recopilados por Sinclair y Muchow (1999), aunque es menor a los 3.7 g MJ⁻¹ reportados por Lindquist et al. (2005) para cultivos de maíz en Nebraska (USA), creciendo bajo condiciones óptimas. Los bajos valores de FPAR alcanzados están directamente relacionados con los bajos valores de IAFV (Capítulo 2), ya que para maximizar la FPAR los valores de IAFV deberían ser mayores que 4 (Maddonni y Otegui, 1996). Las deficiencias de P disminuyeron tanto la FPAR como la EUR, a diferencia de lo observado en un estudio previo en maíz para grano (Plenet et al., 2000 a), donde sólo se redujo la FPAR. Las deficiencias de P que experimentaron los cultivos de maíz en los experimentos del presente trabajo (24 al 31 % de reducción en biomasa aérea), fueron mayores a las observadas en trabajos previos (8 al 17%) (Plenet et al., 2000 a), por lo que es probable que sea este el motivo de estas diferencias. Sandaña y Pinochet (2011), en cultivos de trigo, observaron que con deficiencias leves, la EUR fue relativamente constante, mientras que con deficiencias más severas disminuyó exponencialmente. En contraste con la deficiencia de fósforo, la deficiencia de potasio afectó principalmente la FPAR por una menor expansión foliar a comienzos del ciclo del cultivo y por un drástico aumento en la tasa de senescencia al final del ciclo (ver capítulo 2). El IC fue el parámetro más estable de la ecuación 3.1 en todos los

tratamientos. Otros estudios de deficiencias nutricionales a campo también observaron que el IC fue poco afectado, como fue el caso de las deficiencias de fósforo en maíz (Plenet et al., 2000 a) o en trigo (Sandaña y Pinochet, 2011), o de las deficiencias de nitrógeno y azufre en trigo (Salvagiotti y Miralles, 2008). Al igual que lo observado por efecto de otros estreses, el IC no se vio afectado, ya que es muy estable en un amplio rango, hasta que declina con estreses más severos (Sinclair et al., 1990).

El coeficiente de atenuación lumínica (k) no fue modificado por los tratamientos en prefloración. Este valor de k (0.556) está dentro del rango encontrado por otros autores (Maddonni y Otegui, 1996; Borrás et al., 2003), aunque los valores máximos de IAFV de este trabajo fueron sustancialmente menores y nunca alcanzaron el IAF crítico, i.e. aquel que intercepta más del 95% de la radiación incidente. Los tratamientos con deficiencias de P interceptaron más radiación (FPAR) al mismo valor de IAFV en post-floración que en prefloración. Maddonni y Otegui (1996) observaron que, mientras algunos híbridos tuvieron la misma relación FPAR-IAFV en pre-floración que en postfloración, otro tuvo menores valores de k en post-floración. Este híbrido con diferente comportamiento tenía un mayor ángulo de inserción de las hojas superiores, que son las últimas en senescer. Otros autores observaron aumentos de k en post-floración (Lindquist et al., 2005) debido probablemente al aporte de hojas senescentes que permanecen en el tallo, interceptando radiación, y no son tenidas en cuenta en el cálculo del IAFV. En los ensayos de esta tesis el patrón de senescencia también fue preferencialmente acrópeto, por lo que un aumento en la FPAR interceptada por unidad de IAFV en post-floración estaría relacionado a cambios en la arquitectura de las hojas superiores.

Se vieron diferencias en los efectos de las deficiencias de P y K sobre los componentes del rendimiento. Mientras que las deficiencias de P afectaron más el NG que el PG, las de K afectaron el NG y el PG en magnitudes similares. El número de granos es el componente del rendimiento más importante en cereales y oleaginosas (Vega et al., 2001 a), aunque se ha visto que en el cultivo de maíz una disminución en la provisión de asimilados en el llenado de granos puede provocar fuertes caídas en su peso (Borrás et al., 2004). En el presente estudio, el aumento en el NG se correlacionó positivamente con el PG, aunque con una pendiente que sugiere que el aumento en el PG fue menos que proporcional.

El número de granos (NG) se asoció con la tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración (TCC_{FL}), sin diferencias en las relaciones encontradas con variaciones en la disponibilidad de P o de K. De manera similar, Andrade et al. (2002) encontraron que la relación entre tasa de crecimiento por planta y NG, con variaciones impuestas por cambios en la densidad de plantas, fue similar a la relación encontrada con variaciones en disponibilidad de nitrógeno o de agua. Sin embargo las deficiencias de N parecen afectar diferencialmente según híbridos: en algunos híbridos disminuye la partición a espiga en todo el rango de tasa de crecimiento por planta explorado, lo que determina cambios en el tipo de relación entre la tasa de crecimiento por planta y el NG (D'Andrea et al., 2008). La disminución en la TCC_{FL} con deficiencias de P fue tanto por una menor radiación interceptada como por una menor eficiencia en su utilización en el período alrededor de floración, mientras que la deficiencias de K en el experimento 2 solamente disminuyó la IPAR, sin efectos sobre la EUR. Con variaciones en la densidad de plantas, fecha de siembra o sombreo, el número de granos por planta se relacionó estrechamente con la radiación interceptada por planta alrededor de floración, (Andrade

et al., 2000), sugiriendo pocos efectos sobre la EUR. Aunque se sabe que la tasa de crecimiento del cultivo de maíz se relaciona curvilíneamente con el número de granos (Andrade et al., 1999), el menor rango de variación de la TCC_{FL} experimentado en los experimentos de este estudio, determinó una relación lineal, de manera similar a lo observado por Gambín et al. (2008) aun utilizando tasas de crecimiento por planta, que exploran mayor rango de variación.

El PG se relacionó con la disponibilidad de asimilados por grano (F/D_{LL}), sin diferencias en las relaciones encontradas con deficiencias de P y K. El hecho de que disminuciones en la disponibilidad de asimilados por grano en el período de llenado efectivo, produzca disminuciones en el PG, demuestra limitaciones por fuente en este período. Esta respuesta difiere marcadamente de lo que ocurre con las deficiencias de P en trigo, donde solamente se ve afectado el número de granos (Sandaña y Pinochet, 2011). En un híbrido casi isogénico al utilizado en estos ensayos (DK 747 MGRR2), el peso de los granos aumentó con tratamientos de raleo de plantas, indicando también limitaciones por fuente (Cerrudo et al., 2013). En el período de llenado efectivo de granos, no se detectaron efectos de las deficiencias de P sobre EUR o IPAR, en cambio la deficiencia de K afectó fuertemente la IPAR en este período, en el experimento 2. Maddonni et al. (2006) observaron que densidades poblacionales supraóptimas y el estrechamiento de la distancia entre surcos determinaron caídas en la EUR en el llenado de granos, efecto atribuido a una mayor atenuación de la luz en el canopeo y a un aumento en la tasa de senescencia. Tal como se puntualizó anteriormente, la TCC_{LL} tuvo un comportamiento similar a la F/D_{LL} , por lo que el número de granos tuvo un rol menor en la determinación del PG.

Llama la atención que, a pesar de que las diferencias en crecimiento debidas a las deficiencias de P van disminuyendo en términos relativos, se vea afectado el peso de los granos. Esto podría explicarse por una disminución en el peso potencial de los granos establecido en el período inmediatamente posterior a la floración (Cerrudo et al., 2013; Jones et al., 1996; Reddy y Daynard, 1983). Sin embargo en la presente tesis no se encontraron relaciones significativas entre el peso de los granos y la tasa de crecimiento alrededor de floración, o en el período inmediatamente posterior.

La interacción entre P y K fue positiva o sinérgica, ya que la respuesta a la adición combinada de los dos nutrientes fue mayor que la suma de las respuestas individuales (Fageria, 2001). La no aditividad en las respuestas refuerza la necesidad del estudio de los mecanismos que determinan el tipo de interacción entre nutrientes. Aunque es intuitivo pensar que una deficiencia severa limita la respuesta a la adición de otro nutriente más que una deficiencia moderada, con niveles medios de deficiencias como los obtenidos en estos experimentos se presentaron interacciones sinérgicas. En términos de co-limitación de nutrientes (Harpole et al., 2011) los resultados obtenidos en el experimento 2, corresponderían a una co-limitación simultánea, donde no hay respuesta al agregado de ninguno de los nutrientes por separado, solamente al agregado de los dos nutrientes en conjunto. Desde el punto de vista de los estudios sobre nutrición vegetal y fertilidad de suelos, la falta de aditividad tiene importantes consecuencias ya que la mayoría de los estudios se enfocan en un solo nutriente mientras que en situaciones de producción, donde los cultivos frecuentemente están sujetos a más de una limitación nutricional, las respuestas están sujetas a interacciones. Este sinergismo en la respuesta a la adición de P y K podría estar controlado por el momento en el que se expresa cada deficiencia. Al comienzo del ciclo la limitante principal fue la deficiencia

de P, mientras que al final del ciclo lo fue la deficiencia de K. Si las dos deficiencias se dieran simultáneamente en el tiempo, la respuesta podría ser aditiva. En cambio, al expresarse cada deficiencia en momentos diferentes, la adición de cada nutriente por separado no tiene la misma magnitud de respuesta sobre el rendimiento.

3.5. CONCLUSIONES

Las deficiencias de P afectaron la producción de biomasa desde etapas tempranas, mientras que las de K lo hicieron hacia fines del ciclo del cultivo. Las deficiencias de P redujeron la FPAR y la EUR, mientras que los niveles de K afectaron a la FPAR, a lo largo de todo el ciclo. Un análisis con mayor detalle temporal demostró que las deficiencias de P redujeron tanto la radiación interceptada como la eficiencia en su utilización en el período alrededor de floración, mientras que las deficiencias de K solamente disminuyeron la IPAR. En el período de llenado efectivo de granos, no se detectaron efectos de las deficiencias de P sobre EUR o IPAR, en cambio las deficiencias de K disminuyeron fuertemente la IPAR. El IC no fue afectado por las deficiencias de los dos nutrientes. Las disminuciones en rendimiento por deficiencias de P se dieron por disminuciones en el NG más que en el PG, mientras que las deficiencias de K afectaron de manera similar ambos componentes. El número de granos estuvo determinado por TCC_{FL} , mientras que el peso de los granos por F/D_{LL} , sin diferencias en las relaciones observadas para cada nutriente. A pesar de que ambos nutrientes tienen baja movilidad en el suelo y que en general se considera que las deficiencias de los nutrientes poco móviles se manifiestan con más intensidad a comienzos del ciclo del cultivo, los resultados de esta tesis sugieren que esta generalización no es válida para una deficiencia de K, que se manifestó al final del ciclo.

CAPÍTULO 4: ABSORCIÓN, CURVAS DE DILUCIÓN Y RELACIONES ESTEQUIOMÉTRICAS DE NITRÓGENO, FÓSFORO Y POTASIO.

4.1. INTRODUCCIÓN

La absorción de N, P y K es un proceso relevante, ya que los tres están implicados en diversas funciones fisiológicas en las que son irremplazables (Marschner, 2012). Los patrones temporales de acumulación de N, P y K han sido descritos (Hanway, 1962; Ciampitti et al., 2013), pero no se ha profundizado en los efectos de las deficiencias fosfóricas o potásicas sobre los mismos. Las deficiencias de N afectan la acumulación de estos nutrientes desde etapas tempranas, pero su efecto relativo es mayor en etapas reproductivas (Ciampitti et al., 2013). En nutrientes poco móviles en el suelo, como P y K, el volumen de suelo a partir del cual se absorben está directamente relacionado con la extensión del sistema radical (Silberbush y Barber, 1983 a; 1983 b). Se ha documentado que las deficiencias de fósforo disminuyen más el crecimiento aéreo que el radical, aumentando la relación raíz:tallo (Mollier y Pellerin, 1999), lo que se interpretó como una respuesta favorable a la captación y utilización de fósforo del suelo. Al contrario que para fósforo, en el caso de una deficiencia de potasio se ha reportado una mayor disminución del crecimiento radical que el aéreo, disminuyendo la relación raíz:tallo (Hermans et al., 2006; Cakmak et al., 1994 b; Marschner et al., 1996). Estos experimentos fueron realizados en soluciones nutritivas, donde la extensión del sistema radical no tiene ningún efecto sobre la capacidad de una planta de absorber fósforo o potasio, a diferencia de lo que ocurre con plantas creciendo en condiciones de campo. A pesar de esto, es esperable que los cambios en la relación raíz:tallo se mantengan en cultivos creciendo a campo, por lo que las deficiencias de potasio podrían afectar la absorción de P, mientras que la absorción de K no sería afectada por las deficiencias de P.

Las curvas de dilución de nitrógeno son utilizadas para diagnosticar la nutrición nitrogenada de cultivos. La concentración crítica de nitrógeno, aquella por debajo de la cual hay una disminución en el crecimiento, disminuye exponencialmente con el aumento de la biomasa aérea a lo largo del ciclo (Greenwood et al., 1990; Justes et al., 1994), por lo que para conocer el status nitrogenado del cultivo es necesario referenciar la concentración de N a la biomasa total acumulada. Es así que para cada momento se obtiene un índice de nutrición nitrogenada (INN), que surge del cociente entre la concentración actual y la crítica (Lemaire y Gastal, 2009). El diagnóstico de la nutrición basado en análisis de tejidos vegetales tiene como principal ventaja respecto al análisis de suelos su relativa independencia de las condiciones edáficas. Sin embargo, aunque algunos trabajos demuestran que la curva crítica determinada en ciertas condiciones edafo-climáticas tiene validez en otros ambientes (Ziadi et al., 2008 a), otros han mostrado evidencias de lo contrario (Yue et al., 2014). El uso de esta herramienta aún no se ha expandido hacia otros nutrientes como P o K, aunque Ciampitti et al. (2013)

han descrito como cambian la concentración de P ([P]) y de K ([K]) en función de la biomasa aérea en condiciones no limitantes de estos nutrientes. En el mencionado trabajo ni la curva de P ni la de K fueron modificadas por la densidad de plantas o por la fertilización nitrogenada. Tampoco se ha analizado la interacción de nutrientes sobre estas curvas, i.e. cuáles son los efectos de las deficiencias de P sobre las curvas de dilución de N y K, o de las deficiencias de K sobre las curvas de dilución de P y N.

Una aproximación para estudiar los efectos de las deficiencias nutricionales es el análisis de relaciones estequiométricas. La estequiometría biológica es el estudio del balance de energía y elementos químicos en sistemas vivos (Sterner y Elser, 2002). Esta idea concebida para estudios de ecología a distintos niveles organizacionales ha sido utilizada para estudios agronómicos sobre nutrición mineral de cultivos (Sadras, 2006). Paralelamente y con la misma lógica subyacente, Janssen (1998) remarcó la importancia de la absorción balanceada de nutrientes para obtener altas eficiencias de uso. Como herramienta para el diagnóstico nutricional, las relaciones entre nutrientes han mostrado ser mejores en algunos casos que las concentraciones o cantidades totales de un solo nutriente (Salvagiotti et al., 2012; Ziadi et al., 2007; Ziadi et al., 2008 b). Salvagiotti et al. (2012) han observado que la relación nitrógeno-azufre en semillas de soja es más útil que otros métodos que consideran solamente al contenido de azufre, para identificar campos de producción deficientes en este nutriente. La estequiometría ha sido abordada en la literatura científica a distintas escalas organizacionales, temporales y espaciales, lo que ha llevado a un uso ambiguo de la terminología. Las relaciones estequiométricas pueden referirse a comparaciones inter e intraspecíficas (Elser et al., 2000; Niklas y Cobb, 2006), en distintos órganos como semillas (Obeso, 2011), hojas (Niklas, 2006) o planta entera (Sadras, 2006). En este trabajo evaluaremos las relaciones estequiométricas entre nutrientes absorbidos o biomasa aérea total, considerando todas las etapas ontogénicas, ya que esto sería más útil para el diagnóstico de deficiencias de P o K.

Dada la importancia de la absorción de N, P y K, se han establecido relaciones empíricas entre rendimiento y cantidades de nutrientes absorbidos (Janssen et al., 1990), las cuales constituyen un marco conceptual para abordar las deficiencias nutricionales. La eficiencia fisiológica de cierto nutriente (EF) es la relación entre el rendimiento y la absorción total del nutriente en cuestión (Sattari et al., 2014). Esta es modificada por factores ambientales que afectan el rendimiento o la absorción del nutriente. Cuando existen restricciones distintas a la impuesta por el nutriente en estudio, e.g. deficiencias de otros nutrientes, la EF disminuye. Por el otro lado, cuando el nutriente estudiado es el factor más limitante la EF tiende a aumentar. Los límites biológicos de la EF están descritos gráficamente por las líneas de máxima acumulación (mínima EF) o dilución (máxima EF) (Janssen et al., 1990). En general las interacciones entre nutrientes no son contempladas de manera directa en este tipo de estudios. Los efectos considerados son los indirectos, es decir que la absorción de un nutriente dado puede ser disminuida por la disponibilidad de otro nutriente que es más limitante (Janssen et al., 1990; Janssen, 1998), siguiendo los conceptos de la ley de Liebig, de limitación secuencial de nutrientes (Setiyono et al., 2010).

Los **objetivos** del presente capítulo son: i) determinar cómo las deficiencias de P y K afectan la absorción, las curvas de dilución y las relaciones estequiométricas de N, P y K; ii) evaluar potenciales herramientas de diagnóstico nutricional en situaciones de deficiencia conjunta de P y K.

La **hipótesis** de este capítulo es que las deficiencias de P no afectarán la absorción de K, mientras que las deficiencias de K si afectarán la absorción de P.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Muestras y mediciones

En cada momento de muestreo de biomasa, se seleccionaron 2 plantas, con tamaños promedio (apreciación visual), para el análisis de nutrientes. Además, en madurez fisiológica se separó los granos y del resto de la planta. Las muestras fueron molidas y pasadas por un tamiz de 1 mm, y luego enviadas al laboratorio para los análisis químicos. El contenido de N se determinó por el método semi-micro Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982). Para determinar el contenido de P y K se realizó una digestión ácida con HNO_3 , H_2SO_4 y HClO_4 , determinándose el contenido de fósforo en el extracto por colorimetría (Fiske y Subbarow, 1925), y el de K por fotometría de llama. Los análisis de nutrientes se realizaron en todos los tratamientos en madurez fisiológica (en grano y resto de la planta) y solamente en los tratamientos extremos (P0K0, P0K2, P2K0, P2K2) en los demás momentos de muestreo.

2.2.4 Cálculos y análisis estadístico

La cantidad de nutrientes acumulados en cada momento se calculó como el producto entre la concentración de nutrientes y la biomasa total acumulada, se calculó un valor por unidad experimental y se lo sometió a ANOVA como con las otras variables. En madurez fisiológica se calculó de la misma manera por separado en grano y en el resto de la planta, siendo la suma de ambos componentes la absorción total. También se realizó un ANOVA por momento, considerando como fuente de variación a nutriente (N, P o K) relativizados al máximo acumulado en cada tratamiento y en cada experimento. Esto permitiría ver los patrones temporales de acumulación de cada nutriente, sin considerar las diferencias en las cantidades máximas acumuladas, y comparar entre tratamientos. El índice de cosecha de nitrógeno (ICN), fósforo (ICP) o potasio (ICK) se determinó como el cociente entre la absorción en grano y la absorción total. La eficiencia fisiológica se calculó como el cociente entre rendimiento (15 % de humedad) y absorción total en madurez fisiológica de nitrógeno, fósforo y potasio (EFN, EFP y EFK respectivamente). Se tomó el rendimiento con 15 % de humedad para comparar dichas eficiencias con los trabajos referenciados (Setiyono et al., 2010; Xu et al., 2013). Adicionalmente para comparar y referenciar estas eficiencias se graficó las relaciones entre la absorción en madurez fisiológica de N, P y K y el rendimiento. Se utilizaron como referencia las curvas de “absorción balanceada de nutrientes” para un rendimiento potencial de 12000 kg ha^{-1} (con 15 % de humedad, similar a los obtenidos en ambos experimentos en el tratamiento P2K2), y de máxima acumulación y dilución determinadas por Setiyono et al. (2010), ya que estas integran una gran diversidad de situaciones agro-ecológicas. El modelo descrito por Setiyono et al. (2010), incorpora al rendimiento potencial del sitio como determinante de la curva de absorción balanceada de nutrientes, ya que describe un comienzo lineal de la curva hasta alcanzar el 60-70 % del rendimiento potencial, seguida por una porción decreciente. Se eligió la

curva de 12000 kg ha⁻¹ por ser este aproximadamente el rendimiento potencial de los experimentos de esta tesis (con 15 % de humedad), observado en los tratamientos P2K2 (ver tabla 3.2).

Se calcularon las eficiencias agronómicas de fósforo y potasio (EAP y EAK respectivamente) para los tratamientos donde se aplicó el nutriente evaluado, de la siguiente manera, considerando el rendimiento en grano con 15 % de humedad:

EAP= (Rendimiento tratamiento- Rendimiento P0K2 promedio del ensayo)/ P aplicado (kg/ha⁻¹).

EAK= (Rendimiento tratamiento- Rendimiento P2K0 promedio del ensayo/ K aplicado (kg/ha⁻¹).

Para cada variable y cada momento se realizó un ANOVA como el descrito en el capítulo 1.

Para el análisis de la dilución de nutrientes se utilizó una función potencial (Justes et al., 1994) que relaciona la concentración del nutriente y la biomasa producida (Y).

$$Y = a * X^{-b} \quad \text{[Ecuación 4.1]}$$

Dónde:

a: la concentración del nutriente cuando Y= 1 Mg ha⁻¹

b: coeficiente de dilución adimensional

Se ajustó una función por tratamiento y se compararon los parámetros con una función en común para todos los tratamientos mediante un test de F (Mead et al., 1993). Cuando se encontraron diferencias entre tratamientos, se realizaron comparaciones múltiples entre tratamientos. Cuando no hubo diferencias entre tratamientos se ajustó una sola función.

Se calculó el INN promedio de la estación de crecimiento, en el rango de validez de dicha curva, es decir con valores de biomasa mayores a 1 tn ha⁻¹ y hasta comienzos del llenado efectivo de granos (Plenet y Lemaire, 2000), a partir de la Ecuación 4.2. La concentración crítica de N ([N]_{crítico}) se calculó a partir de la curva crítica de Plenet y Lemaire (2000).

$$INN = [N]_{\text{actual}} / [N]_{\text{crítico}} \quad \text{[Ecuación 4.2]}$$

Con el INN se calculó el rendimiento relativo a un cultivo con suficiencia de nitrógeno, a partir de la relación encontrada por Ziadi et al. (2008 a).

$$\text{Rendimiento relativo} = -0.11 + 1.17 * INN \quad \text{si } INN < 0.93 \quad \text{[Ecuación 4.2]}$$

$$\text{Rendimiento relativo} = 0.98 \quad \text{si } INN > 0.93$$

Se determinaron las relaciones estequiométricas entre nutrientes absorbidos (N_{abs} , P_{abs} y K_{abs}) y biomasa aérea total (BT), a lo largo del ciclo del cultivo. De esta forma, para un mismo tratamiento, los valores más bajos en el eje X o Y se corresponden con estadíos ontogénicos más tempranos (cultivos con menos biomasa y nutrientes acumulados). Para esto se utilizó la forma logarítmica del modelo $Y=aX^b$ (i.e. $\log Y = \log a + b \log X$) (Niklas, 2006). El ajuste de la función para cada tratamiento se realizó con el método de ejes principales estandarizados (SMA), que considera el ajuste en el sentido del eje X e Y, minimizando la suma de la superficie triangular entre la línea y cada punto de datos. Con este método un cambio en la ubicación de las variables (eje X o Y) no cambia el ajuste de la función. Se testeó si las pendientes (b) eran afectadas por los tratamientos. En el caso de que no hubiera efecto de tratamiento sobre las pendientes, se testeó si las ordenadas al origen ($\log a$) eran distintas para las funciones ajustadas con una pendiente común. Se agruparon los tratamientos que no difirieron significativamente en los parámetros de dicha ecuación ($p>0.05$). Todos los ajustes con SMA y tests fueron realizados utilizando el software SMATR v. 2.0 (Warton et al., 2006).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. *Dinámica de la acumulación de N, P y K*

Las deficiencias de P afectaron la absorción de N y P desde etapas tempranas (Figura 4.2). En cambio las deficiencias de K tendieron a manifestarse de manera más tardía, disminuyendo la absorción de P un 30 % y de N un 32 % (P2K0 vs. P2K2) sólo en madurez fisiológica en el experimento 2. La acumulación de potasio fue afectada de manera similar por la fertilización fosfórica y potásica. La interacción PxK fue significativa solamente para la absorción de N y K en el experimento 2.

Las disminuciones en la cantidad de K acumulado en biomasa aérea entre R2 (comienzos del llenado de granos) y R6 (madurez fisiológica) en el tratamiento P0K2 en ambos experimentos y en P2K0 en el experimento 2 no fueron significativas, ya que no hubieron diferencias entre ambos momentos ($p>0.1$). Tampoco fue significativa ($p>0.1$) la disminución del N en el mismo período (R2-R6) en el tratamiento P2K0 en el experimento 2.

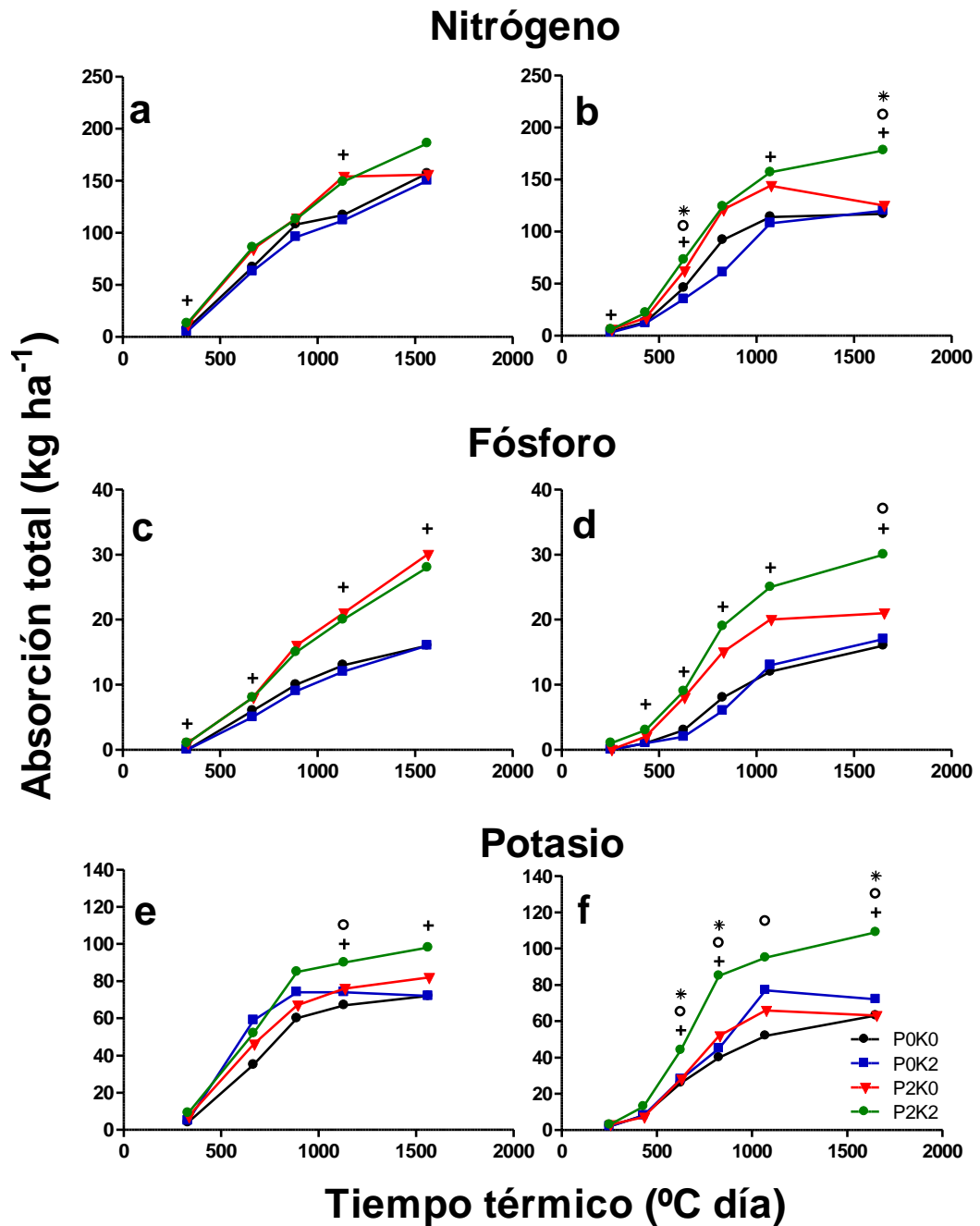


Figura 4.1: Evolución de la absorción de nutrientes en el experimento 1 (Figuras a, c y e) y en el experimento 2 (Figura b, d, f) según los tratamientos de P y K evaluados. Las cruces negras indican diferencias significativas para cada momento entre P2K2 y P0K2 (respuesta a P), los círculos diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (respuesta a K), y los asteriscos valor p menor a 0.05 para el contraste de la interacción (P2K2 y P0K0 vs. P2K0 y P0K2). Detalles del ANOVA en tabla 6.5 del Anexo.

En la Figura 4.2 se grafican los valores de absorción relativos al máximo acumulado de cada nutriente, en cada tratamiento y experimento. Este análisis permite determinar las diferencias en los patrones temporales de acumulación, excluyendo lo referente a las diferencias en cantidades absolutas. La interacción nutriente x tratamiento fue significativa ($p < 0.05$) en 666 y 626 °Cdía en los experimentos 1 y 2 respectivamente, por lo que se presentan los resultados por tratamiento. En el experimento 1, en R1 (Ritchie y Hanway, 1982), el tratamiento bien nutrido (P2K2) acumuló 61, 52 y 86 % del máximo de N, P y K. En el experimento 2 en el mismo momento la acumulación relativa promedio de los tratamientos fue del 70, 62, y 78 % de N, P y K respectivamente. Por lo tanto el nutriente que se acumuló mas temprano fue el potasio, seguido por el nitrógeno y por último se acumuló el fósforo. Las niveles de P o K en general no modificaron este orden de acumulación, excepto en POK0 en el experimento 2, donde a floración había más nitrógeno acumulado que fósforo o potasio.

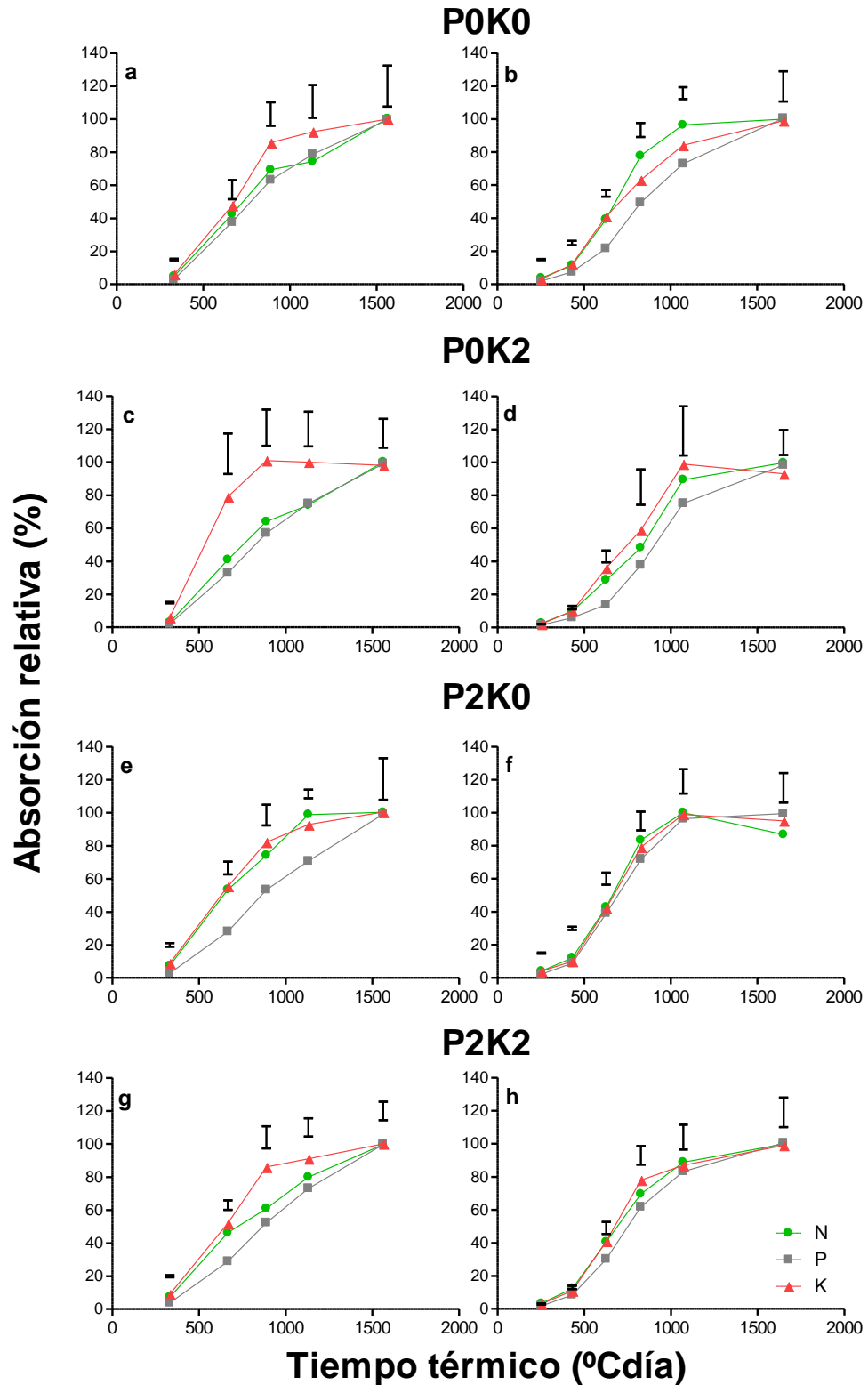


Figura 4.2: Evolución de la absorción relativa de nutrientes en el experimento 1 (Figuras a, c y e, g) y en el experimento 2 (Figura b, d, f, h) según los tratamientos de P y K evaluados. Las barras indican la mínima diferencia significativa (test MDS, $\alpha=0.05$) para las diferencias entre N, P y K. Cada nutriente se relativizó al valor máximo del ciclo, dentro de cada experimento y tratamiento. Detalles del ANOVA en tabla 6.6 del Anexo.

4.3.2. *Concentración, absorción, índice de cosecha, eficiencia fisiológica y eficiencia agronómica de N, P y K*

La concentración de N en grano y rastrojo en madurez fisiológica se vio poco afectada por los tratamientos y no mostró una clara tendencia (Tabla 4.1). Se observó una interacción significativa P \times K para la concentración de N en granos en el experimento 2. La concentración de P en rastrojo aumentó un 16 y 33 % en los experimentos 1 y 2 con la fertilización fosfórica (Efecto principal del P P0K0-P0K2 vs P2K0-P2K2). La concentración de P en grano sólo fue afectada por los tratamientos en el experimento 1, aumentando con la fertilización fosfórica un 35 % (Efecto principal del P). La concentración de K en grano fue menos variable entre tratamientos (coeficiente de variación del 3 y 2 % en los experimentos 1 y 2) que la de rastrojo (coeficiente de variación del 7 y 12 % en los experimentos 1 y 2). La concentración de K en rastrojo disminuyó con deficiencias de K en ambos experimentos (16 y 30 % P2K0 vs. P2K2, experimentos 1 y 2). No se observó la misma tendencia con la concentración de K en grano, que no se vio afectada por los tratamientos con fertilización potásica, manifestándose una leve disminución con la fertilización fosfórica en el experimento 1 (efecto principal del P del 4%).

Tabla 4.1: Concentración de N [N], de P [P] y de K [K] (mg kg^{-1}) en madurez fisiológica en grano y rastrojo en cada tratamiento en los experimentos 1 y 2.

	[N] rastrojo	[N] grano	[P] rastrojo	[P] grano	[K] rastrojo	[K] Grano
Experimento 1						
P0K0	7.32 b ¹	13.24	0.31 a	1.70 a	5.04	4.62
P0K2	7.04 ab	13.80	0.30 a	1.87 ab	5.63	4.63
P1K2	6.32 ab	13.84	0.36 ab	2.59 cd	5.86	4.86
P2K0	5.84 a	12.28	0.40 b	3.04 d	4.96	4.95
P2K1	7.52 b	13.56	0.41 b	2.32 bc	5.28	4.65
P2K2	5.86 a	13.68	0.33 a	2.52 cd	5.89	4.72
Valores p						
Tratamientos ²	0.04	0.42	0.04	<0.01	0.16	0.13
Efecto principal P ³	<0.01	0.36	0.03	<0.01	0.76	0.04
Efecto principal K	0.68	0.10	0.14	0.37	0.02	0.29
Interacción PxK	0.82	0.47	0.35	0.08	0.57	0.22
Experimento 2						
P0K0	6.68	11.04	0.35 a	1.98	5.27 ab	4.50
P0K2	6.88	10.08	0.38 ab	1.89	6.07 b	4.50
P1K2	6.40	9.88	0.54 c	1.92	6.05 b	4.69
P2K0	7.44	10.16	0.59 c	2.29	4.50 a	4.57
P2K1	6.68	10.56	0.49 bc	2.13	5.86 b	4.37
P2K2	6.40	11.08	0.50 bc	2.37	6.43 b	4.63
Valores p						
Tratamientos	0.81	0.20	0.01	0.68	0.03	0.52
Efecto principal P	0.81	0.88	<0.01	0.14	0.60	0.39
Efecto principal K	0.48	0.96	0.54	0.97	<0.01	0.77
Interacción PxK	0.30	0.03	0.17	0.73	0.16	0.77

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs. P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs. P0K2&P2K0.

La absorción total de N en madurez fisiológica disminuyó con deficiencias de P y de K en el experimento 2 mientras que en el experimento 1 no se observaron cambios (Tabla 4.2). La interacción PxK fue significativa para la absorción de N (en grano y total) en el experimento 2. El ICN disminuyó un 7% con deficiencias de P en el experimento 1 (P0K2 vs. P2K2), debido a que la cantidad de N en grano disminuyó más que el N en rastrojo. La absorción total de P disminuyó un 43 y 46 % con deficiencias de P (P0K2 vs. P2K2) en el experimento 1 y 2 respectivamente, y tuvo una tendencia ($p=0.06$) a disminuir con deficiencias de K en el experimento 2 (30 %, P0K2 vs. P2K2). El ICP no fue afectado por los tratamientos, por lo que el P absorbido en grano y rastrojo se

modificaron proporcionalmente. La absorción total de K disminuyó con deficiencias de P en los dos experimentos (26 y 34 % experimentos 1 y 2, P0K2 vs. P2K2) y con deficiencias de K en el experimento 2 (42 %, P2K0 vs. P2K2). La interacción fue significativa para la absorción de K (en rastrojo, grano y total) en el experimento 2. El ICK aumentó con deficiencias de K en los dos experimentos, ya que fue menor la disminución del K absorbido en grano (6 y 32 % experimentos 1 y 2) que en rastrojo (26 y 51 % experimentos 1 y 2) (tratamientos P2K0 vs. P2K2). La eficiencia fisiológica de nitrógeno (EFN) no se modificó con los niveles de P o de K siendo en promedio 58 y 70 kg kg⁻¹ en los experimentos 1 y 2 respectivamente. La EFP aumentó en el experimento 1 con deficiencias de P un 30% (P0K2 vs. P2K2), y se observó una tendencia (p=0.06) a aumentar con deficiencias de P en el experimento 2. La EFK aumentó un 13 % con deficiencias de K en el experimento 2 (P0K0&P2K0 vs. P0K2&P2K2). La eficiencia agronómica del fósforo (EAP) no fue afectada por los tratamientos en el experimento 1, siendo en promedio de 43 kg kg⁻¹. En el experimento 2 la EAP mostró interacción entre los dos nutrientes, ya que sólo aumentó cuando se aplicaron P y K en conjunto. En el experimento 1, si bien se presentan los valores calculados de la eficiencia agronómica del K (EAK), esta fue muy baja o negativa por la falta de respuesta en rendimiento a la aplicación de K (Capítulo 3). La EAK en el experimento 2 fue dependiente del nivel de P aplicado, ya que fue insignificante en el tratamiento sin P (P0K2) y varió entre 42 y 74 kg kg⁻¹ con aplicación de P.

La interacción PxK fue significativa para la absorción de N (en grano y total) o de K (en rastrojo, grano y total) en el experimento 2, ya que fue necesaria la adición de los dos nutrientes conjuntamente para aumentar la absorción de dichos compartimientos. En cambio la interacción no fue significativa en la mayoría de las concentraciones medidas (Tabla 4.1), es decir que la interacción en la absorción de nutrientes se debió a un efecto sobre el crecimiento más que a cambios en la concentración.

Tabla 4.2: Cantidad de nutrientes en grano, rastrojo y total en madurez fisiológica (kg ha⁻¹); índice de cosecha de nitrógeno (ICN), fósforo (ICP) y potasio (ICK) (kg ha⁻¹ nutriente en grano/ kg ha⁻¹ nutriente total), eficiencia fisiológica de nitrógeno (EFN), fósforo (EFP) y potasio (EFK) (kg ha⁻¹ rendimiento en grano con 15 % de humedad/ kg ha⁻¹ nutriente absorbido), eficiencia agronómica de fósforo (EAP) (kg ha⁻¹ de aumento en rendimiento en grano respecto a P0K2, 15 % de humedad/ kg ha⁻¹ P aplicado) y potasio (EAK) (kg ha⁻¹ de aumento en rendimiento en grano respecto a P2K0, con 15 % de humedad/ kg ha⁻¹ K aplicado)

	N rastrojo	N grano	N total	ICN	EFN	P rastrojo	P grano	P total	ICP	EFP	EAP	K rastrojo	K grano	K total	ICK	EFK	EAK
Experimento 1																	
P0K0	51 ¹	106	157	0,68 a	52	2,2 a	14 a	16 a	0,85	510 c		35 a	37 ab	72 a	0,51 ab	113	
P0K2	48	102	150	0,68 a	54	2,0 a	14 a	16 a	0,87	510 bc		38 ab	34 a	72 a	0,47 a	113	-26 a
P1K2	53	129	182	0,71 b	56	3,0 bc	24 b	27 b	0,88	377 a	51	50 bc	45 c	95 b	0,48 a	107	2 b
P2K0	45	111	156	0,71 b	65	3,0 bc	27 b	30 b	0,90	336 a	32	38 ab	44 bc	82 ab	0,54 b	123	
P2K1	63	134	197	0,68 a	54	3,3 c	23 b	26 b	0,87	410abc	42	45 abc	45 c	91 b	0,51 ab	117	13 b
P2K2	51	135	186	0,73 b	59	2,9 b	25 b	28 b	0,89	393 ab	48	52 c	47 c	98 b	0,47 a	112	13 b
Valores p																	
Tratamientos ²	0.15	0.10	0.13	<0.01	0.20	<0.01	<0.01	<0.01	0.30	0.02	0.31	0.03	<0.01	0.01	0.04	0.47	<0.01
Efecto principal P ³	0.77	0.07	0.21	<0.01	0.03	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	<0.01		0.04	<0.01	<0.01	0.44	0.44	
Efecto principal K	0.82	0.34	0.45	0.48	0.47	0.52	0.64	0.60	0.69	0.56		0.04	0.97	0.17	<0.01	0.34	
Interacción PxK	0.36	0.17	0.19	0.48	0.22	0.80	0.61	0.62	0.49	0.39		0.21	0.26	0.19	0.43	0.39	
Experimento 2																	
P0K0	39	78 a	117 a	0,67	72	2,0 a	14 a	16 a	0,87	525		31 a	32 a	63 a	0,51	133	
P0K2	43	77 a	120 a	0,64	70	2,4 a	14 a	17 a	0,86	497		38 ab	34 a	72 ab	0,48	117	8 a
P1K2	52	95 ab	148 abc	0,65	74	4,4 bc	18 ab	23 abc	0,79	477	63 b	49 bc	45 b	94 cd	0,48	117	42 b
P2K0	47	78 a	125 ab	0,62	63	3,5 b	17 a	21 ab	0,82	373	-10 a	29 a	34 a	63 a	0,55	124	
P2K1	53	105 bc	158 bc	0,66	71	3,9 bc	21 ab	25 bc	0,84	448	46 b	46 b	43 b	90 bc	0,49	124	74 c
P2K2	58	119 c	178 c	0,67	68	4,6 c	26 b	30 c	0,85	403	61 b	59 c	50 b	109 d	0,46	111	57 bc
Valores p																	
Tratamientos	0.25	<0.01	0.01	0.6	0.41	<0.01	0.03	0.01	0.36	0.40	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.07	0.29	<0.01
Efecto principal P	0.05	<0.01	0.01	0.64	0.14	<0.01	<0.01	<0.01	0.27	0.06		0.03	<0.01	<0.01	0.57	0.36	
Efecto principal K	0.23	<0.01	0.03	0.5	0.70	0.03	0.10	0.06	0.74	0.96		<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.04	
Interacción PxK	0.54	<0.01	0.04	0.12	0.46	0.26	0.12	0.10	0.42	0.84		0.01	0.03	0.01	0.18	0.92	

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

En la Figura 4.3 se observan las relaciones entre la absorción en madurez fisiológica de N, P y K y el rendimiento. Los cambios en el rendimiento estuvieron acompañados por cambios en la absorción total de nutrientes, siendo las EF más estables. La mayoría de las observaciones de la Figura 4.3-a se encuentran por encima de la curva de absorción balanceada de nutrientes, lo que indicaría una cierta limitación por N, a pesar de haber sido fertilizados los cultivos con altos niveles (200 kg N ha^{-1}). En la Figura 4.3-b vemos que el grupo de los tratamientos fertilizados con las mayores dosis de P y K (P2K1 y P2K2) se encuentra próximo a la curva de absorción balanceada de nutrientes. En cambio el grupo sin fertilización fosfórica (P0K0 y P0K2) se encuentra por arriba de dicha curva y próximos a la curva de máxima dilución. En la Figura 4.3-c los puntos se ubican muy próximos a la curva de máxima dilución, con muchas observaciones de los tratamientos sin fertilización potásica o con niveles intermedios (P0K0, P2K0 y P2K1) por encima de dicha curva de referencia, indicando altas EFK, lo que concuerda con la Tabla 4.2.

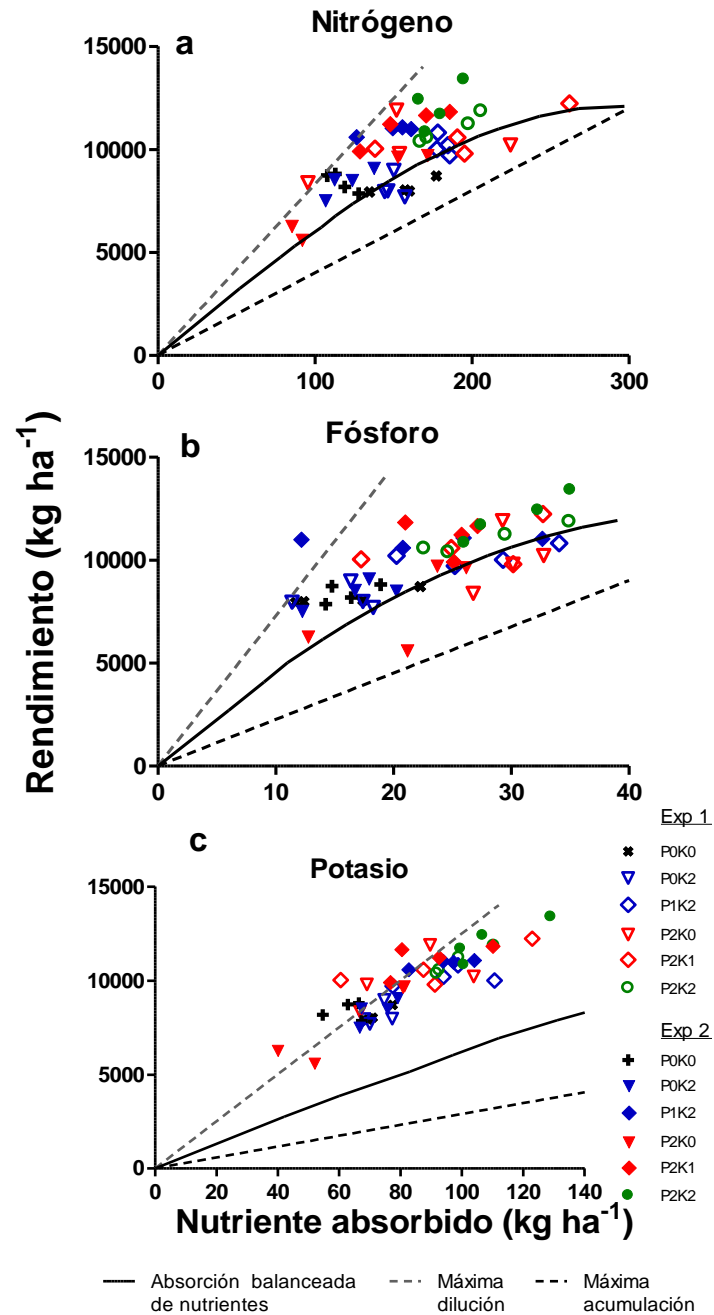


Figura 4.3: Rendimiento en grano (15 % de humedad) en función de N (a), P (b) y K (c) absorbido en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados en ambos experimentos. Se grafican las funciones de máxima dilución, acumulación y de absorción balanceada de nutrientes para rendimiento potencial de 12000 kg ha^{-1} determinadas por Setiyono et al. (2010).

4.3.3. Curvas de dilución

Las curvas de dilución de nitrógeno difirieron entre tratamientos, a pesar que este nutriente fue aplicado en altas dosis a todos los tratamientos por igual (Figura 4.4-a). Las deficiencias de P (tratamiento P0K2) disminuyeron significativamente el parámetro a de la ecuación 4.1 (Tabla 4.3). Por lo tanto la concentración de N fue menor en el tratamiento P0K2 que en el resto de los tratamientos en todo el rango de biomasa acumulada (Figura 4.4-a). Los valores de INN promedio siempre fueron superiores a 0.9, excepto en el tratamiento P0K2 (0.85 y 0.78 en los experimentos 1 y 2 respectivamente) (Tabla 4.4). Según la relación encontrada por Ziadi et al. (2008 a), el tratamiento P0K2 en ambos experimentos y P0K0 en el experimento 1 se vieron afectados por su bajo status nitrogenado (Tabla 4.4). Las curvas de dilución de P y K se modificaron por la fertilización con P y K, respectivamente, independientemente del nivel del otro. Es así que las curvas de dilución de P fueron modificadas por la fertilización fosfórica, independientemente del nivel de fertilización potásica (Figura 4.4-b, Tabla 4.3) y las curvas de dilución de K fueron modificadas por la fertilización potásica independientemente de la fertilización fosfórica (Figura 4.4-c, Tabla 4.3). El único parámetro que se modificó en las curvas de dilución de P y de K fue el parámetro a de la ecuación 4.1, al igual que en el caso de la curva de dilución de N (Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Coeficientes de las curvas de dilución de nitrógeno, fósforo y potasio. La función ajustada fué: $Y = a * X^{-b}$ (ecuación 4.1). Se agruparon los tratamientos cuyos parámetros no diferían significativamente ($p > 0.05$).

Nutriente	Tratamientos agrupados	R ²	a	Comparación de a ¹	b	Comparación de b ²
Nitrógeno	P0K2	0.94	2.12		-0.21	0.17
	P0K0, P2K0 & P2K2	0.92	2.58	<0.01	-0.24	
Fósforo	P0K0 & P0K2	0.86	0.19		-0.15	0.99
	P2K0 & P2K2	0.72	0.27	<0.01	-0.15	
Potasio	P0K0 & P2K0	0.85	1.30		-0.24	0.56
	P0K2 & P2K2	0.79	1.58	<0.01	-0.22	

¹ valor p para la comparación entre tratamientos del parámetro a de la ecuación 4.1

² valor p para la comparación entre tratamientos del parámetro b de la ecuación 4.1

Tabla 4.4: Índice de nutrición nitrogenada (INN) para los tratamientos con distintos niveles de fertilización con P y K. Rendimiento relativo (RR) a un cultivo con suficiencia de nitrógeno, determinado a través de la ecuación de Ziadi et al. (2008 a).

Tratamiento	INN	RR
Experimento 1		
P0K0	0.91	0.96
P0K2	0.85	0.89
P2K0	0.98	0.98
P2K2	0.93	0.98
Experimento 2		
P0K0	0.97	0.98
P0K2	0.78	0.80
P2K0	1.04	0.98
P2K2	1.05	0.98

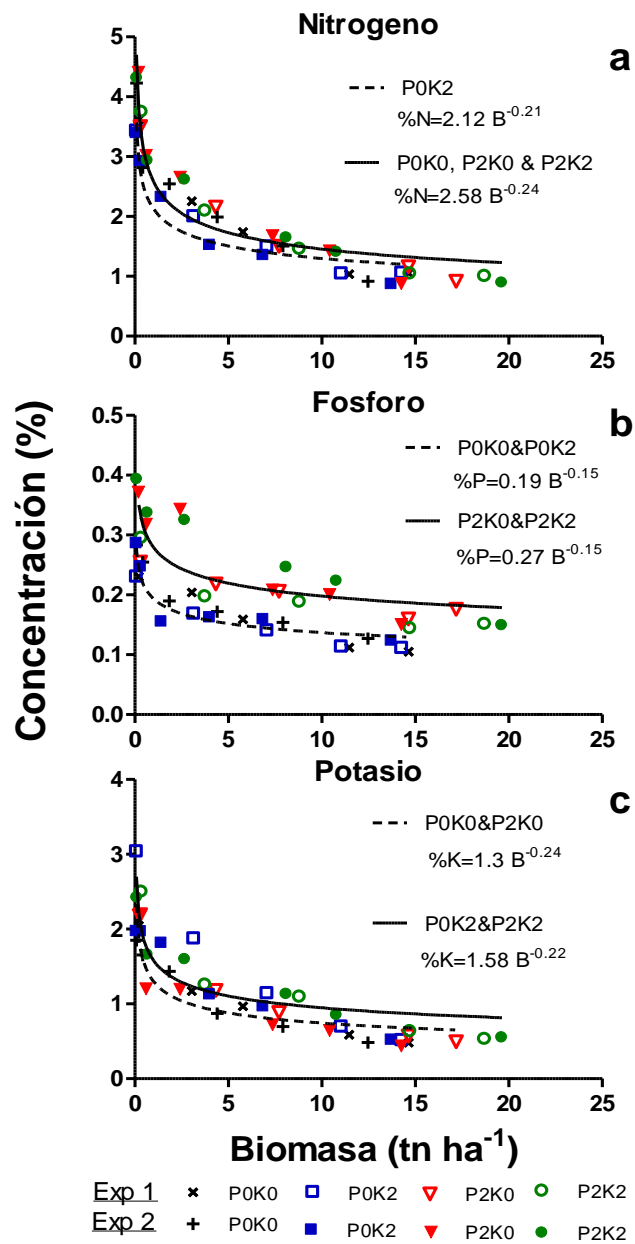


Figura 4.4: Concentración de N (a), P (b) y K (c) en función de la biomasa aérea en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados en ambos experimentos. Se ajustó una función en común para los tratamientos que no difirieron entre sí ($p>0.05$).

En la Figura 4.5 se observan las curvas de dilución relativizadas de N, P y K del tratamiento P2K2, a los fines de comparar las diferencias intrínsecas en las curvas de dilución de cada nutriente. Para esto se consideró al parámetro a de la ecuación 4.1=100 en los tres nutrientes y se graficaron las curvas considerando el valor del parámetro b de dicho tratamiento para cada nutriente. De este modo se relativizó considerando 100 % la concentración de cada nutriente cuando la biomasa del cultivo fue de 1 tn ha^{-1} . La caída en la concentración de N es la más pronunciada y similar a la de K, evidenciando procesos de dilución más abruptos que en el caso del P, cuya caída en la concentración es menor. Esto puede apreciarse también en la Figura 4.1, donde se observa que N y K se acumulan más temprano, y en post-floración el proceso de dilución es más marcado que en el caso del P, cuya curva de absorción se parece más a la de producción de biomasa.

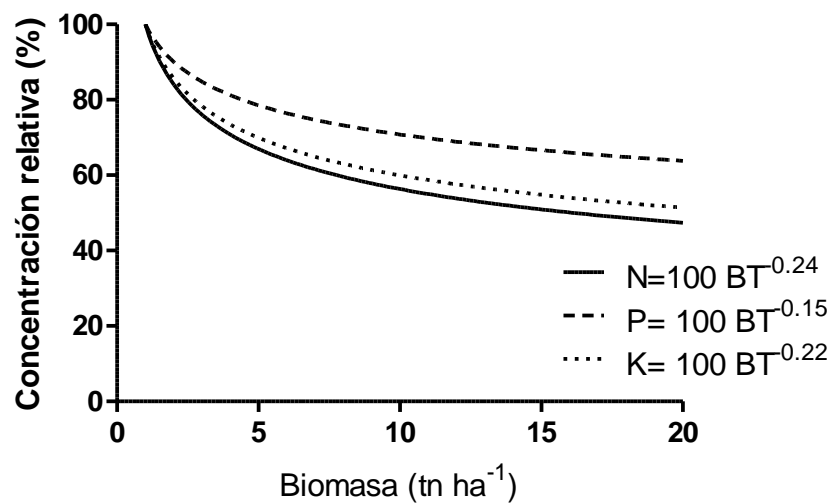


Figura 4.5: Comparación de las curvas de dilución de N, P y K en el tratamiento sin limitante de ningún nutriente (P2K2). La concentración se expresa en valores relativos a la concentración cuando la biomasa = 1 tn ha^{-1} , a los fines de comparar entre nutrientes.

4.3.4. Relaciones estequiométricas

Los valores del parámetro b de las relaciones de las formas logarítmicas de N_{abs} , P_{abs} y K_{abs} vs. BT , fueron menores a 1 (Tabla 4.5), evidenciando el proceso de dilución descrito en la Figura 4.5. La relación de las formas logarítmicas de $K_{\text{abs}}-N_{\text{abs}}$ fue isométrica (i.e. parámetro $b=1$). La relación de las formas logarítmicas $P_{\text{abs}}-N_{\text{abs}}$ fue la única con valor de b mayor a 1, debido a que en etapas tardías, la acumulación de N es menor que la acumulación de P. La relación de las formas logarítmicas $K_{\text{abs}}-P_{\text{abs}}$ tuvo un valor de b menor a 1 por absorberse el P de manera más tardía que el K.

Los tratamientos difirieron solamente en la ordenada al origen ($\log a$), no siendo significativas las diferencias en la pendiente (b) de ninguna de las relaciones (Tabla 4.5). Esto implica que las diferencias relativas entre tratamientos se mantuvieron a lo largo del ciclo de los cultivos. La relación de las formas logarítmicas $N_{\text{abs}}-BT$ (Figura

4.6-a) fue afectada por las deficiencias de P, ya que el tratamiento P0K2 tuvo menor nitrógeno acumulado a la misma biomasa en todo el rango (misma pendiente y distinta ordenada al origen). Las relaciones que incluyen a las formas logarítmicas de P_{abs} (P_{abs} -BT y P_{abs} - N_{abs}) fueron modificadas por el nivel fosfórico del tratamiento, independientemente del nivel potásico. Paralelamente, las relaciones de las formas logarítmicas con K_{abs} (K_{abs} -BT y K_{abs} - N_{abs}) fueron modificadas por la fertilización potásica, independientemente del nivel fosfórico. La relación de las formas logarítmicas K_{abs} - P_{abs} fue modificada por la adición individual de P o de K, ya que en el tratamiento P0K2 la ordenada al origen fue mayor y en el tratamiento P2K0 la ordenada al origen fue menor, siendo intermedia la ordenada al origen de los tratamientos P0K0 y P2K2. Se observó una tendencia ($p=0.05$) a diferir P0K2 de P2K2 en la relación de las formas logarítmicas de K_{abs} - N_{abs} , lo que indica que la deficiencia fosfórica disminuyó más la absorción de N que la de K. Como fue mencionado anteriormente, la relación de las formas logarítmicas P_{abs} - N_{abs} (Figura 4.6-d) también se vió modificada por los niveles de fertilización fosfórica, ya que las deficiencias de P provocaron una mayor disminución en la absorción de P que de N.

Tabla 4.5: Coeficientes de las relaciones estequiométricas ($\log Y = \log a + b \log X$). El ajuste de la función para cada tratamiento se realizó con el método de ejes principales estandarizados (SMA). Se agruparon los tratamientos cuya pendiente y ordenada al origen no diferían significativamente ($p>0.05$).

Relación (X,Y)	Tratamientos agrupados	R ²	Comparación de pendientes ¹	b	Comparación de ordenadas al origen ²	Log a
N_{abs} ,BT	P0K2	0.99	0.15	0.7325	<0.01	-0.866
	P0K0,P2K0 & P2K2	0.98				-0.795
P_{abs} ,BT	P0K0&P0K2	0.99	0.96	0.8303	<0.01	-2.198
	P2K0&P2K2	0.98				-2
K_{abs} ,BT	P0K0&P2K0	0.97	0.66	0.72	<0.01	-1.071
	P0K2&P2K2	0.96				-0.984
P_{abs} , N_{abs}	P0K0&P0K2	0.98	0.08	1.146	<0.01	-1.269
	P2K0&P2K2	0.98				-1.171
K_{abs} , N_{abs}	P0K0&P2K0	0.99	0.77	0.993	<0.01	-0.283
	P0K2&P2K2	0.98				-0.171
K_{abs} , P_{abs}	P0K2	0.94	0.61	0.87	<0.01	0.94
	P0K0&P2K2	0.98				0.81
	P2K0	0.97				0.72

¹ valor p para comparación de pendientes entre tratamientos.

² valor p para comparación de ordenadas al origen entre tratamientos.

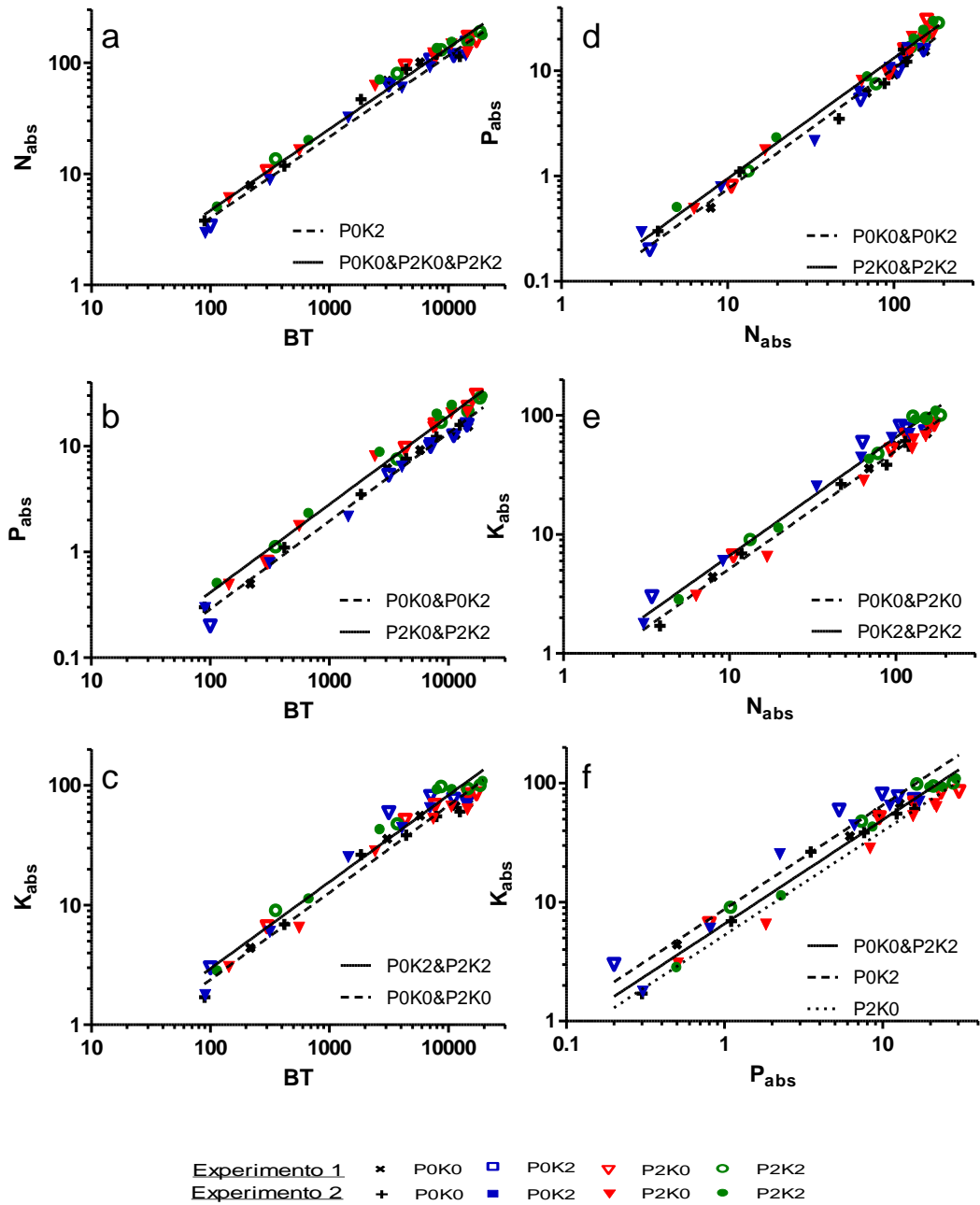


Figura 4.6: Relaciones estequiométricas entre nutrientes absorbidos (N_{abs} , P_{abs} y K_{abs}) y biomasa aérea total (BT), ambos en base seca, en los tratamientos de fertilización con P y K evaluados. Los ejes están en escala logarítmica (\log_{10}). El ajuste de cada función fue hecho con el método de ejes principales estandarizados (SMA).

4.4. DISCUSIÓN

Más allá de las diferencias en las cantidades absolutas de nutrientes absorbidos, los patrones de acumulación de N, P y K en el tratamiento sin deficiencias (P2K2) fueron similares a los reportados en otros trabajos (Hanway, 1962; Ciampitti et al., 2013): el potasio se acumuló en mayor proporción en etapas iniciales, luego el nitrógeno y por último el fósforo. La fertilización fosfórica afectó más temprano la acumulación de biomasa aérea (capítulo 3) y la absorción de nitrógeno y potasio. En cambio la fertilización potásica sólo aumentó la absorción temprana de K en el experimento 2, sin efectos sobre biomasa o absorción de N o P. Mallarino et al. (1999) observaron también que la fertilización potásica no aumentaba el crecimiento temprano pero si la absorción de K, lo que frecuentemente se trasladaba en mayores rendimientos.

Los valores de eficiencia fisiológica de nitrógeno (EFN) fueron levemente mayores que los valores medios de Setiyono et al. (2010) o de Xu et al. (2013) (quienes llevaron adelante un estudio en una gran diversidad de situaciones en China), pero estuvieron dentro del rango comprendido entre los valores mínimos y máximos. La EFP promedio de esta tesis se aproxima a la encontrada por Setiyono et al. (2010), pero está cercana a los valores máximos encontrados por Xu et al. (2013). Estos últimos explicaron la marcada diferencia en las curvas de acumulación y dilución, respecto a lo encontrado por Setiyono et al. (2010), en el excesivo uso de fertilizantes y los altos niveles de P en los suelos en China, lo que ha llevado a que se produzca un consumo de lujo de P. Los valores de EFK de este estudio son altos si comparamos con los dos trabajos citados anteriormente. Inclusive algunas observaciones del gráfico de rendimiento vs. absorción de K se encuentran próximos a la curva de máxima dilución de ambos trabajos, con algunas observaciones por encima de dichas curvas. Esto podría deberse a que en los trabajos referenciados existieron pocas situaciones deficitarias en K y a las menores dosis de fertilizante potásico utilizado en esta tesis. Las dosis máximas de K aplicadas en los presentes ensayos fueron de 75 kg ha^{-1} aplicados al voleo, muy inferiores a los 160 kg ha^{-1} de Setiyono et al. (2010) o a los usados en otros experimentos para saturar respuestas a K (Mallarino et al., 1999; Zhang et al., 2007). Aunque las dosis aplicadas fueron mayores a las usadas comercialmente, las EAP fueron cercanas al límite superior del rango mencionado por Doberman (2007) como referencia en situaciones comerciales ($30\text{-}50 \text{ kg kg P}^{-1}$). Las EAK en el experimento 2, donde hubo respuesta en rendimiento al agregado de K, fueron mayores al rango citado por Doberman (2007) ($10\text{-}20 \text{ kg kg K}^{-1}$), pero similares a las mencionadas por Timsina et al. (2013) en cultivos de maíz en Asia. Existió una interacción PxK en la EAP en el experimento 2, ya que fue necesaria la adición de K para que se exprese la respuesta a P. Lo mismo ocurrió con la EAK, que fue dependiente del nivel de P aplicado. Estos aspectos están relacionados a la respuesta en rendimiento discutido en el capítulo 3.

Las deficiencias nutricionales pueden afectar los índices de cosecha de nutrientes mediante cambios en los índices de cosecha de biomasa o en las relaciones entre la concentración del nutriente en grano y en el resto de la planta. Como en este estudio el índice de cosecha de biomasa se vio poco afectado por las deficiencias de P o K (capítulo 3), los cambios en los índices de cosecha de nutrientes estuvieron dados por cambios en las relaciones de concentraciones de nutrientes en grano y resto de la planta. El ICK promedio en esta tesis fue superior a los trabajos de Xu et al. (2013) o Setiyono et al. (2010) (0.5 vs. c.a.0.2). Las mayores diferencias radican en [K] en rastrojo, ya que

los valores medios en este estudio fueron de 0.56, contra 2.18 de Setiyono et al. (2010) o 1.19 de Xu et al. (2013). Los valores mínimos de [K] de rastrojo son mayores en este estudio (0.45 en este estudio vs. 0.15 en Setiyono et al. 2010), sin embargo los máximos están muy por debajo (0.64 en este estudio vs. 4.17 en Setiyono et al. 2010). Estas altas concentraciones de K en rastrojo sugieren consumos de lujo, por las mencionadas altas dosis de fertilizante potásico aplicado en los estudios de Setiyono et al. (2010). En cambio los valores de concentración en grano promedio fueron similares (0.36, 0.4 y 0.46, en Setiyono et al. 2010, Xu et al. 2013 y este estudio, respectivamente). Wu et al. (2014) también observaron mayor estabilidad en el contenido de K en grano que en rastrojo en una gran variedad de condiciones de disponibilidad de K. En los experimentos de esta tesis el ICK bajó con agregado de K, lo que concuerda con lo expuesto anteriormente. El ICP no fue afectado por los tratamientos en esta tesis, aunque también podría bajar con mayores absorciones de P. El ICP en este estudio fue similar en promedio al reportado por Setiyono et al. (2010) (0.86 vs. 0.84) pero superior al 0.65 promedio de Xu et al. (2013), quienes concluyeron que existe un marcado consumo de lujo de P en las situaciones evaluadas.

Las curvas de dilución de N y K en este estudio fueron similares a las reportadas por Ciampitti et al. (2013), ya que el coeficiente de dilución (coeficiente b de la ecuación 4.1) en los tratamientos con alta disponibilidad de nutrientes fue similar. La dilución de fósforo fue menos pronunciada que la de K o N en esta tesis de manera similar a lo observado por Ciampitti et al. (2013), aunque en esta tesis el P se diluyó menos ($b=0.15$) que en el estudio referenciado ($b=0.18$), como consecuencia de valores iniciales menores. Las deficiencias de P no modificaron los patrones de dilución de K, ni las deficiencias de K afectaron las curvas de dilución de P. Algunos ejemplos de cómo se modifican las curvas de dilución de ciertos nutrientes ante deficiencias de otros son la modificación de la curva de dilución de azufre con deficiencias de nitrógeno (Ciampitti et al., 2013) y la modificación de la curva de dilución de P con deficiencias de N en trigo (Ziadi et al., 2008 b), y en maíz (Ziadi et al., 2007). La consecuencia práctica de estos resultados es que las curvas de dilución de P o de K serían útiles para predecir el status nutricional de cualquiera de estas deficiencias, aún con deficiencias moderadas del otro nutriente.

La deficiencia de P disminuyó la concentración de N a los mismos valores de biomasa aérea acumulada, generando dos curvas de dilución. Se ha visto que numerosos factores determinan cambios en la curva de dilución de N (Agnusdei et al., 2010). Las deficiencias de P en pastizales templados también disminuyen el INN (Duru et al., 1997). Más aún, Fletcher et al. (2008 b) observaron que en maíz dulce con deficiencias de P, disminuye tanto el fósforo foliar específico (g P cm^{-2} hoja) como el nitrógeno foliar específico (g N cm^{-2} hoja), encontrando una estrecha relación entre ambos. Por lo tanto los cambios que observamos en la concentración de N a nivel de planta no son debidos a cambios en la proporción de hojas (las que tienen mayor [N]) respecto al total de la planta, sino a una disminución en [N] de hojas. Consecuentemente la disminución en la EUR observada con deficiencias de fósforo en esta tesis (Capítulo 3) pudo haber sido causada por el menor contenido de fósforo foliar específico, el cuál condiciona la tasa de fotosíntesis foliar (Fletcher et al., 2008 a) y del menor nitrógeno foliar específico (Sinclair y Horie, 1989). Lo conservativa de la relación N/P a través de distintos organismos y comunidades subyace en la estrecha relación ARN:proteína (Greenwood et al., 2008), por lo tanto al disminuir [P] también disminuye [N]. Con deficiencias de azufre también se ha encontrado que puede disminuir el INN aún con altos niveles de N

(Salvagiotti y Miralles, 2008), ya que tanto el azufre como el nitrógeno son componentes esenciales de ciertas proteínas. De acuerdo a la relación entre rendimiento relativo y INN observada por Ziadi et al (2008 a), en el tratamiento P0K2 la nutrición nitrogenada pudo haber inducido una disminución en el rendimiento, dando rendimientos relativos de 0.89 y 0.80 respectivamente. Esta interpretación hay que tomarla con precaución, ya que si bien disminuye la [N] actual, no sabemos qué ocurre con la [N] crítica bajo condiciones de estrés fosforado. En condiciones de estrés hídrico se ha observado que la [N] crítica disminuye (Errecart et al., 2014), lo que también es probable que ocurra con déficits de fósforo.

Las relaciones estequiométricas son útiles para describir los cambios en la relación entre nutrientes, o de estos con la biomasa total aérea (BT) a lo largo del ciclo del cultivo. La relación entre BT y N_{abs} fue alométrica, siguiendo un patrón similar al encontrado por Plenet y Lemaire (2000). Si bien no hay trabajos que describan la evolución de otras relaciones estequiométricas a lo largo del ciclo, hay trabajos que detallan los cocientes entre nutrientes en momentos puntuales. Greenwood et al. (2008) reportaron cocientes N/P similares a los de esta tesis, empezando con valores cercanos a 10 y estabilizándose en valores cercanos a 6 en los tratamientos con fertilización fosfórica. Por este motivo el coeficiente b de la relación N_{abs} - P_{abs} fue mayor a 1. En cambio, en comparaciones inter-específicas, la relación logarítmica de N y P foliar tiene un coeficiente menor a 1 (Niklas, 2006). El cociente N/K encontrado por Ciampitti et al. (2013) comenzó siendo 1, y disminuyó a 0.58 en V15, mientras que en esta tesis este cociente fue más alto en todo momento y menos variable a lo largo del ciclo (varió entre 1.3 y 1.9 a lo largo del ciclo en P2K2), siendo la relación N_{abs} - K_{abs} isométrica. El hecho de que las deficiencias fosforadas cambiaran la relación BT- N_{abs} y no la relación BT- K_{abs} , marca una sustancial diferencia en los efectos de las deficiencias de P sobre la nutrición nitrogenada y potásica. Estas diferencias se mantienen a lo largo del ciclo del cultivo, ya que la pendiente no fue diferente entre tratamientos en ningún caso. Por el contrario, las deficiencias de K disminuyeron más la absorción de K que la producción de biomasa aérea, o la absorción de nitrógeno o fósforo.

La capacidad de las plantas de absorber P y K en exceso limitaría la capacidad diagnóstica de las relaciones estequiométricas usando P o K. Por ejemplo Sadras (2006) encontró que la gran variabilidad en la relación entre el N y el P absorbidos en madurez fisiológica estaba gobernada en primera instancia por variaciones en la cantidad de P absorbido. A su vez, Sadras (2006) hipotetizó que el principal motivo de tales variaciones era la gran capacidad de las plantas de almacenar P en compuestos inorgánicos, sin funciones metabólicas directas, i.e. “consumo de lujo”. Greenwood et al. (2008) sugirieron que la relación N/P es más constante en hojas, a lo largo del ciclo o a través de distintas especies, que en tejidos de reserva. Uniendo los dos trabajos citados precedentemente, las variaciones en la relación entre N y P dentro de un mismo grupo funcional (e.g. cereales) estarían reguladas en primera instancia por la cantidad de P absorbido en tejidos de reserva o estructurales. De manera similar, las plantas tienen gran capacidad de absorber K en exceso (Setiyono et al., 2010), el cual se podría acumular en vacuolas reemplazando a otros cationes (Meille y Pellerin, 2004).

Las deficiencias de P no modificaron las curvas de dilución de K (o la relación BT- K_{abs}), ni las deficiencias de K afectaron las curvas de dilución de P (o la relación BT- P_{abs}). Estos resultados proporcionan evidencias para indicar que la menor acumulación del otro nutriente (en el caso de las deficiencias de P una menor acumulación de K y

viceversa) fue por un efecto sobre el crecimiento. Por lo tanto rechazamos la hipótesis planteada, ya que la deficiencia de P afectó la absorción de K en igual medida que la deficiencia de K afectó la absorción de P, como un efecto indirecto por una disminución del crecimiento. Entonces la menor demanda (generada por un menor crecimiento) traccionó la disminución en la absorción. En cambio el hecho de que las deficiencias de P hayan cambiado las curvas de dilución de N indica que la absorción de N se vio alterada por otro motivo más allá del menor crecimiento.

4.5. CONCLUSIONES

Los patrones temporales de acumulación de los tres nutrientes fueron distintos: primero se acumuló el potasio, luego el nitrógeno y por último el fósforo. Las EF tendieron a aumentar con las deficiencias, pero estos aumentos no compensaron las disminuciones en la absorción. Las deficiencias de K indujeron una mayor disminución en el contenido de K en estructuras vegetativas que en grano, lo que produjo una caída en el ICK. Las deficiencias de P no afectaron las curvas de dilución de K o la relación $BT-K_{abs}$ y viceversa, por lo que se presentan como una herramienta promisoría con fines diagnósticos. Por el contrario, la curva de dilución de N presentó un patrón diferente con deficiencias de P, ya que la deficiencia de P disminuyó más la absorción de N que la producción de biomasa aérea. La deficiencia de P produjo una disminución en la absorción de K en forma similar a la que la deficiencia de K produjo sobre la absorción de P, por un efecto indirecto a través de una disminución del crecimiento, por lo que se rechaza la hipótesis planteada.

CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES GENERALES Y POSIBLES LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN.

En el presente capítulo se hace una síntesis de los resultados más relevantes de esta tesis, y se proponen algunas líneas de investigación necesarias para avanzar en los conocimientos relacionados a este campo de la ciencia.

5.1. EVALUACIÓN COMPARATIVA DE LOS NIVELES DE DEFICIENCIA EXPLORADOS EN ESTA TESIS

Tal como se discutió en capítulos anteriores, el nivel de deficiencia nutricional podría condicionar las respuestas evaluadas. Siguiendo el criterio de Salvagiotti et al. (2012), reducciones en el rendimiento por deficiencias nutricionales menores al 25 % son consideradas “moderadas”. En esta tesis se alcanzaron distintos niveles de deficiencias de P y K. Este gradiente de deficiencias estuvo regulado por los distintos niveles de fertilización aplicados y por las condiciones experimentadas en cada ensayo. Las máximas reducciones en el rendimiento en cada experimento por efectos de las deficiencias de fósforo (P0K2 vs. P2K2) estuvieron entre el 26 y 30 %, por lo que fueron de moderadas a medias. En la región Pampeana, es poco frecuente encontrar reducciones mayores al 20 % de rendimiento por deficiencias de P en maíz (Barbagelata, 2011). En el experimento 1 el potasio no fue limitante para el rendimiento, ya que no se encontraron diferencias significativas entre P2K0 y P2K2. En el experimento 2 en cambio la máxima deficiencia de K (P2K0 vs. P2K2) fue media, del 35 %. En el medio oeste norteamericano, es muy poco frecuente encontrar reducciones en el rendimiento mayores al 30 % por deficiencias de K (Barbagelata y Mallarino, 2013). Este nivel de deficiencia también fue mayor al observado en distintas regiones de China (del 4 al 16 % de reducción en los rendimientos) (Wu et al., 2013).

5.2. ESQUEMA RESUMEN

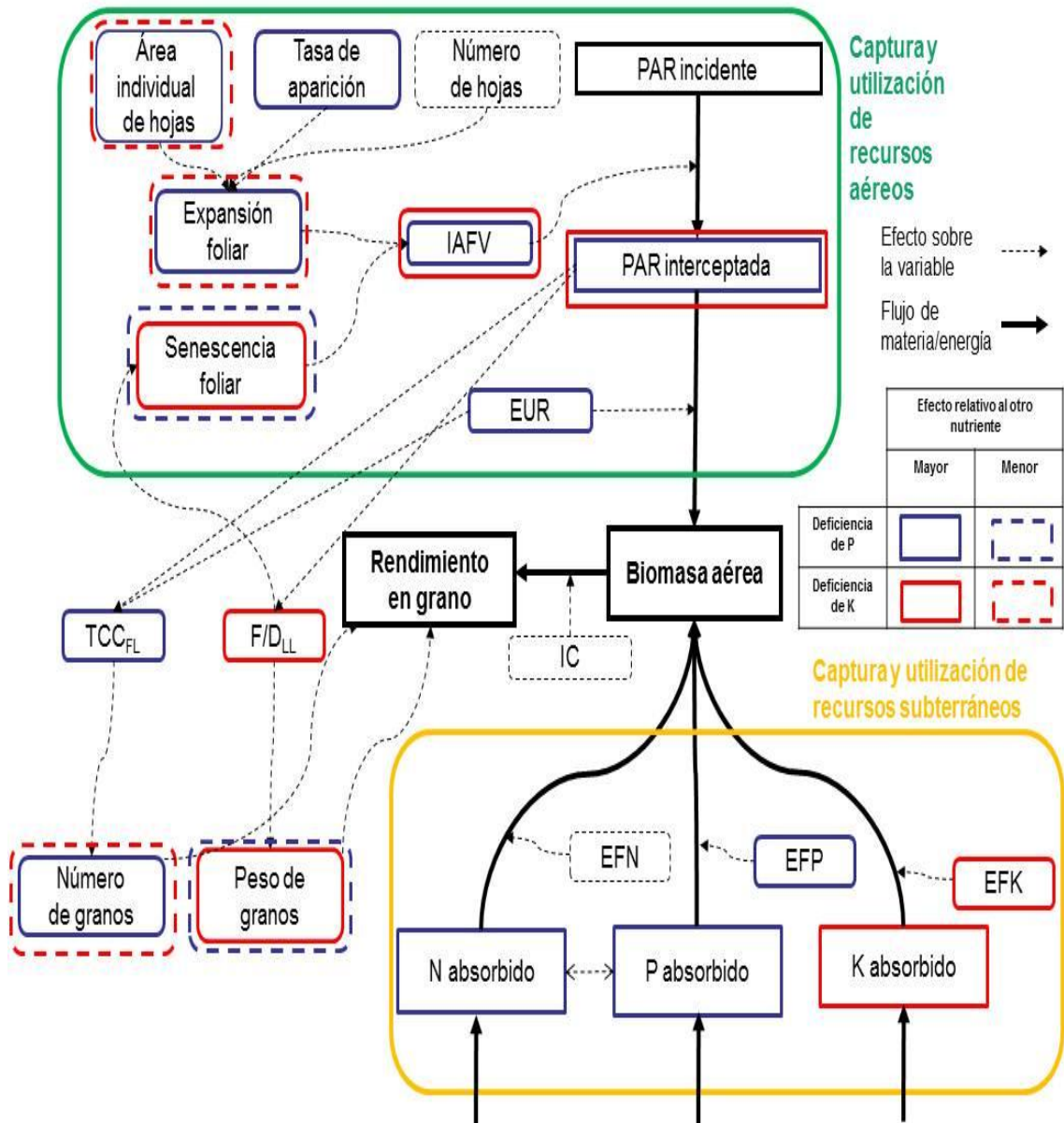


Figura 5.1: Diagrama conceptual mostrando los principales resultados de esta tesis. Se remarcan las diferencias entre los efectos de las deficiencias de fósforo (en azul) y de potasio (en rojo). Las líneas punteadas indican un efecto relativo menor y las líneas llenas un efecto relativo mayor sobre la variable, comparativamente entre nutrientes. IAFV: índice de área foliar verde; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; IC: índice de cosecha; TCC_{FL}: tasa de crecimiento del cultivo alrededor de floración; F/D_{LL}: relación fuente/destino en el período de llenado efectivo de granos; EFN: Eficiencia fisiológica del nitrógeno; EFP: Eficiencia fisiológica del fósforo; EFK: Eficiencia fisiológica del potasio.

5.3 CONCLUSIÓN GENERAL

Se estudió como se afecta la captura y utilización de recursos aéreos (Capítulos 2 y 3) y subterráneos (Capítulo 4) con deficiencias de P y K.

Las deficiencias de P disminuyeron el área foliar de las hojas individuales y su tasa de aparición, mientras que las de K disminuyeron el área foliar individual. Esto determinó una disminución en la FPAR desde etapas tempranas, de mayor magnitud con deficiencias de P que de K. Por otro lado, las deficiencias de K aceleraron la senescencia hacia finales del ciclo, de manera contraria a lo hipotetizado, determinando caídas en la FPAR. Si bien ambas deficiencias disminuyeron el crecimiento desde etapas tempranas, los efectos del P se fueron atenuando en términos relativos, mientras que los de K se fueron acrecentando. El menor crecimiento con deficiencias de P en etapas tempranas y alrededor de floración estuvo relacionado con una menor intercepción de radiación y menor eficiencia en su uso, mientras que la disminución en el crecimiento con deficiencias de K en el experimento 2 se debió a una menor IPAR acumulada en este período. Las disminuciones en rendimiento por deficiencias de P se dieron por disminuciones en el NG más que en el PG, mientras que las deficiencias de K afectaron de manera similar ambos componentes. El número de granos estuvo determinado por TCC_{FL} , mientras que el peso de los granos por F/D_{LL} , sin diferencias en las relaciones observadas con variaciones en el nivel de P o de K. Las deficiencias de P indujeron disminuciones en la cantidad de P absorbido y pequeños aumentos en la EFP. De manera similar las deficiencias de K produjeron disminuciones en la absorción de K con aumentos menores en la EFK. Los cambios en la absorción de los otros nutrientes, i.e. en el caso de las deficiencias de P los cambios en N y K, y viceversa, fueron consecuencia de los cambios en la demanda traccionada por el crecimiento. Como excepción, las deficiencias de P provocaron reducciones en el status nitrogenado (INN) ya que produjeron modificaciones en la curva de dilución de N. La interacción entre P y K fue positiva o sinérgica, ya que la respuesta en rendimiento a la adición combinada de los dos nutrientes fue mayor que la suma de las respuestas individuales. Esta falta de aditividad en las respuestas adiciona incertidumbre a los estudios de nutrición enfocados en un solo nutriente.

5.4 CONTRASTE DE HIPÓTESIS

Las evidencias generadas en los experimentos y su análisis permitió poner a prueba las hipótesis planteadas. Aquí se muestra un resumen del contraste de las hipótesis de los capítulos 2, 3 y 4.

La hipótesis del **Capítulo 2**: “*que las deficiencias de P y de K actuarán de manera similar, disminuyendo la expansión foliar en las primeras etapas del ciclo sin mayores efectos sobre la senescencia*” fue rechazada, dado que si bien las deficiencias de P siguieron lo hipotetizado, se observó que las deficiencias de K afectaron más la senescencia (Figura 2.3; Tabla 2.3) que la expansión foliar (Figura 2.2; Tabla 2.2).

En el **capítulo 3** se plantearon las siguientes hipótesis:

i) “*dada la baja movilidad de P y K en el suelo, las deficiencias de estos nutrientes reducirán el crecimiento del cultivo de maíz en mayor medida en etapas tempranas del ciclo*” Esta hipótesis fue rechazada ya que, si bien las deficiencias de P redujeron el crecimiento en etapas tempranas, las deficiencias de K lo hicieron especialmente en etapas tardías (Figura 3.1).

ii) “*Dado que las deficiencias de P y de K se manifiestan más temprano en el ciclo, el NG será el componente más afectado por las deficiencias de ambos nutrientes, por ser este determinado más temprano en el ciclo que el PG*”. Esta hipótesis fue rechazada dado que la deficiencia de P en el experimento 1 afectó de manera similar al número y al peso de los granos (14 y 13 % de reducción) y en el experimento 2 afectó solo al número de granos (25 % de reducción). Las deficiencias de potasio no tuvieron efectos sobre los componentes y en el experimento 1, mientras que en el experimento 2 se afectaron ambos componentes también (22 y 17% de reducción en número y peso de granos) (Tabla 3.2).

iii) “*la reducción en el rendimiento será consecuencia de una caída en la FPAR sin afectarse la EUR o el IC*” Esta hipótesis fue rechazada ya que las deficiencias de P disminuyeron la FPAR (Figura 3.2) y la EUR (Figura 3.4).

La hipótesis del **Capítulo 4**: “*las deficiencias de P no afectarán la absorción de K, mientras que las deficiencias de K si afectarán la absorción de P*” fue rechazada, ya que las deficiencias de P no modificaron las curvas de dilución de K (Figura 4.3 c), ni las deficiencias de K afectaron las curvas de dilución de P (Figura 4.3 b), por lo tanto la menor acumulación del otro nutriente (en el caso de las deficiencias de P una menor acumulación de K y viceversa) fue por un efecto sobre el crecimiento.

5.5. RESULTADOS MÁS RELEVANTES DE ESTA TESIS Y NUEVAS CONTRIBUCIONES AL CONOCIMIENTO.

- i. Las deficiencias de P se manifestaron más temprano en el ciclo que las deficiencias de K.

Los resultados presentados demuestran que las deficiencias de K afectaron la producción de biomasa en forma más tardía que las de P (Figura 3.1), También otras variables como el índice de área foliar verde (Figura 2.5), la FPAR (Figura 3.2) y la absorción de N, P y K (Figura 4.2) se afectaron de manera más tardía.

- ii. La expansión foliar fue disminuida en mayor proporción por las deficiencias de P que de K, mientras que la senescencia fue acelerada solamente por deficiencias de K.

El efecto de las deficiencias de P sobre el área foliar de las hojas individuales (P0K2 vs. P2K2) fue mayor en promedio (14 y 22 %, experimentos 1 y 2) que el de las deficiencias de K (P2K0 vs. P2K2) (11 y 16 %, experimentos 1 y 2) (Figura 2.2; Tabla 2.2). Las deficiencias de potasio aumentaron fuertemente la senescencia, mientras que las deficiencias de P mostraron una tendencia a disminuir la senescencia (Figura 2.3; Tabla 2.3).

Si bien ambas deficiencias disminuyeron el área foliar verde desde etapas tempranas, las deficiencias de P tuvieron mayores efectos que las de K. De manera contraria hacia fines del ciclo las disminuciones en el área foliar verde fueron mayores por las deficiencias de K que por las de P (Figura 2.5).

- iii. Las deficiencias de P y de K afectaron de diferente manera los parámetros de la ecuación Rendimiento = PAR x FPAR x EUR x IC.

La disminución en el rendimiento con deficiencias de P se dio por una caída en la FPAR (Figura 3.2) y en la EUR (Figura 3.4). En cambio la disminución en el rendimiento por las deficiencias de potasio se dio por una caída en la FPAR (Figura 3.2), sin efectos sobre la EUR (Figura 3.4). El índice de cosecha fue poco afectado por los tratamientos (Tabla 3.1).

- iv. Las deficiencias de P afectaron más el número que el peso de los granos, mientras que las de K afectaron el número y el peso de los granos en magnitudes similares.

Las deficiencias de P provocaron menores tasas de crecimiento alrededor de floración (Tabla 3.2), lo que determinó un menor número de granos (Tabla 3.1; Figura 3.6). Las deficiencias de K provocaron una menor disponibilidad de asimilados en el período de

llenado efectivo por grano fijado (Tabla 3.2), lo que determinó un menor peso de granos (Tabla 3.1; Figura 3.7). Las deficiencias de P causaron menor peso de granos (Tabla 3.1) a pesar de tener la misma disponibilidad de asimilados en el período de llenado efectivo por grano fijado que el tratamiento bien nutrido (P2K2) (Tabla 3.2).

- v. Las deficiencias de P no modificaron las relaciones estequiométricas con K o su curva de dilución, ni viceversa.

Las curvas de dilución de P se agruparon según la dosis de P del tratamiento, independientemente del nivel de potasio (Tabla 4.3; Figura 4.4 b), y las curvas de dilución de potasio se agruparon según la dosis de K del tratamiento, independientemente del nivel de fósforo (Tabla 4.3; Figura 4.4 c). Lo mismo ocurrió con las relaciones estequiométricas que involucran sólo a P (Tabla 4.5; Figuras 4.6 b y d) o sólo a K (Tabla 4.5; Figura 4.6 c y e) (Tabla 4.2). Por lo tanto los efectos de las deficiencias de P o K fueron sobre el crecimiento, sin otros efectos directos sobre la absorción del otro nutriente.

- vi. Las deficiencias de P disminuyeron el INN aun cuando no se modificó la disponibilidad de N.

El tratamiento sin agregado de P (P0K2) tuvo una curva de dilución de N distinta que el resto de los tratamientos, lo que arrojó INN inferiores (Tabla 4.3; Tabla 4.4; Figura 4.4). Como se discutió en el capítulo 4, esta podría ser otra vía por la cual se afecta el crecimiento y el rendimiento con deficiencias de fósforo en maíz.

- vii. La interacción entre los efectos de P y K fue sinérgica.

Con deficiencias moderadas a medias como las alcanzadas en los experimentos de esta tesis se presentaron interacciones sinérgicas (Fageria, 2001) entre los efectos de las deficiencias de P y de K en variables como rendimiento y sus componentes en el experimento 2 (Tabla 3.1), IAF verde (Figura 2.5) y absorción de nutrientes en ambos experimentos (Tabla 4.2).

Los resultados demuestran que el tipo de interacción entre P y K fue más acorde a la teoría de Liebig (1855), donde no hay respuesta a la adición de un nutriente hasta que no se alcance la suficiencia del otro nutriente limitante.

5.6. ALGUNAS APLICACIONES DE LA INFORMACIÓN GENERADA

i. Diagnóstico de la nutrición de cultivos.

Se observó que las curvas de dilución de P o K, así como las relaciones P_{abs} y $K_{abs} - BT$, pueden ser utilizadas como herramientas para el diagnóstico nutricional, en situaciones de deficiencias conjuntas de P y K, ya que no son modificadas por las deficiencias del otro nutriente. Sin embargo faltaría determinar las curvas críticas de dilución de P y K para una completa aplicación de esta herramienta.

ii. Modelos de simulación de cultivos.

Algunos modelos de simulación de cultivos que contemplan reducciones en el rendimiento con deficiencias de nutrientes diferentes al nitrógeno, como APSIM (Keating et al., 2003), reconocen la dificultad para establecer los efectos de las deficiencias de P o K sobre la fotosíntesis, expansión foliar y desarrollo, por la falta de información en la definición de estos procesos (Delve et al., 2009). La información generada en esta tesis podría contribuir a mejorar la modelización de los efectos de las deficiencias sobre procesos clave en la captura y utilización de recursos aéreos (capítulos 2 y 3) y subterráneos (capítulo 4), con deficiencias de fósforo y potasio.

5.7. POSIBLES LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN

i. Factores que gobiernan el tipo de interacción entre nutrientes

Las interacciones entre nutrientes a nivel de cultivos son aún poco comprendidas. La mayoría de la literatura científica describe interacciones entre iones en el suelo o en la absorción de nutrientes (Fageria, 2001). Otras revisiones, si bien enumeran todos los tipos de interacción posibles, no los jerarquizan o no concluyen sobre el tipo de interacción a nivel de cultivo (Marschner, 2012). Los resultados de esta tesis sugieren que para comprender el tipo de interacción, más allá del nivel de deficiencia explorado, se debe profundizar en los mecanismos que se ven afectados. En el capítulo 3 se postuló que este sinergismo en la respuesta a la adición de P y K podría estar controlado por el momento en el que se expresa cada deficiencia, i.e. si las dos deficiencias se dieran simultáneamente en el tiempo, la respuesta sería aditiva.

ii. Efecto de las deficiencias de P sobre el INN.

Esta tesis proporciona nuevas evidencias acerca de la fuerte influencia de la nutrición fosfórica sobre el INN. Si bien se observó una disminución en la concentración de N con deficiencias fosfóricas, falta determinar si la curva de concentración crítica de N es la misma en condiciones limitantes o no de P.

iii. Efecto de las deficiencias de K sobre la relación raíz/tallo.

Aunque el efecto de las deficiencias fosfóricas sobre la relación raíz/tallo ha sido bastante estudiado en distintas situaciones, las pocas evidencias respecto al efecto de las deficiencias de K sobre esta relación fueron obtenidas en soluciones nutritivas (Hermans et al., 2006). Los resultados presentados sugieren que en condiciones de campo este efecto no sería de una magnitud tal como para afectar la absorción de otros nutrientes poco móviles como el fósforo.

ANEXO

Tabla 6.1: Área foliar promedio (cm hoja⁻¹) de las hojas según posición en el tallo. Se observan los resultados del ANOVA realizado por cada hoja y los contrastes ortogonales especificados.

Posición de hojas en el tallo																		
Experimento 1																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
P0K0	4 ¹	10	21	45	71 a	135 a	222 a	319 a	448 ab	546 a	555 a	510 ab	460 ab	412 a	341 ab	261	152	32
P0K2	4	10	20	47	72 a	131 a	224 a	320 a	438 a	535 a	538 a	498 a	452 a	400 a	340 a	257	160	34
P1K2	4	10	22	57	100 b	196 b	309 b	421 b	542 c	618 b	607 bc	553 bed	487 bc	425 ab	343 ab	256	142	17
P2K0	4	10	21	51	89 ab	175 b	294 b	393 b	507 bc	577 ab	580 ab	537 abc	478 ab	416 a	336 a	240	137	15
P2K1	4	10	21	51	89 b	185 b	305 b	416 b	516 c	596 b	602 c	557 cd	498 c	436 b	353 b	259	147	12
P2K2	4	10	22	54	101 b	199 b	326 b	442 b	543 c	623 b	630 bc	587 d	531 c	461 b	373 b	281	168	32
Valores p																		
Tratamientos ²	0.99	0.45	0.13	0.05	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.10	0.26	0.55	0.20
Efecto principal P ³	0.99	0.99	0.55	0.03	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.14	0.87	0.76	0.24
Efecto principal K	0.99	0.99	0.99	0.44	0.34	0.39	0.34	0.13	0.42	0.14	0.17	0.13	0.05	0.12	0.06	0.10	0.15	0.24
Interacción P×K	0.87	0.09	0.03	0.70	0.40	0.21	0.40	0.15	0.15	0.02	0.01	0.02	0.01	0.01	0.05	0.06	0.36	0.33
Experimento 2																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
P0K0	4	10	21	46 a	69 a	126 a	179 a	225 a	286 a	345 a	374 a	367 a	337 a	294 a	215 a	115 a	63 a	2
P0K2	4	10	22	48 a	76 ab	125 a	174 a	233 a	296 a	364 a	394 a	395 ab	363 ab	310 ab	238 a	138 a	69 a	5
P1K2	4	10	22	54 b	85 bed	151 b	241 bc	306 bc	373 bc	442 bc	456 bc	459 c	430 c	371 cd	294 c	198 c	94 b	9
P2K0	4	10	21	50 a	81 abc	151 b	229 b	288 b	360 b	428 b	446 b	428 b	392 b	342 b	268 b	167 b	75 a	3
P2K1	4	10	25	59 b	90 cd	168 bc	263 cd	331 cd	391 cd	455 bc	470 bc	469 c	426 c	372 c	304 c	199 c	94 b	8
P2K2	4	10	23	57 b	94 d	173 c	269 d	335 d	407 d	466 c	484 c	487 c	462 d	395 d	320 d	222 d	117 c	9
Valores p																		
Tratamientos ²	0.99	0.31	0.12	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.19
Efecto principal P ³	0.78	0.68	0.80	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.27
Efecto principal K	0.89	0.05	0.14	0.02	0.01	0.14	0.02	<0.01	0.01	0.01	0.03	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.07
Interacción P×K	0.99	0.68	0.80	0.07	0.40	0.10	<0.01	0.02	0.06	0.33	0.47	0.24	0.05	0.10	0.10	0.13	0.01	0.61

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha=0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del K: P0K0&P1K2 vs P2K0&P2K2; Interacción P×K: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

Tabla 6.2: IAF verde promedio en cada momento del ciclo, en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes ortogonales especificados.

		Tiempo término desde emergencia (°C día)															
		Experimento 1															
		122	251	360	455	566	666	757	840	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1560	
P0K0	0.1 ¹	0.2 a	0.6 a	0.9 a	1.7 a	2.5 a	3.1 a b	3.1 a b	3.1 a b	3.1 a	3.1 a	3.0 a	2.8 a	2.4	1.6 a	0.7 a b	
P0K2	0.1	0.2 a	0.5 a	0.9 a	1.6 a	2.2 a	2.9 a	3.0 a	3.0 a	3.0 a	2.9 a	2.9 a	2.7 a	2.4	1.8 a	1.2 b	
P1K2	0.1	0.4 b	0.7 b	1.2 b	2.1 b	3.0 b	3.5 c d	3.5 c d	3.5 c d	3.5 b c	3.4 b c	3.3 b c	3.1 b c	2.7	1.9 a	1.0 a b	
P2K0	0.1	0.4 b	0.7 b	1.3 b c	2.1 b	3.0 b	3.3 b c	3.3 b c	3.3 b c	3.2 a b	3.1 a b	2.8 a b	2.4	1.5 a	0.5 a		
P2K1	0.1	0.4 b	0.8 b	1.4 b c	2.3 b	3.2 b	3.5 d	3.5 d	3.5 d	3.5 c	3.4 b c	3.3 b c	3.0 b c	2.5	1.5 a	0.5 a b	
P2K2	0.1	0.4 b	0.8 b	1.5 c	2.3 b	3.2 b	3.6 d	3.6 d	3.6 d	3.5 c	3.5 c	3.3 c	3.1 c	2.6	1.8 a	0.9 a b	
Valores p																	
Tratamientos ²	0.21	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.02	0.16	0.36	0.21	
Efecto principal P ³	0.12	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.19	0.69	0.15	
Efecto principal K	0.61	0.81	0.75	0.59	0.76	0.97	0.34	0.23	0.22	0.21	0.19	0.16	0.14	0.15	0.11	0.11	
Interacción P x K	0.04	0.21	0.17	0.09	0.05	0.03	<0.01	0.02	0.02	0.02	0.04	0.08	0.28	0.83	0.77	0.77	
Experimento 2																	
		189	241	361	442	515	641	724	776	857	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600
P0K0	0.1 a	0.2 a	0.4 a	0.6 a	0.9 a	1.5 a	1.5 a	1.9 a	2.2 a	2.3 a	2.2 a	2.2 a	2.1 a	2.0 a	1.8 a	1.5 a	1.1 a b
P0K2	0.1 a	0.2 a	0.4 a	0.6 a	0.9 a	1.5 a	1.5 a	1.9 a	2.3 a	2.3 a	2.3 a	2.2 a b	2.2 a b	2.1 a	2.0 a	1.9 a b	1.7 b c
P1K2	0.1 a b	0.3 b c	0.6 c	0.9 b	1.4 b	2.4 c	2.4 c	2.7 c	2.9 c	2.9 c	2.8 c	2.8 c	2.7 c	2.6 b	2.5 b	2.3 b c	2.0 c
P2K0	0.1 a b	0.3 b	0.6 b	0.8 b	1.3 b	2.2 b	2.2 b	2.5 b	2.6 b	2.6 b	2.5 b	2.4 b	2.3 b	2.1 a	1.9 a	1.5 a	0.9 a
P2K1	0.2 c	0.3 c d	0.7 c d	1.0 c	1.6 c	2.6 d	2.6 d	2.9 c	3.0 c	2.9 c	2.9 c	2.8 c	2.7 c	2.6 b	2.4 b	2.1 b c	1.7 c
P2K2	0.2 b c	0.3 d	0.7 d	1.0 c	1.6 c	2.8 d	2.8 d	3.1 d	3.2 d	3.2 d	3.1 d	3.0 d	3.0 d	2.8 b	2.7 b	2.5 c	2.1 c
Valores p																	
Tratamientos	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto principal P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	0.37
Efecto principal K	0.16	0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Interacción P x K	0.25	0.11	<0.01	0.05	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.03	0.08	0.16

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha=0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianzas.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción P x K: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

Tabla 6.3: Biomasa aérea promedio (kg ha^{-1}) en cada momento del ciclo, en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento, y los contrastes especificados.

		Tiempo térmico desde emergencia (°C día)					
		Experimento 1					
		330	666	887	1130	1562	
P0K0		211 ¹	2957 a	6217	11324 a	14972 a	
P0K2		151	3135 a	6444	10684 a	14181 a	
P1K2		330	3931 b	8053	13608 b	17783 b	
P2K0		330	3874 b	7593	13243 b	16538 ab	
P2K1		325	3946 b	7830	14404 b	18108 b	
P2K2		353	4110 b	7780	14234 b	18642 b	
		Valores p					
Tratamientos ²		0.23	<0.01	0.09	<0.01	0.01	
Efecto principal P ³		<0.01	<0.01	0.02	<0.01	<0.01	
Efecto principal K		0.63	0.29	0.69	0.69	0.42	
Interaccion PxK		0.27	0.88	0.97	0.08	0.09	
		Experimento 2					
		253	432	626	826	1070	1649
P0K0		102	462 a	1815 ab	4622 a	7529 a	12940 a
P0K2		90	411 a	1525 a	4001 a	8021 a	13828 a
P1K2		122	597 ab	2492 bc	6970 b	10925 b	17729 b
P2K0		128	568 ab	2338 bc	7126 b	10024 b	13860 a
P2K1		131	604 ab	2616 c	6943 b	11304 b	17780 b
P2K2		138	755 b	2779 c	7525 b	11134 b	19935 b
		Valores p					
Tratamientos		0.20	0.04	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto principal P		0.02	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto principal K		0.94	0.33	0.74	0.80	0.20	<0.01
Interaccion PxK		0.47	0.10	0.13	0.26	0.61	0.02

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

Tabla 6.4: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (FPAR) promedio en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes especificados

Tiempo térmico desde emergencia (°C día)											
Experimento 1											
	122	251	360	455	566	666	757	840	1209	1345	1411
P0K0	0.05 ¹	0.13 a	0.27 a	0.41 a	0.62 a	0.74 b	0.82 a b	0.82 a b	0.74	0.61	0.61
P0K2	0.04	0.11 a	0.25 a	0.38 a	0.58 a	0.7 a	0.8 a	0.81 a	0.71	0.69	0.64
P1K2	0.05	0.19 b	0.32 b	0.49 b	0.69 b	0.8 c	0.85 c d	0.85 c d	0.77	0.67	0.68
P2K0	0.05	0.18 b	0.33 b	0.51 b c	0.68 b	0.81 c	0.84 b c	0.84 b c	0.74	0.65	0.65
P2K1	0.06	0.19 b	0.34 b	0.55 b c	0.71 b	0.83 c	0.86 d	0.86 c d	0.77	0.6	0.67
P2K2	0.07	0.2 b	0.35 b	0.55 c	0.72 b	0.83 c	0.86 d	0.86 d	0.76	0.68	0.66
Valores p											
Tratamientos ²	0.21	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.65	0.49
Efecto principal P ³	0.12	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.49	0.23
Efecto principal K	0.61	0.83	0.80	0.69	0.90	0.65	0.44	0.25	0.89	0.18	0.55
Interacción P x K	0.04	0.19	0.15	0.06	0.02	0.01	<0.01	0.01	0.35	0.52	0.79
Experimento 2											
	371	420	587	641	814	926	1264	1507			
P0K0	0.18	0.22 a	0.53 a	0.53 a	0.73 a	0.77 a	0.72	0.63 a b			
P0K2	0.19	0.22 a	0.54 a	0.63 b	0.76 a b	0.81 a	0.73	0.73 b			
P1K2	0.23	0.34 b c	0.66 b	0.78 c	0.82 b c d	0.87 b	0.78	0.71 b			
P2K0	0.24	0.32 b	0.63 b	0.68 b	0.77 a b c	0.8 a	0.68	0.45 a			
P2K1	0.28	0.34 b c	0.67 b	0.76 c	0.83 c d	0.87 b	0.77	0.68 b			
P2K2	0.26	0.4 c	0.68 b	0.79 c	0.85 d	0.87 b	0.81	0.73 b			
Valores p											
Tratamientos	0.17	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	0.08	0.05			
Efecto principal P	0.03	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.02	0.58	0.17			
Efecto principal K	0.64	0.18	0.11	<0.01	0.02	<0.01	0.03	<0.01			
Interacción P x K	0.95	0.12	0.25	0.84	0.25	0.42	0.08	0.17			

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianzas.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción P x K: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

Tabla 6.5: Nitrógeno, fósforo y potasio absorbidos promedio (kg ha⁻¹) en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento y los contrastes especificados

		Tiempo térmico desde emergencia (°Cdía)										
		NITRÓGENO										
		Experimento 1					Experimento 2					
		330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
P0K0		117 a ¹	113	91 b	46 b	13 a	4 a b	157	117 a b	109	67 a	8 a b
P0K2		120 a	107	58 a	35 a	12 a	3 a	150	112 a	96	62 a	5 a
P2K0		125 a	144	120 c	62 c	17 a b	6 b	156	154 c	116	83 b	12 b c
P2K2		178 b	158	124 c	72 d	22 b	6 b	186	149 b c	113	86 b	13 c
		Valores p					Valores p					
Tratamientos ²		0.03	0.05	<0.01	<0.01	0.04	0.04	0.27	0.04	0.70	<0.01	0.02
Efecto principal P ³		0.03	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.01	0.21	<0.01	0.36	<0.01	<0.01
Efecto principal K		0.06	0.75	0.04	0.91	0.49	0.45	0.43	0.63	0.56	0.79	0.85
Interaccion P x K		0.08	0.46	0.01	<0.01	0.21	0.27	0.18	0.99	0.69	0.43	0.23
		FÓSFORO										
		Experimento 1					Experimento 2					
		330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
P0K0		0 a b	6 a	10	13 a	16 a	0	1 a	3 a	8 a	12 a	16 a
P0K2		0 a	5 a	9	12 a	16 a	0	1 a	2 a	6 a	13 a	17 a
P2K0		1 b c	8 b	16	21 b	30 b	0	2 a b	8 b	15 b	20 b	21 a
P2K2		1 c	8 b	15	20 b	28 b	1	3 b	9 b	19 b	25 b	30 b
		Valores p					Valores p					
Tratamientos		0.01	0.01	0.06	<0.01	<0.01	0.07	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto principal P		<0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto principal K		0.75	0.39	0.52	0.64	0.57	0.88	0.36	0.87	0.44	0.14	0.05
Interaccion P x K		0.22	0.75	0.93	0.93	0.60	0.61	0.14	0.20	0.07	0.35	0.09
		POTASIO										
		Experimento 1					Experimento 2					
		330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
P0K0		4	34	62	66 a	72 a	2	7	26 a	40 a	53 a	63 a
P0K2		5	45	67	74 a	73 a	2	8	28 a	46 a	66 a	63 a
P2K0		7	52	75	76 a	82 a	3	8	28 a	52 a	77 a b	72 a
P2K2		9	58	85	90 b	98 b	3	13	45 b	85 b	95 b	109 b
		Valores p					Valores p					
Tratamientos		0.05	0.15	0.21	0.01	<0.01	0.07	0.05	<0.01	<0.01	0.01	<0.01
Efecto principal P		0.01	0.75	0.31	<0.01	<0.01	0.01	0.17	0.01	<0.01	0.06	0.02
Efecto principal K		0.44	0.05	0.07	0.02	0.09	0.64	0.04	0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Interaccion P x K		0.57	0.22	0.75	0.43	0.11	0.51	0.08	0.04	0.01	0.72	0.02

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción P x K: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

Tabla 6.6: Nitrógeno, fósforo y potasio absorbidos relativos al máximo valor para cada tratamiento (%) en cada momento del ciclo en los experimentos 1 y 2. Se observan los resultados del ANOVA realizado en cada momento.

Tiempo térmico desde emergencia											
P0K0											
	Experimento 1					Experimento 2					
	330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
Nitrógeno	5 b ¹	43	70 a	75	100	4 b	12 b	39 b	78 c	97 c	100
Fósforo	3 a	38	63 a	79	100	2 a	7 a	22 a	50 a	73 a	101
Potasio	6 c	48	86 b	92	100	3 b	13 b	41 b	64 b	84 b	100
	Valores p					Valores p					
Tratamientos ²	<0.01	0.19	0.01	0.16	0.99	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.99
P0K2											
	Experimento 1					Experimento 2					
	330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
Nitrógeno	4 b	42 a	64 a	75 a	100	3 b	10 b	29 b	49	89	100
Fósforo	2 a	33 a	57 a	76 a	99	1 a	6 a	14 a	38	75	99
Potasio	6 c	79 b	101 b	100 b	98	2 b	11 b	36 c	60	99	93
	Valores p					Valores p					
Tratamientos	<0.01	<0.01	<0.01	0.04	0.96	<0.01	<0.01	<0.01	0.12	0.21	0.56
P2K0											
	Experimento 1					Experimento 2					
	330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
Nitrógeno	7 b	54 b	74 b	99 c	100	4 b	12 b	43	83	100	87
Fósforo	3 a	28 a	53 a	71 a	99	2 a	9 a	39	72	96	100
Potasio	9 b	56 b	82 b	93 b	100	4 b	11 b	43	80	100	96
	Valores p					Valores p					
Tratamientos	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.99	<0.01	0.01	0.40	0.11	0.78	0.27
P2K2											
	Experimento 1					Experimento 2					
	330	666	887	1130	1562	253	432	626	826	1070	1649
Nitrógeno	7 b	46 b	61 a	80 a	100	3 b	12	41 b	70	89	100
Fósforo	4 a	29 a	53 a	73 a	100	2 a	9	30 a	62	84	101
Potasio	9 c	53 c	87 b	92 b	101	3 b	12	41 b	78	87	100
	Valores p					Valores p					
Tratamientos	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	0.97	<0.01	0.05	0.03	0.07	0.53	0.98

¹ Letras distintas denotan diferencias significativas del test de comparaciones múltiples MDS entre medias de la misma columna, dentro de un experimento ($\alpha < 0.05$).

² Valor p del factor tratamientos en el análisis de varianza.

³ Valor p de los tres contrastes ortogonales. Efecto principal del P: P0K0&P0K2 vs P2K0&P2K2; Efecto principal del K: P0K0&P2K0 vs P0K2&P2K2; Interacción PxK: P0K0&P2K2 vs P0K2&P2K0.

BIBLIOGRAFÍA

- Acciaresi, H.A., Tambussi, E.A., Antonietta, M., Zuluaga, M.S., Andrade, F.H., Guiamét, J.J. 2014. Carbon assimilation, leaf area dynamics, and grain yield in contemporary earlier-and later-senescing maize hybrids. *European Journal of Agronomy*. 59, 29-38.
- Agnusdei, M.G., Assuero, S.G., Lattanzi, F.A., Marino, M.A. 2010. Critical N concentration can vary with growth conditions in forage grasses: implications for nt N status assessment and N deficiency diagnosis. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*. 88(2), 215-230.
- Alvarez, R. 2012. Aditividad-Interacción en la respuesta de los cultivos extensivos a la fertilización en la Región Pampeana. En . R. Alvarez; P. Prystupa y M. Rodríguez (eds.), *Fertilización de cultivos y pasturas: Diagnóstico y recomendación en la región Pampeana*, Editorial Facultad de Agronomía, pp. 111-117.
- Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Uhart, S.A., Cirilo, A.G., Cantarero, M., Valentinuz, O.R. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*. 39,453–459.
- Andrade, F.H., Otegui, M.E., Vega, C. 2000. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize. *Agronomy Journal*. 92, 92-97.
- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A., Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science*. 42, 1173–1179.
- Antonietta, M., Fanello, D.D., Acciaresi, H.A., Guiamet, J.J. 2014. Senescence and yield responses to plant density in stay green and earlier-senescing maize hybrids from Argentina. *Field Crops Research*. 155, 111-119.
- Assuero, S.G., Mollier, A., Pellerin, S. 2004. The decrease in growth of phosphorus-deficient maize leaves is related to a lower cell production. *Plant, Cell & Environment*. 27(7), 887-895.
- Barbagelata, P.A. 2011. Fertilización fosfatada para trigo y maíz en siembra directa: diagnóstico de fertilidad y estrategia de fertilización. *Actas Simposio Fertilidad 2011*. 90-97.
- Barbagelata, P.A., Mallarino, A.P. 2013. Field correlation of potassium soil test methods based on dried and field-moist soil samples for corn and soybean. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 77 (1), 318-327.
- Barbazán, M., Bautes, C., Beux, L., Bordoli, M., Cano, J.D., Ernst O., García A., García F., Quincke A. 2011. Fertilización potásica en cultivos de secano sin laboreo en Uruguay: rendimiento según análisis de suelos. *Agrociencia Uruguay*.15 (2), 93-99.
- Barber, S. 1995. *Soil nutrient bioavailability: A mechanistic approach*. J. Wiley and Sons, NY.

- Bordoli, J.M., Mallarino, A.P. 1998. Deep and shallow banding of phosphorus and potassium as alternatives to broadcast fertilization for no-till corn. *Agron. J.* 90, 27-33.
- Borrás, L., Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to post-flowering source-sink ratio. *Crop Sci.* 41, 1816-1822.
- Borrás, L., Maddonni, G.A., Otegui, M.E. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Res.* 82 (1), 13-26.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
- Bremner, J.M., Mulvaney, C.S. 1982. Nitrogen—total. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties.* 595-624.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S.I., Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 16, 363-392.
- Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M., Vyn, T.J. 2009. Maize per-plant and canopy-level morpho-physiological responses to the simultaneous stresses of intense crowding and low nitrogen availability. *Agron. J.* 101, 1426-1452.
- Bray, R.H. 1954. A nutrient mobility concept of soil-plant relationships. *Soil Science.* 78: 9-22.
- Brennan, R.F., Bell, M.J. 2013. Soil potassium crop response calibration relationships and criteria for field crops grown in Australia. *Crop and Pasture Science.* 64(5), 514-522.
- Cakmak I., Hengeler C., Marschner, H. 1994 a. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Botany.* 45, 1251-1257.
- Cakmak, I., Hengeler, C. y Marschner, H. 1994 b. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *J. Exp. Bot.* 45 (9), 1245-1250.
- Cerrudo, A., Di Matteo, J., Fernandez, E., Robles, M., Pico, L. O., Andrade, F. H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science.* 64(6), 580-587.
- Cheikh, N., Jones, R.J. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiology.* 106(1), 45-51.
- Ciampitti, I.A., Camberato, J.J., Murrell, S.T., Vyn, T.J. 2013. Maize nutrient accumulation and partitioning in response to plant density and nitrogen rate: I. Macronutrients. *Agronomy Journal.* 105(3), 783-795.
- Correndo, A. 2011. Cambios temporales y espaciales de la disponibilidad de potasio en molisoles de la Región Pampeana Norte. Trabajo de Intensificación Final para acceder al grado de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires. 49 pp.
- Colomb, B., Kiniry, J.R. and Debaeke, P. 2000. Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics of field-grown maize. *Agron. J.* 92, 428-435.
- Crafts-Brandner, S.J. 1992. Phosphorus nutrition influence on leaf senescence in soybean. *Plant Physiology.* 98, 1128-1132.
- Cruzate, G.A., Casas, R.R. 2009. Extracción y balance de nutrientes en los suelos agrícolas de la Argentina. *Informaciones Agronómicas de Hispanoamérica.* 6: 7-14.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyherabide, G.H. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines. I. Response to nitrogen availability. *Crop Sci.* 46, 1266-1276.

- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Res.* 105, 228–239.
- Delve, R. J., Probert, M. E., Cobo, J.G., Ricaurte, J., Rivera, M., Barrios, E., Rao, I.M. 2009. Simulating phosphorus responses in annual crops using APSIM: model evaluation on contrasting soil types. *Nutrient Cycling in Agroecosystems.* 84(3), 293-306.
- Dobermann, A. 2007. Nutrient use efficiency - measurement and management. In *Workshop on fertilizer best management practices.* International Fertilizer Association, Brussels, Belgium.
- Duru, M., Lemaire, G., Cruz, P. 1997. The nitrogen requirement for major agricultural crops: Grasslands. In G. Lemaire (Ed.), *Diagnosis on the nitrogen status in Crops.* Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 56-72.
- Dwyer, L.M., Stewart, D.W. 1986. Leaf area development in field-grown maize. *Agron. J.* 78, 334–343.
- Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Tollenaar, M., 2004. Kernel number determination in argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44, 1654–1661.
- Egli, D.B., Zhen-wen, Y. 1991. Crop growth rate and seeds per unit area in soybean. *Crop Science.* 31(2), 439-442.
- Elings, A. 2000. Estimation of leaf area in tropical maize. *Agron. J.* 92, 436–444.
- Elliott, D.E., Reuter, D.J., Reddy, G.D., Abbott, R.J. 1997. Phosphorus nutrition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) I. Effects of phosphorus supply on plant symptoms, yield, components of yield, and plant phosphorus uptake. *Australian J. Ag. Res.* 48 (6), 855-867.
- Elser, J.J., Sterner, R.W., Gorokhova, E., Fagan, W.F., Markow, T.A., Cotner, J.B., Harrison, J.F., Hobbie, S.E., Odell, G.M., Weider, L.W. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters.* 3(6), 540-550.
- Erani, P.R., Barber, S.A. 1991. Predicted soil phosphorus uptake as affected by banding potassium chloride with P. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55, 534-538.
- Errecart, P.M., Agnusdei, M.G., Lattanzi, F.A., Marino, M.A., Berone, G.D. 2014. Critical nitrogen concentration declines with soil water availability in tall fescue. *Crop Sci.* 54, 318–330.
- Escobar, E.H., Ligier, H.D., Melgar, R., Matteio, H., Vallejos, O. 1996. Mapa de suelos de la provincia de Corrientes 1: 500.000- INTA-Corrientes. P. 432.
- Fageria, V.D. 2001. Nutrient interactions in crop plants. *J. Plant Nutr.*, 24, 1269–1290.
- Fischer, K.S., Palmer, F.E. 1984. Tropical maize. p. 213–248. En P.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (ed.) *The physiology of tropical field crops.* Wiley, New York.
- Figueroa, E., Benítez, C. 2010. Fertilización potásica en maíz, en suelos del departamento de Mercedes (Corrientes). *Hoja Informativa* N° 19. INTA Mercedes (Corrientes).
- Fiske, C. H., Subbarow, Y. 1925. The colorimetric determination of phosphorus. *J. Biol. Chem.* 66(2), 375-400.
- Fletcher, A.L., Moot, D.J., Stone, P. J. 2008 a. Solar radiation interception and canopy expansion of sweet corn in response to phosphorus. *Eur. J. Agronomy.* 29, 80-87.
- Fletcher, A.L., Moot D.J., Stone, P.J. 2008 b. Radiation use efficiency and leaf photosynthesis of sweet corn in response to phosphorus in a cool temperate environment. *Eur. J. Agronomy.* 29: 88-93.
- Fournier, C., Andrieu, B. 1998. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany.* 81(2), 233-250.

- Gambin, B.L., Borrás L., Otegui, M.E. 2006. Source–sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Res.* 95, 316–326.
- Gambin, B.L., Borrás L., Otegui, M.E. 2008. Kernel weight dependence upon plant growth at different grain-filling stages in maize and sorghum. *Australian J. Ag.Res.* 59, 280-290.
- Gambín, B.L., Borrás, L. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156,91–102.
- Greenwood, D.J., Lemaire, G., Gosse, G., Cruz, P., Draycott, A., Neeteson, J.J. 1990. Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass. *Annals of Botany.* 66(4), 425-436.
- Greenwood, D.J., Karpinets, T.V., Zhang, K., Bosh-Serra, A., Boldrini, A., Karawulova, L. 2008. A unifying concept for the dependence of whole-crop N:P ratio on biomass: Theory and experiment. *Ann. Bot.* 102, 967–977.
- Gleeson, S.K., Tilman, D. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *The American Naturalist.* 139(6), 1322-1343.
- Gutierrez Boem, F.H., Thomas, G.W. 1998. Phosphorus nutrition affects wheat response to water deficit. *Agronomy Journal.* 90(2), 166-171.
- Gutierrez Boem, F.H., García, F.O., Boxler, M. 2011. ¿Qué tan distintos son los niveles críticos de fósforo disponible para soja, maíz y trigo?. *Actas Simposio Fertilidad 2011.* 191-193.
- Hall, A.J., Lemcoff, J., Trápani, N. 1981. Water stress before and during flowering in maize and its effect on yield, its components, and their determinants. *Maydica.* 26,19–38.
- Hanway, J.J. 1962. Corn growth and composition in relation to soil fertility: II. Uptake of N, P, and K and their distribution in different plant parts during the growing season. *Agron. J.* 54:217–222.
- Harper, J. L. 1989. Canopies as populations. In *Plant Canopies: Their Growth, Form and Function.* Cambridge University Press, Cambridge, Ed. G. Russell. 105-128.
- Harpole, W. S., Ngai, J.T., Cleland, E.E., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Bracken, M.E., & Smith, J.E. 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters.* 14(9), 852-862.
- Hermans, C., Hammond, J.P., White, P.J., Verbruggen, N. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?. *Trends in Plant Sci.* 11(12), 610-617.
- Hinsinger, P., Brauman, A., Devau, N., Gérard, F., Jourdan, C., Laclau, J.P., Le Cadre, E., Jaillard, B., Plassard, C. 2011. Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail?. *Plant Soil.* 348, 29-61.
- Hipps, L.E., Asrar, G., Kanemasu, E.T. 1983. Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat. *Agric. Meteorol.* 28, 253–259.
- Hoogenboom, G., J.W. Jones, P.W. Wilkens, C.H. Porter, K.J. Boote, L.A. Hunt, U. Singh, J.L. Lizaso, J.W. White, O. Uryasev, F.S. Royce, R. Ogoshi, A.J. Gijsman, G.Y. Tsuji, and J. Koo. 2012. Decision Support System for Agrotechnology Transfer (DSSAT) Version 4.5 [CD-ROM]. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Janssen, B.H., Guiking, F.C.T., van der Eijk, D., Smaling, E.M.A, Wolf, J., van Reuler, H., 1990. A system for quantitative evaluation of the fertility of tropical soils (QUEFTS). *Geoderma* 46, 299–318.
- Janssen, B.H. 1998. Efficient use of nutrients: an art of balancing. *Field Crops Research.* 56(1), 197-201.
- Jones, R.J., Schreiber, B.M.N., Roessler, J.A. 1996. Kernel sink. capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Sci.* 36, 301–306.

- Justes, E., Mary, B., Meynard, J.M., Machet, J.M., Thelier-Huche, L. 1994. Determination of a critical nitrogen dilution curve for winter wheat crops. *Annals of Botany*. 74(4), 397-407.
- Keating, B.A., Wafula, B.M. 1992. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Res.* 29, 163–176.
- Keating, B.A., Carberry, P.S., Hammer, G.L., Probert, M.E., Robertson, M.J., Holzworth, D., Huth, N.I., Hagleaves, J.N.G., Meinke, H., Hochman, Z., McLean, G., Verburg, K., Snow, V., Dimes, J.P., Silburn, M., Wang, E., Brown, S., Bristow, K.L., Asseng, S., Chapman, S., McCown, R.L., Freebairn, D.M., Smith, C.J. 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *European Journal of Agronomy*. 18: 267–288.
- Kiniry, J.R., Ritchie, J.T. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number in maize. *Agronomy Journal*. 77, 711–715.
- Laserna, M.P., Maddonni, G.A., López, C.G. 2012. Phenotypic variations between non-transgenic and transgenic maize hybrids. *Field Crops Res.* 134, 175-184.
- Lemaire, G., Gastal, F. 2009. Quantifying crop responses to nitrogen deficiency and avenues to improve nitrogen use efficiency. *Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy*. Academic Press, San Diego, 171-211.
- Liebig, J.V. 1855. Die Grundsätze der agricultur-chemie mit Rücksicht auf die in England angestellten Untersuchungen. Friedrich Vieweg and Sohn, Braunschweig, Germany.
- Lindquist, J.L., Arkebauer, T.J., Walters, D.T., Cassman, K.J., Dobermann, A. 2005. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agron. J.* 97, 72–78.
- Lisanti, S., Hall, A.J., Chimenti, C.A. 2013. Influence of water deficit and canopy senescence pattern on *Helianthus annuus* (L.) root functionality during the grain-filling phase. *Field Crops Res.* 154, 1-11.
- Longstreth, D.J., Nobel, P.S. 1980. Nutrient influences on leaf photosynthesis. *Plant Physiol.* 65, 541-543.
- Loomis, R.S., Amthor, J.S., 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Sci.* 39, 1584–1596.
- Lynch, J.P., Nielsen, K.L., Davis, R.D., Jablankow, A.G. 1997. SimRoot: modeling and visualization of root systems. *Plant Soil*. 188, 139–151.
- Ma, Q., Scanlan, C., Bell, R., Brennan, R. 2013. The dynamics of potassium uptake and use, leaf gas exchange and root growth throughout plant phenological development and its effects on seed yield in wheat (*Triticum aestivum*) on a low-K sandy soil. *Plant Soil*. 373, 373-384.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E. 1996. Leaf area, light interception and crop development in maize. *Field Crops Res.* 48, 81-87.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Cirilo, A.G. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Res.* 71, 183–193.
- Maddonni, G.A., Cirilo, A.G., Otegui M.E. 2006. Row width and maize grain yield. *Agron. J.* 98, 1532–1543.
- Mallarino, A.P., Bordoli, J.M., Borges, R. 1999. Phosphorus and potassium placement effects on early growth and nutrient uptake of no-till corn and relationships with grain yield. 91, 37-45.
- Marschner, H., Kirkby, E.A., Cakmak, I. 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J. Exp. Botany*. 47, 1255-1263.

- Marschner, H. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants. P. Marschner (Ed.). Academic Press.
- Martin A., Belastegui-Macadam X., Quillere I., Floriot M., Valadier M.H., Pommel B., Andrieu B., Donnison I., Hirel B. 2005. Nitrogen management and senescence in two maize hybrids differing in the persistence of leaf greenness: agronomic, physiological and molecular aspects. *New Phytologist*, 167, 483–492.
- Mead, R., Curnow, R.N., Hasted, A.M. 1993. *Statistical Methods in Agriculture and Experimental Biology*, second ed. Chapman & Hall, London.
- Meille, L.J., Pellerin, S. 2004. Leaf area establishment of a maize (*Zea Mays* L.) field crop under potassium deficiency. *Plant Soil*. 265, 75-92.
- Mengel, K., Kirkby, E.A. 2001. *Principles of plant nutrition*, 5thedn. Kluwer Acad. Publishers, Dordrecht. Pp. 849.
- Miralles, D. J., Slafer, G. A. 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica*, 97(2), 201-208.
- Mollier, A., Pellerin, S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J. Exp. Botany* 333: 487-497.
- Monteith, J.L. 1965. Radiation and crops. *Exp. Agric.* 1, 241- 251.
- Monteith, J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 281, 277–294.
- Montgomery, E.G., 1911. Correlation studies in corn. In: *Proceedings of the 24th Nebraska Agric. Exp. Stn. Report*, Lincoln, NE.
- Muchow, R.C., Carberry, P.S. 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize. *Field Crops. Res.* 20, 221–236.
- Niklas, K.J. 2006. Plant Allometry, Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry, and Interspecific Trends in Annual Growth Rates. *Annals of Botany*. 97, 155-163.
- Niklas, K.J., Cobb, E.D. 2006. Biomass partitioning and leaf N, P–stoichiometry: comparisons between tree and herbaceous current-year shoots. *Plant, Cell & Environment*. 29(11), 2030-2042.
- Ning, P., Li, S., Yu, P., Zhang, Y., Li, C. 2013. Post-silking accumulation and partitioning of dry matter, nitrogen, phosphorus and potassium in maize varieties differing in leaf longevity. *Field Crops Research*. 144, 19-27.
- NOAA, Página web
http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml
- Obersteiner, M., Peñuelas, J., Ciais, P., van der Velde, M., Janssens, I.A. 2013. The phosphorus trilemma. *Nature Geoscience*. 6(11), 897-898.
- Obeso, J.R. 2011. Mineral nutrient stoichiometric variability in *Hedera helix* (Araliaceae) seeds. *Annals of Botany*. 109, 801-806.
- Otegui, M.E., Bonhomme, R. 1998. Grain yield components in maize. I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research*. 56, 247–256.
- Passioura, J.B. 2010. Scaling up: the essence of effective agricultural research. 37, 585-591.
- Petersen, R.G. 1994. *Agricultural Field Experiments. Design and Analysis*.
- Pettigrew, W.T. 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. *Physiologia Plantarum*. 133(4), 670-681.
- Plenet, D., Mollier A. and Pellerin, S. 2000 a. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant and?? Soil*. 224, 259-272.
- Plenet, D., Etchebest, S., Mollier, A., Pellerin, S. 2000 b. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. I. Leaf growth. *Plant and?? Soil* 223, 117–130.

- Plenet, D., Lemaire, G. 2000. Relationships between dynamics of nitrogen uptake and dry matter accumulation in maize crops. Determination of critical N concentration. *Plant and Soil*. 216(1-2), 65-82.
- Postma, J.A., Lynch, J.P. 2011. Root Cortical Aerenchyma Enhances the Growth of Maize on Soils with Suboptimal Availability of Nitrogen, Phosphorus, and Potassium. *Plant Physiology*. 156, 1190-1201.
- Prystupa, P., Slafer, G.A., Savin, R. 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to NxP fertilization in barley. *Plant and Soil*. 255(2), 587-594.
- Prystupa, P., Savin R., Slafer, G.A. 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N-P fertilization in barley. *Field Crops Research* 90, 245-254.
- Rajcan, I., Tollenaar, M. 1999 a. Source:sink ratio and leaf senescence in maize: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. *Field Crops Res.* 60, 245-253.
- Rajcan, I., Tollenaar, M., 1999 b. Source:sink ratio and leaf senescence in maize. II. Nitrogen metabolism during grain filling. *Field Crops Res.* 60, 255-265.
- Reddy, V.M., Daynard, T.B. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28, 339-355.
- Ritchie, S.W., Hanway, J.J., 1982. How a plant crop develops. Spec. Rep. 48. Iowa State University of Science and Technology, Coop. Ext. Serv., Ames, Iowa.
- Ritchie, J.T., NeSmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. In: Hanks, J., Ritchie, J.T. (Eds.), *Modelling Plant and Soil Systems*, Agronomy Series 31. ASA-CSSA-SSSA, Madison, pp. 5-29.
- Rodríguez, D., Keltjens, W.G., Goudriaan, J. 1998 a. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant Soil*. 200, 227-240.
- Rodríguez, D., Pomar, M.C. Goudriaan, J. 1998 b. Leaf primordia initiation, leaf emergence and tillering in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under low-phosphorus conditions. *Plant and Soil*. 202, 149-157.
- Rodríguez, D., Andrade, F.H., Goudriaan, J. 2000. Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability?. *Field Crops Res.* 67(3), 227-238.
- Romheld, E., Kirkby, E.A. 2010. Research on potassium in agriculture: needs and prospects. *Plant Soil*. 335, 155-180.
- Rubio G., Zhu J., Lynch J.P. 2003. A critical test of the two prevailing theories of plant response to nutrient availability. *American Journal of Botany*. 90, 143-152.
- Rubio, G., Gutierrez Boem, F.H., Fernández, M.C. 2013. Severe Phosphorus Stress Affects Sunflower and Maize but Not Soybean Root to Shoot Allometry. *Agronomy Journal*. 105(5), 1283-1288.
- Sadras, V.O. 2006. The N: P stoichiometry of cereal, grain legume and oilseed crops. *Field Crops Research*. 95(1), 13-29.
- Sainz Rozas, H., Echeverría, H., Angelini, H. 2012. Fósforo disponible en suelos agrícolas de la región Pampeana y ExtraPampeana argentina. *RIA*, 38(1), 33-39.
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J. 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *European Journal of Agronomy* 28, 282-290.
- Salvagiotti, F., Ferraris, G., Quiroga, A., Barraco, M., Vivas, H., Prystupa, P., Echeverría, H., Gutiérrez Boem, F. H. 2012. Identifying sulfur deficient fields by

- using sulfur content; N: S ratio and nutrient stoichiometric relationships in soybean seeds. *Field Crops Research*. 135, 107-115.
- Sandaña, P., Pinochet, D. 2011. Ecophysiological determinants of biomass and grain yield of wheat under P deficiency. *Field Crops Res.* 120, 311–319
- Sattari, S.Z., van Ittersum, M.K., Bouwman, A.F., Smit, A.L., Janssen, B.H. 2014. Crop yield response to soil fertility and N, P, K inputs in different environments: Testing and improving the QUEFTS model. *Field Crops Research*. 157, 35-46.
- Setiyono, T.D., Walters, D.T., Cassman, K.G., Witt, C., Dobermann. A.2010. Estimating maize nutrient uptake requirements. *Field Crops Res.* 118, 158–168.
- Silberbush, M., Barber, S.A. 1983 a. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic thematic model. *Plant Soil*. 74, 93-100.
- Silberbush, M., Barber, S.A. 1983 b. Sensitivity analysis of parameters used in simulating potassium uptake with a mechanistic mathematical model. *Agron. J.* 75, 851-854.
- Sinclair, T.R. Horie, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Sci.* 29, 90-98.
- Sinclair, T. R., Bennett, J. M., Muchow, R. C. 1990. Relative sensitivity of grain yield and biomass accumulation to drought in field-grown maize. *Crop Science*. 30(3), 690-693.
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* 65, 215-265.
- Sterner, R.W., Elser, J.J. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- Stöckle, C., Kemanian, A. 2009. Crop radiation capture and use efficiency: a framework for crop growth analysis. In: Sadras, V.O., Calderini, D.F. (Eds.), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*. Academic Press, San Diego, CA, USA. 145–170.
- Tardieu, F., Granier, C., Muller, B. 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate?. *New Phytologist*. 143(1), 33-43.
- Timsina, J., Kumar Singh, V., Majumdar, K. 2013. Potassium management in rice–maize systems in South Asia. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 176(3), 317-330.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B. 1982. Effect of source:sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize. *Can. J. Plant Sci.* 62, 855-860.
- Tollenaar, M., Hunter, B. 1983. A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize. *Crop Science*. 19, 457-460.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32:432–438.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H. 1995 a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*, 35(5), 1376-1383.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995 b. Nitrogen and carbon accumulation and remobilisation during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Sci.* 35, 183-190.
- Valentinuz, O.R., Tollenaar, M. 2006. Effect of genotype, nitrogen, plant density, and row spacing on the area-per-leaf profile in maize. *Agron. J.* 98, 94–99.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., Valentinuz, O.R. 2001 a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science*. 41, 748–754.

- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O. 2001 b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.* 72, 163–175.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews.* 81, 259-291.
- Wu, L.Q., Ma, W.Q., Zhang, C.C., Wu, L., Zhang, W.F., Jiang, R.F., Zhang, F.S., Cui, Z.L., Chen, X.P. 2013. Current potassium-management status and grain-yield response of Chinese maize to potassium application. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science.* 176(3), 441-449.
- Wu, L., Cui, Z., Chen, X., Zhao, R., Si, D., Sun, Y., Yue, S. 2014. High Yield Maize Production in Relation to Potassium Uptake Requirements in China. *Agronomy Journal.* 106 (4), 1153-1158.
- Xu, X., He, P., Pampolino, M.F., Chuan, L., Johnston, A.M., Qiu, S., Shicheng, Z., Zhou, W. 2013. Nutrient requirements for maize in China based on QUEFTS analysis. *Field Crops Research.* 150, 115-125.
- Yang, J., Alley, M. 2005. A mechanistic model for describing corn plant leaf area distribution. *Agron. J.* 97(1), 41-48.
- Yue, S.C., Sun, F.L., Meng, Q.F., Zhao, R.F., Li, F., Chen, X.P., Zhang, F.S., Cui, Z.L. 2014. Validation of a critical nitrogen curve for summer maize in the North China Plain. *Pedosphere,* 24(1), 76-83.
- Zhang, K., Greenwood, D.J., White, P.J., Burns, I.G. 2007. A dynamic model for the combined effects of N, P and K fertilizers on yield and mineral composition; description and experimental test. *Plant and Soil.* 298(1-2), 81-98.
- Zhou, W. 2013. Nutrient requirements for maize in China based on QUEFTS analysis. *Field Crops Research.* 150, 115-125.
- Ziadi, N., Bélanger, G., Cambouris, A. N., Tremblay, N., Nolin, M. C., Claessens, A. 2007. Relationship between P and N concentrations in corn. *Agronomy Journal.* 99(3), 833-841.
- Ziadi, N., Brassard, M., Bélanger, G., Cambouris, A.N., Tremblay, N., Nolin, M.C., Claessens, A. Parent, L.E. 2008. a. Critical nitrogen curve and nitrogen nutrition index for corn in eastern Canada. *Agronomy Journal.* 100(2), 271-276.
- Ziadi, N., Bélanger, G., Cambouris, A. N., Tremblay, N., Nolin, M. C., Claessens, A. 2008. b. Relationship between phosphorus and nitrogen concentrations in spring wheat. *Agronomy Journal.* 100(1), 80-86.