

Las deficiencias de fósforo y potasio tienen efectos contrastantes sobre el desarrollo del área foliar en el cultivo de maíz*

Luis María Arias Usandivaras^{1,2}, Flavio Hernán Gutiérrez Boem² y Fernando Salvagiotti³

- En este trabajo se evaluaron los efectos de la deficiencia de fósforo (P), potasio (K) y su interacción sobre el desarrollo del área foliar en el cultivo de maíz.
- Los efectos de las deficiencias de P y K en la evolución del área foliar verde fueron diferentes, aún cuando ambos son nutrientes poco móviles en el suelo.
- Los efectos de la deficiencia de P sobre el área foliar verde tendieron a atenuarse a lo largo del ciclo, mientras que la deficiencia de K mostró los efectos más importantes hacia el fin del ciclo del cultivo. La interacción entre P y K fue significativa en los estadios intermedios, cuando ambas deficiencias tuvieron similar magnitud.

Introducción

Muchas zonas agrícolas del mundo presentan suelos con deficiencias de fósforo (P) y potasio (K). En Argentina, esta situación se puede encontrar en el noreste (ejemplo, Corrientes). Gran parte de los suelos de la provincia de Corrientes donde se cultiva maíz tienen baja disponibilidad tanto de P como de K (Escobar et al., 1996) y se conoce muy poco sobre las respuestas del maíz al agregado de dichos nutrientes en estos suelos. Las recomendaciones de manejo de la fertilización en cuanto al momento y ubicación del fertilizante suelen ser similares para ambos nutrientes, debido a que ambos son poco móviles en el suelo y llegan a las raíces principalmente por difusión (Barber, 1995). Bray (1954) postuló que los nutrientes poco móviles, a diferencia de los más móviles (ejemplo, nitrógeno), manifiestan las deficiencias más temprano en el ciclo del cultivo porque en las primeras etapas el sistema radical es poco extenso. Si bien varios trabajos han estudiado aspectos agronómicos de la respuesta del maíz a la fertilización con P y K (Bordoli y Mallarino, 1998; Clover y Mallarino, 2013), hay pocos estudios que haya descrito sus efectos sobre el crecimiento del cultivo a lo largo de su ciclo (Plenet et al., 2000).

La expansión y senescencia foliar son los procesos determinantes de la interceptación de radiación en el cultivo de maíz. Si bien tienen un cierto grado de superposición temporal, la expansión es más importante antes de floración (Maddonni y Otegui, 1996), cuando el cultivo alcanza el máximo índice de área foliar verde (GLAI). La senescencia progresa muy lentamente antes de floración, para aumentar abruptamente durante el llenado de los granos (Borrás et al., 2003). En estudios en cultivos de maíz en condiciones de campo, se observó que una deficiencia de P disminuyó la tasa de aparición de hojas (LAR) y el área final individual de las hojas (ILA) (Plenet et al., 2000; Colomb et al., 2000). Los efectos

de una deficiencia de K han sido menos estudiados. Pettigrew (2008) observó que una deficiencia de K puede disminuir la conductancia estomática y la fotosíntesis, y también disminuir el potencial hídrico, la turgencia y eventualmente la expansión celular. En maíz, Jordan-Meille y Pellerin (2004) observaron una demora en la aparición de hojas y una menor ILA bajo una deficiencia de K.

El área foliar total es la suma de las áreas de las hojas individuales. La relación entre ILA y la posición en el tallo guarda una marcada forma “acampanada”, que se puede describir con la siguiente función exponencial (Dwyer y Stewart, 1986). **(Ecuación 1).**

$$A_n = A_0 \exp [-b (X_n - X_0)^2 + c (X_n - X_0)^3] \quad \text{Ec. 1}$$

dónde A_n es el área de la hoja en la posición n , A_0 es el área de la hoja más grande, X_0 es la posición de la hoja más grande, X_n es la posición de la hoja n , b es el grado de amplitud de la curva, y c es el grado de asimetría de la curva. Esta función ha sido utilizada para evaluar diferentes genotipos, fechas de siembra, dosis de nitrógeno (N), y distancia entre surcos. Dado que el P y el K tienen baja movilidad en el suelo, se esperaba que los efectos relativos de la deficiencia de P y K fueran mayores al comienzo del ciclo del cultivo. Por lo tanto, se esperaba una disminución del tamaño de las hojas en la porción izquierda de la curva, aumentando la asimetría de la función (parámetro c de la **Ecuación 1**). El efecto contrario (i.e. una reducción del área foliar individual en la porción derecha de la curva) se observó cuando aumentó la competencia entre plantas en maíz (Maddonni et al., 2001).

La senescencia en maíz aumenta significativamente luego de la floración. Se sabe que la disponibilidad de N y asimilados son importantes para mantener funcional el área foliar durante el periodo en el cual la

* Adaptado del artículo publicado en Crop Science, 58:2099-2109 (2018)

¹ Asesor independiente

² FAUBA, INBA-CONICET

³ EEA INTA Oliveros

Autor de contacto. Correo electrónico: luisariasusan@gmail.com

senescencia foliar aumenta (Tollenaar y Daynard, 1982; Uhart y Andrade, 1995). El rol de una deficiencia de P o K sobre la senescencia foliar ha sido menos estudiado. Algunos estudios en maíz muestran una reducción de la senescencia (Colomb et al., 2000), mientras que otros no observaron ningún efecto de una deficiencia de P (Plenet et al., 2000; Fletcher et al., 2008). Otros estudios en maíz sometido a una deficiencia de K mostraron efectos insignificantes sobre la senescencia foliar en estadios tempranos del desarrollo (Jordan-Meille y Pellerin, 2004).

En condiciones de producción, el crecimiento del cultivo puede estar limitado por más de un nutriente en forma simultánea. En los casos donde el crecimiento puede estar afectado por la interacción de dos nutrientes, los resultados de estudios con una sólo nutriente pueden tener una utilidad limitada para estimar la respuesta a deficiencias múltiples.

El objetivo de este estudio fue evaluar los efectos de la deficiencia de P, K y su interacción sobre el desarrollo del área foliar en el cultivo de maíz. Dado que el P y el K tienen baja movilidad en el suelo, la principal hipótesis de trabajo fue que ambas deficiencias mostrarían efectos similares, reduciendo la formación del área foliar al comienzo del ciclo del cultivo, sin mayores efectos en la senescencia de las hojas.

Materiales y métodos

Experimentos y tratamientos

Se realizaron dos experimentos en la EEA INTA Mercedes (Corrientes, Argentina), en dos años consecutivos. Los tratamientos consistieron en la combinación de tres dosis de P (0, 40 y 60 kg P ha⁻¹, P0, P1 y P2) y K (0, 45 y 75 kg K ha⁻¹, K0, K1 y K2). Las dosis más bajas y más altas se combinaron en un factorial completo (P0K0, P0K2, P2K0 y P2K2), mientras que las intermedias (P1 y K1) se combinaron sólo con el nivel más alto del otro nutriente (P1K2 y P2K1). Estos seis tratamientos se dispusieron en cuatro bloques completos aleatorizados. Las parcelas tuvieron un ancho de ocho (**Experimento 1**) o seis (**Experimento 2**) surcos, con una distancia entre surcos de 70 cm, y un largo de 15 m. El K (KCl) y el P (superfostato triple) fueron aplicados al voleo una semana antes de la siembra. Todos los tratamientos recibieron 200 kg N ha⁻¹ (urea), la mitad a la siembra y la otra mitad en V6 (estado de 6 hojas), para prevenir deficiencias de N. Ambos experimentos fueron regados, manteniendo el contenido de agua del suelo cercano a capacidad de campo durante todo el ciclo del cultivo. Se usó el híbrido DK747VT3P (Monsanto Argentina) en los dos experimentos. El cultivo previo en los dos experimentos fue una pastura de gramíneas degradada. La densidad de plantas a la cosecha del cultivo de maíz fue de 6.8 (**Experimento 1**) y 7.3 (**Experimento 2**) plantas por m². Ambos experimentos se realizaron sobre la misma serie de suelo (Argiudol típico, serie Puesto Colonia). El análisis de suelo (0 a 20 cm) mostró una disponibilidad de P (Bray-1) de 5.5 y 5.0 ppm, una disponibilidad de K (acetato de amonio) de 51 y

47 ppm, y un pH (1:2.5) de 5.5 y 5.8, en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. Se controlaron malezas y plagas, y se aplicaron fungicidas en V10 para evitar enfermedades foliares.

Determinaciones y análisis de los datos

En cada parcela se eligieron 10 plantas consecutivas (homogéneas en tamaño y desarrollo), y sobre ellas se realizaron las determinaciones de aparición de hojas, área foliar y senescencia (ver detalles en Arias Usandivaras et al., 2018). El área foliar total se calculó como la suma de las áreas foliares individuales (ILA) de las hojas verdes y senescentes. La senescencia se expresó como una fracción del área foliar total (FSLAI = LAI senescentes / área foliar total). El GLAI se estimó como la diferencia entre el área total y la senescente.

Se calculó el tiempo térmico (°C d) desde la emergencia usando una temperatura base de 8 °C. La LAR se calculó como la pendiente de la relación lineal entre el número de hojas visibles y el tiempo térmico. (**Ecuación 2**).

$$\text{Hojas visibles} = 1 + \text{LAR} \times x \quad \text{Ec. 2}$$

dónde x es el tiempo térmico.

La progresión de la senescencia se describió utilizando una función exponencial. (**Ecuación 3**).

$$\text{FSLAI} = Y_0 e^{kx} \quad \text{Ec. 3}$$

dónde k es la tasa relativa de senescencia, y x el tiempo térmico.

Se utilizó la **Ecuación 1** para describir la distribución del área foliar a lo largo del tallo. Para estas tres funciones ajustadas, se compararon los parámetros para los distintos tratamientos con un test de F. Cuando la diferencias entre tratamientos no fue significativa, se utilizó una sola función para esos tratamientos.

Para evaluar el efecto de las deficiencias de P y K sobre el crecimiento del cultivo, se realizaron cosechas de biomasa aérea en cinco (V5, V12, R1, R2 y R6) y seis (V4, V6, V11, R1, R2 y R6) estadios fenológicos del cultivo en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. Luego de madurez fisiológica, se determinó el rendimiento en grano cosechando un área de 5 m² y separando los granos con una trilladora estacionaria. El rendimiento se expresó con una humedad del 14%.

Se realizó un ANVA para el número final de hojas y el GLAI. Para evaluar los efectos principales de P y K, y la interacción P*K se realizaron tres contrastes ortogonales: 1) Efecto principal de P: P0K0 y P0K2 vs. P2K0 y P2K2, 2) Efecto principal de K: P0K0 y P2K0 vs. P0K2 y P2K2, 3) Interacción P*K: P2K2 y P0K0 vs. P0K2 y P0K2.

Resultados

Crecimiento y rendimiento

A madurez fisiológica, el cultivo en el tratamiento P2K2 acumuló 18 600 y 19 900 kg ha⁻¹ de biomasa aérea en

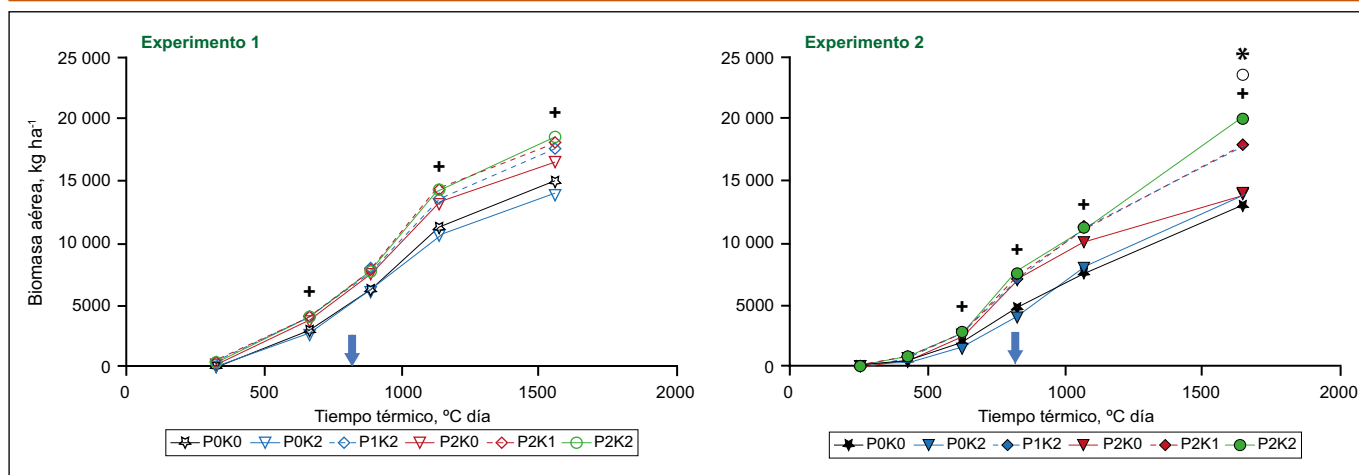


Figura 1. Biomasa aérea en función del tiempo térmico desde emergencia hasta madurez fisiológica en maíz, bajo distintos niveles de fertilización con P y K en los dos experimentos. En cada muestreo, cruces negros indican diferencias significativas entre P2K2 y P0K2 (ejemplo, efecto de P), círculos indican diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (ejemplo, efecto de K), y asteriscos indican interacción P*K significativa. Las flechas indican aparición de estigmas.

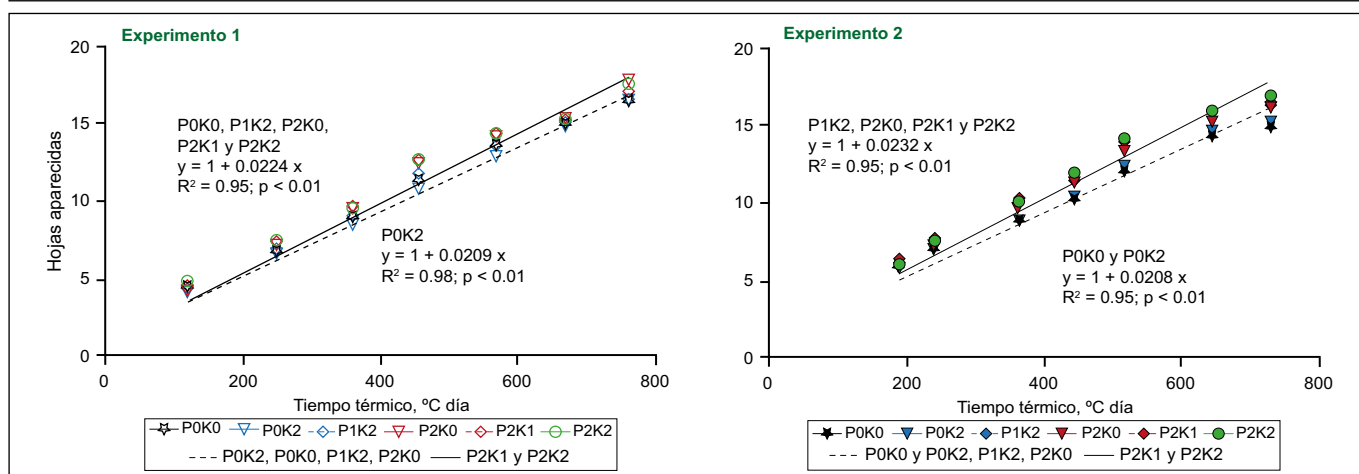


Figura 2. Número de hojas visibles en función del tiempo térmico en ambos experimentos. Los tratamientos que no mostraron diferencias en esta relación fueron agrupados en una función común (líneas rectas).

Tabla 1. Rendimiento en grano de maíz.

Tratamientos	Experimento 1	Experimento 2
P0K0	7099 a	7298 a
P0K2	7092 a	7340 a
P1K2	8858 b	9532 b
P2K0	8759 b	6817 a
P2K1	9269 b	9733 b
P2K2	9577 b	10 515 b
Efecto tratamientos	< 0.01	< 0.01
Contrastes		
Efecto P	< 0.01	< 0.01
Efecto K	0.26	< 0.01
Interacción P*K	0.26	< 0.01

el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. No aplicar P (ejemplo, P0K2 vs. P2K2) disminuyó el crecimiento desde el comienzo del ciclo del cultivo en los dos experimentos (**Figura 1**). La mayor diferencia relativa fue en V5 en el **Experimento 1** (una reducción del 57%), y de V6 a R1 en el **Experimento 2** (una reducción del 46%). A madurez fisiológica, la no aplicación de P (P0K2 vs. P2K2) redujo la acumulación de biomasa un 24 y 31% y el rendimiento en grano un 26 y 30% en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente (**Figura 1, Tabla 1**). La omisión de la aplicación de K (ejemplo, P2K0 vs. P2K2) no produjo efectos sobre la acumulación de biomasa en el **Experimento 1**, pero en madurez fisiológica se observó una tendencia a una menor acumulación de biomasa aérea (reducción del 11%, $p < 0.08$), sin efectos sobre el rendimiento en grano. En el **Experimento 2**, la deficiencia de K provocó una disminución de la biomasa aérea de 30%, y del rendimiento en un 35% (**Figura 1, Tabla 1**).

Aparición y tamaño de las hojas

La LAR en el tratamiento P2K2 fue similar en los dos experimentos. La deficiencia de P (P0K2 vs. P2K2) disminuyó la LAR en 7% en el **Experimento 1** (**Figura**

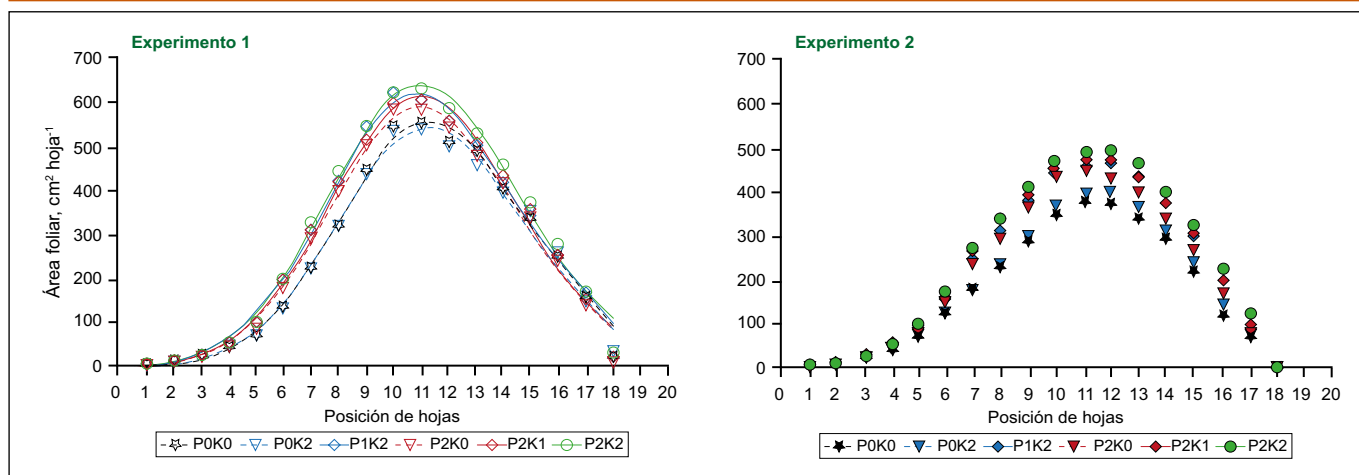


Figura 3. Área individual de cada hoja en función de la posición de la hoja en el tallo en ambos experimentos. Los parámetros de las funciones ajustadas y su análisis estadístico se muestran en la Tabla 2.

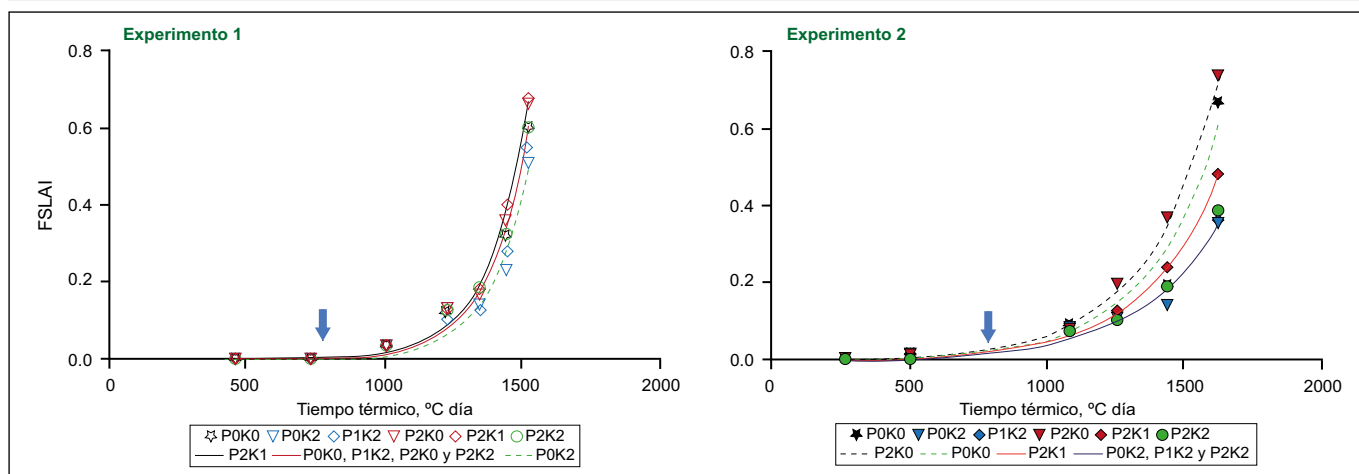


Figura 4. Fracción del índice de área foliar senescida (FSLAI) en función del tiempo térmico en ambos experimentos. Los tratamientos que no mostraron diferencias entre sí se agruparon en una sola función. La flecha indica el momento de aparición de estigmas. Los valores del parámetro k (tasa relativa de senescencia) en el experimento 1 fueron P0K2: $6.75 \cdot 10^{-3}$; P0K0, P1K2, P2K0 y P2K2: $6.87 \cdot 10^{-3}$; P2K1: $6.97 \cdot 10^{-3}$; y en el experimento 2 fueron P0K2, P1K2, y P2K2: $3.53 \cdot 10^{-3}$; P0K0: $3.85 \cdot 10^{-3}$; P2K0: $3.97 \cdot 10^{-3}$; P2K1: $3.70 \cdot 10^{-3}$. Para todas las funciones ajustadas el $R^2 > 0.93$ y $p < 0.01$.

2). En el **Experimento 2**, la LAR disminuyó 10% en los dos tratamientos sin agregado de P (P0K0 y P0K2) en comparación con el promedio de los otros cuatro tratamientos. No se observó ningún efecto del agregado de K sobre la LAR en los dos experimentos. El número final de hojas no fue afectado por los tratamientos en ambos experimentos promediando las 17 hojas.

Tanto la deficiencia de P como la de K disminuyeron el ILA en todas las posiciones en el tallo. El efecto de la no aplicación de P (P0K2 vs. P2K2) fue mayor que el de la omisión de K (P2K0 vs. P2K2). La deficiencia de P provocó una disminución de 14% y 22% en promedio de todas las posiciones, en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente, mientras que la disminución por la deficiencia de K fue de 11% y 16% en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. La **Ecuación 1** describió adecuadamente la ILA a lo largo del tallo, con valores de r^2 mayores a 0.98 (**Figura 3**). Las deficiencias de P y K afectaron alguno de los parámetros de la **Ecuación 1** (Tabla 2). El parámetro A_0 (área de la hoja más grande) disminuyó en los tratamientos P0K0 (13% y 25%), P0K2 (15% y 20%), y P2K0 (7% y 10%) con respecto

a P2K2, en los **Experimento 1 y 2**, respectivamente. En el **Experimento 2**, se observó un 17% de aumento del parámetro b (amplitud de la curva) en los tratamientos sin el agregado de P (P0K0 y P0K2). La falta de efectos sobre el parámetro c (grado de simetría), mostraron que no hubo cambios en la simetría de la curva debido a deficiencias de P y K.

Senescencia foliar

En el **Experimento 1**, la tasa relativa de senescencia (parámetro k en la **Ecuación 3**) fue mayor que en el **Experimento 2**. (**Figura 4**). La senescencia progresó muy lentamente hasta los 1100 °C d (el comienzo del llenado efectivo de los granos), y mostró valores de FSLAI menores a 0.1 (ejemplo, menos del 10% del área foliar senescente) en los dos experimentos en ese momento. La omisión de P (P0K2 vs. P2K2) redujo ligeramente (2%) la tasa de senescencia en el **Experimento 1**, y mostró una tendencia similar en el **Experimento 2**. En el **Experimento 1**, el tratamiento P2K1 fue el único que tuvo una senescencia ligeramente mayor (1%) que el tratamiento P2K2. En el **Experimento 2**, todos los tratamientos con

Tabla 2. Parámetros de la ecuación 1, ajustada al perfil de área foliar individual en (cm²) función de su posición para cada tratamiento y experimento (Figura 3).

Tratamiento	Parámetro			
	A ₀	b	X ₀	c
Experimento 1				
P0K0	554.7**	0.044	11.30	7.3 x 10 ⁻⁴
P0K2	541.1**	0.043	11.28	7.9 x 10 ⁻⁴
P1K2	617.8	0.043	10.86	8.2 x 10 ⁻⁴
P2K0	589.9**	0.043	10.99	5.8 x 10 ⁻⁴
P2K1	610.9	0.043	11.02	5.5 x 10 ⁻⁴
P2K2	640.6	0.041	11.02	6.6 x 10 ⁻⁴
Experimento 2				
P0K0	383.0**	0.048*	11.52	1.6 x 10 ⁻³
P0K2	406.3**	0.048*	11.63	1.6 x 10 ⁻³
P1K2	480.1(*)	0.043	11.47	8.6 x 10 ⁻⁴
P2K0	456.0**	0.044	11.34	8.5 x 10 ⁻⁴
P2K1	490.5	0.041	11.33	6.6 x 10 ⁻⁴
P2K2	510.1	0.041	11.43	6.5 x 10 ⁻⁴

A₀: área de la hoja más grande (cm²), b: Amplitud, X₀: Posición de la hoja más grande, c: Simetría.
Diferencias con el tratamiento P2K2: ** p < 0.01, * p < 0.05, (*) p < 0.10

niveles intermedios o sin K (ejemplo, P0K0, P2K1 y P2K0) tuvieron tasa de senescencias mayores que el tratamiento P2K2. El tratamiento P2K0 tuvo el mayor aumento en la tasa de senescencia (12%) comparado con el tratamiento P2K2. Además, se observó una interacción P*K, ya que el efecto de la deficiencia de K dependió del nivel de P. El tratamiento P0K0 tuvo una tasa de senescencia significativamente menor que la del tratamiento P2K0.

Evolución del área foliar verde

El GLAI máximo del tratamiento P2K2 fue similar en los dos experimentos (3.6 y 3.2 en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente), y se alcanzó alrededor de la aparición de estigmas (757 y 776°C d en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente) (**Figura 5**). La deficiencia de P redujo el GLAI 20% y 32%, en promedio de todas las fechas de muestreo, en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. La disminución del GLAI por la deficiencia de K fue menor que la de P (13% y 25% en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente). Se observó una interacción P*K significativa en los estadios intermedios del cultivo en los dos experimentos (**Figura 5**). En términos relativos, con la dosis más alta de K (K2), la deficiencia de P produjo una disminución del GLAI de 34% y 38% (P0) ó 10% y 14% (P1) en el periodo previo a la aparición de estigmas. Después de la aparición de estigmas, esta disminución fue de 7% y 26% (P0), ó 0 y 8% (P1), en el **Experimento 1 y 2**, respectivamente. En el caso de la deficiencia de K, sin deficiencia de P (P2), K0 y K1 mostraron una mayor disminución relativa del GLAI después de la aparición de

estigmas (13% y 29% en K0, 10 y 11% en K1) que antes de este estadio (12% y 20% en K0, 4% y 2% en K1).

En los dos experimentos se observó una tendencia similar en el GLAI relativo al tratamiento P2K2, independientemente de las diferencias en términos absolutos (**Figura 6**). P0K0 y P0K2 tuvieron valores similares de GLAI relativo al comienzo del ciclo del cultivo. Por el contrario, al final del ciclo los valores de GLAI relativo de P0K0 fueron similares a los del tratamiento P2K0. Estos resultados podrían estar indicando que P fue más limitante para GLAI al comienzo del ciclo, mientras que K lo fue al final del ciclo. En los estadios intermedios, cuando los efectos de P y K fueron similares, se observó una significativa interacción P*K.

Discusión

La magnitud de la deficiencia de P, medida en términos de acumulación de biomasa, fue de 24% y 31% en los dos experimentos. La deficiencia de K provocó una reducción de la biomasa del 30% sólo en **Experimento 2**. Por lo tanto, la deficiencia de P fue severa en los dos experimentos, y de una magnitud similar a la deficiencia de K en el **Experimento 2**. Este estudio mostró que la deficiencia de K hacia el final del ciclo del cultivo disminuyó el crecimiento del maíz, mientras que los efectos de la deficiencia de P fueron evidentes desde etapas tempranas del desarrollo del cultivo. Grant et al. (2001) observaron mayores reducciones relativas de biomasa al comienzo del ciclo en cultivos deficientes en P. Mallarino et al. (1999) observaron que los aumentos

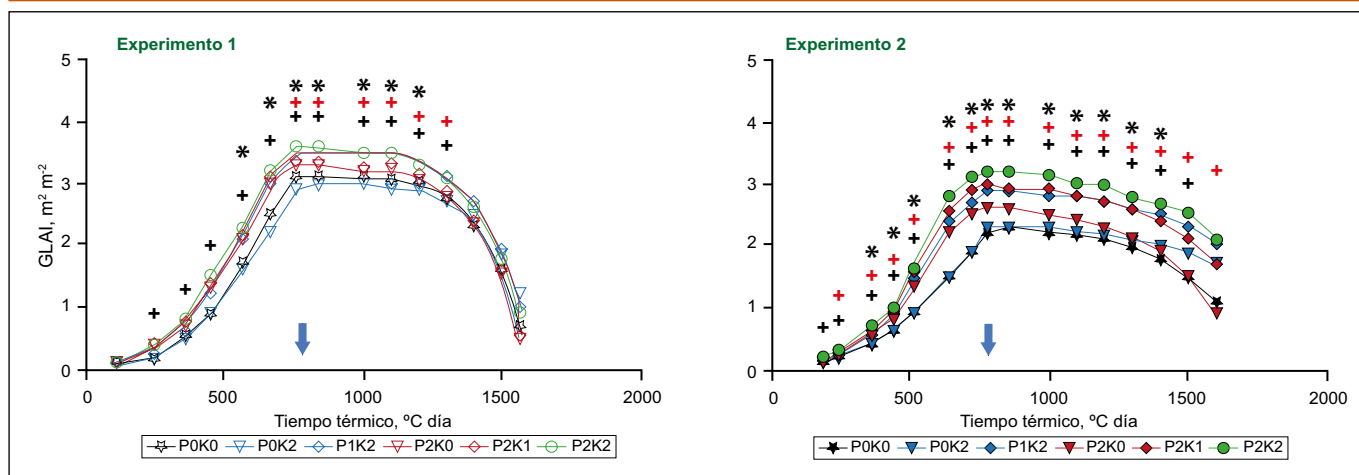


Figura 5. Índice de área foliar verde (GLAI) en función del tiempo térmico desde la emergencia en ambos experimentos. Las cruces negras indican diferencias significativas entre P2K2 y P0K2 (ejemplo, efecto de P), las cruces rojas indican diferencias significativas entre P2K2 y P2K0 (ejemplo, efecto de K), y los asteriscos indican interacción P x K significativa. Las flechas indican aparición de estigmas.

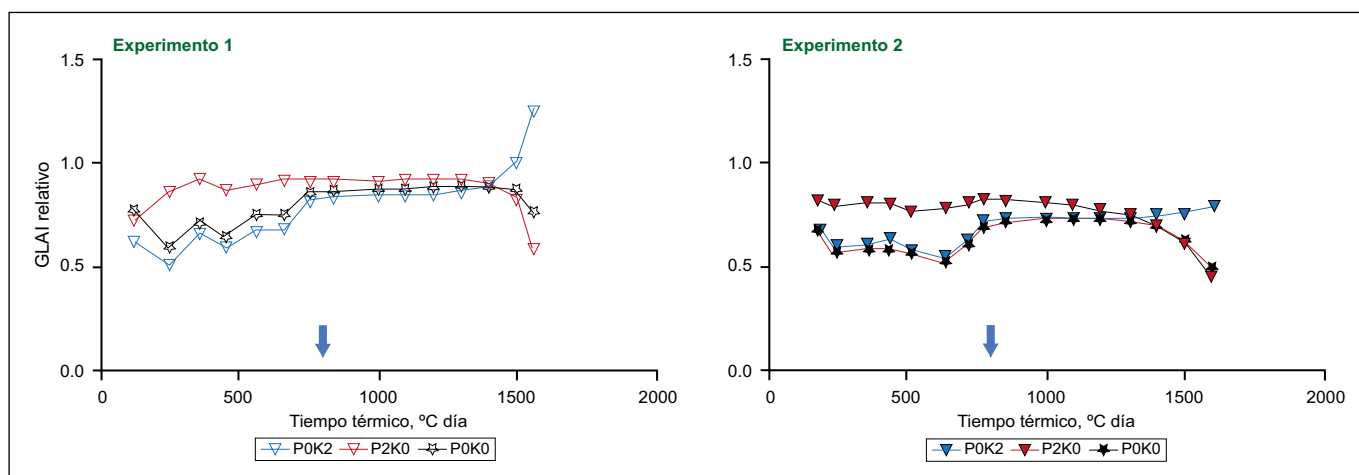


Figura 6. Índice de área foliar verde (GLAI) relativo al tratamiento P2K2, en función del tiempo térmico desde emergencia en los dos experimentos. Las flechas indican aparición de estigmas.

en el crecimiento inicial del maíz (V5-V6) en respuesta a la fertilización con P rara vez son acompañados con un aumento similar en los rendimientos. En el caso de la fertilización con K, estos autores observaron que cultivos que no mostraban respuestas en el crecimiento inicial, podían presentar luego aumentos en el rendimiento.

La deficiencia demoró la aparición de hojas, lo que coincidió con estudios previos no sólo en maíz (Plenet et al., 2000), sino también en trigo (Gutiérrez Boem y Thomas, 1998) y cebada (Prystupa et al., 2003) bajo condiciones controladas. En nuestro estudio, no se observaron efectos del K sobre la LAR, a diferencia de lo reportado por Jordan-Meille y Pellerin (2004), quienes observaron pequeñas diferencias en dicha tasa en cultivos de maíz deficientes en K. La inversa de la LAR, el filocrono (el tiempo que media entre la aparición de dos hojas), depende de la tasa de iniciación de hojas en el ápice del tallo, y de la duración de la elongación de la hoja dentro de las vainas de las hojas ya emergidas. La duración de la elongación depende de la tasa de elongación y del largo de la vaina (Skinner y Nelson, 1995). El aumento del filocrono observado en nuestro estudio, pudo ser consecuencia de una reducción de la tasa de expansión

foliar, como la que se observó en maíz deficiente en P (Colomb et al., 2000; Plenet et al., 2000).

El número final de hojas en maíz es sensible a cambios que afectan el desarrollo del cultivo, como el fotoperiodo (Muchow y Carberry, 1989) y temperatura (Tollenar y Hunter, 1983). Algunos estudios no observaron cambios en el número final de hojas debido a deficiencias de agua (Muchow y Carberry, 1989), N (Uhart y Andrade, 1995), P (Colomb et al., 2000; Plenet et al., 2000) o K (Jordan-Meille y Pellerin, 2004). En coincidencia, nuestro estudio no mostró ningún efecto de la deficiencia de P, K o su interacción sobre el número final de hojas.

El área foliar individual en todas las posiciones en el tallo disminuyó fuertemente por la deficiencia de P y, en menor medida, por la de K, aún en el **Experimento 2** donde la magnitud de la deficiencia de P y K fue similar en términos de acumulación de biomasa. Estudios previos también mostraron una disminución de la ILA por deficiencias de P (Plenet et al., 2000) y de K (Jordan-Meille y Pellerin, 2004). El tamaño de la hoja más grande (A_0 en la **Ecuación 1**) fue el parámetro más afectado por la deficiencia de P y K. Por el contrario, no se detectaron

efectos de P o K sobre la simetría del perfil de las ILA a lo largo del tallo. Yang y Alley (2005) propusieron que la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de una hoja depende de los fotosintatos producidos por las hojas ya expandidas (que explica la parte ascendente de la curva) y de la fuerza de los otros destinos para esos fotosintatos como el tallo, raíces o espiga (que determina la parte descendente de la curva). Más allá de este modelo teórico, hay una gran correlación entre los parámetros de la **Ecuación 1** (Keating y Wafula, 1992; Yang y Alley, 2005) que, junto con la gran estabilidad de los parámetros (con la excepción de A_0), ha permitido realizar un modelado preciso, sólo conociendo el valor de A_0 (Fournier y Andrieu, 1998; Valentinuz y Tollenaar, 2006; Boomsma et al., 2009). Nuestros resultados muestran que las deficiencias de P y K afectaron principalmente a A_0 . Una aproximación alternativa al modelado del área foliar de cultivos deficientes en P o K podría ser vincular A_0 con un índice de la deficiencia, como el factor de stress de P del modelo APSIM (Delve et al., 2009). De esta manera, la expansión del área foliar se podría desacoplar de la rutina de carbono del modelo, lo cual es importante debido al efecto diferencial de muchos factores sobre la expansión y el crecimiento (Tardieu et al., 1999).

En nuestro estudio la deficiencia de K aceleró la senescencia en forma significativa. Este resultado contrasta con lo observado en maíz por Jordan-Meille y Pellerin (2004), quienes detectaron un pequeño aumento (5%) en la senescencia al comienzo del ciclo del cultivo, y una fuerte reducción en la expansión del área foliar. En coincidencia con nuestros resultados, un efecto similar de una deficiencia de K sobre la senescencia se observó en algodón (Brouder y Cassman, 1990; Wright, 1999). Estos autores propusieron factores de suelo (Brouder y Cassman, 1990) o un desbalance fuente-destino por el crecimiento de los destinos como posibles explicaciones a esta expresión tardía de la senescencia. Desde el punto de vista de la fisiología vegetal, una deficiencia de K puede reducir el transporte de asimilados a las raíces, ya que el K es necesario para la carga de sacarosa en el floema (Cakmak et al., 1994; Marshner et al., 1996; Hermans et al., 2006), lo que puede causar una reducción

en la relación raíz:tallo (Hermans et al., 2006). Ma et al. (2013) observaron una disminución de la relación raíz:tallo durante estadios reproductivos en plantas de trigo deficientes en K. En un estudio con híbridos de girasol que diferían en el rasgo *stay-green* que fueron regados o sometidos a una sequía terminal, se observó que la pérdida de funcionalidad de las raíces precedió a la senescencia del canopeo (dosel) (Lisanti et al., 2013). Es probable que la deficiencia de K afectara la funcionalidad de las raíces, disparando la senescencia del canopeo (dosel). Además de esta posible explicación, la disponibilidad de K del suelo puede haber disminuido hacia el final del ciclo del cultivo, dado los bajos niveles en el suelo de K intercambiable y no intercambiable (Horra et al., 2000).

La ligera disminución en la tasa de senescencia foliar en maíz por la deficiencia de P que se observó en este estudio es coherente con reportes previos de Colomb et al. (2000) y Plenet et al. (2000).

El área foliar verde es la consecuencia de los procesos contrapuestos de expansión y senescencia foliar. La deficiencia de P tuvo los mayores efectos al comienzo del ciclo del cultivo, a través de la reducción de la tasa de aparición de las hojas y su tamaño individual. Por el contrario, la deficiencia de K disminuyó ligeramente el área foliar verde al comienzo del ciclo del cultivo, pero la redujo fuertemente hacia el final del ciclo, debido a un fuerte aumento en la tasa de senescencia foliar.

En resumen, en base a estos resultados rechazamos nuestra hipótesis de trabajo, ya que los efectos de las deficiencias de P y K en la evolución del área foliar verde fueron diferentes, aún cuando ambos son nutrientes poco móviles en el suelo. Como consecuencia de los distintos efectos de la deficiencia de P y K sobre la expansión y senescencia foliar, los efectos de la deficiencia de P sobre el área foliar verde tendieron a atenuarse a lo largo del ciclo, mientras que la deficiencia de K mostró los efectos más importantes hacia el fin del ciclo del cultivo. La interacción entre P y K fue significativa en los estadios intermedios, cuando ambas deficiencias tuvieron similar magnitud.



Efecto de retraso de floración por deficiencia de P: Parcelas tratamiento P0-K75 (A), Parcelas tratamiento P60-K75 (B)

Agradecimientos

Agradecemos al personal de la EEA INTA Mercedes, en especial a Juan Ramón Fernández y Rubén Molina, por su asistencia en el trabajo del campo. Este estudio fue financiado por el INTA y el IPNI.

Bibliografía

- Arias Usandivaras, L.M., F.H. Gutierrez Boem, y F. Salvagiotti. 2018. Contrasting Effects of Phosphorus and Potassium Deficiencies on Leaf Area Development in Maize, *Crop Science*, 58:2099-2109.
- Barber, S.A. 1995. Soil nutrient bioavailability: A mechanistic approach. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- Boomsma, C.R., J.B. Santini, M. Tollenaar, y T.J. Vyn. 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.
- Bordoli, J.M., y A.P. Mallarino. 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., G.A. Maddonni, y M.E. Otegui. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: Plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Res.* 82:13-26.
- Bray, R.H. 1954. A nutrient mobility concept of soil plant relationships. *Soil Science*, 78:9-22.
- Brouder, S.M., y K.G. Cassman. 1990. Root development of two cotton cultivars in relation to potassium uptake and plant growth in a vermiculitic soil. *Field Crops Res.* 23:187-203.
- Cakmak, I., C. Hengeler, y H. Marschner. 1994. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Bot.* 45:1251-1257.
- Clover, M.W., y A.P. Mallarino. 2013. Corn and soybean tissue potassium content responses to potassium fertilization and relationships with grain yield. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 77:630-642.
- Colomb, B., J.R. Kiniry, y P. Debaeke. 2000. Effect of soil phosphorus on leaf development and senescence dynamics of field-grown maize. *Agron. J.* 92:428-435.
- Delve, R., M. Probert, J. Cobo, J. Ricaurte, M. Rivera, E. Barrios, y I. Rao. 2009. Simulating phosphorus responses in annual crops using APSIM: Model evaluation on contrasting soil types. *Nutr. Cycling Agroecosyst.* 84:293-306.
- Dwyer, L.M., y D.W. Stewart. 1986. Leaf area development in field-grown maize. *Agron. J.* 78:334-343.
- Escobar, E.H., H.D. Ligier, R. Melgar, y H. Matteo, O. Vallejos. 1996. Mapa de suelos de la provincia de Corrientes (escala: 1:500.000). INTA, Corrientes, Argentina.
- Fletcher, A.L., D.J. Moot, y P.J. Stone. 2008. Solar radiation interception and canopy expansion of sweet corn in response to phosphorus. *Eur. J. Agron.* 29:80-87.
- Fournier, C., y B. Andrieu. 1998. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Ann. Bot.* 81:233-250.
- Grant, C.A., D.N. Flaten, D.J. Tomasiewicz, y S.C. Sheppard. 2001. The importance of early season phosphorus nutrition. *Can. J. Plant Sci.* 81:211-224.
- Gutiérrez-Boem, F.H., y G.W. Thomas. 1998. Phosphorus nutrition affects wheat response to water deficit. *Agron. J.* 90:166-171.
- Hermans, C., J.P. Hammond, P.J. White, y N. Verbruggen. 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci.* 11:610-617.
- Horra, A.M., M.E. Conti, y M.P. Jimenez. 2000. Potassium supplying capacity in Argentine soils and plant uptake rate. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31:2717-2726.
- Jordan-Meille, L., y S. Pellerin. 2004. Leaf area establishment of a maize (*Zea mays* L.) field crop under potassium deficiency. *Plant Soil* 265:75-92.
- Keating, B.A., y B.M. Wafula. 1992. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Res.* 29:163-176.
- Lisanti, S., A.J. Hall, y C.A. Chimenti. 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.
- Ma, Q., C. Scanlan, R. Bell, y R. Brennan. 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., y M.E. Otegui. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Res.* 48:81-87.
- Maddonni, G.A., M.E. Otegui, y A.G. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Res.* 71:183-193.
- Mallarino, A.P., J.M. Bordoli, y R. Borges. 1999. Phosphorus and potassium placement effects on early growth and nutrient uptake of no-till corn and relationships with grain yield. *Agron. J.* 91:37-45.
- Marschner, H., E.A. Kirkby, y I. Cakmak. 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilate and cycling of mineral nutrients. *J. Exp. Bot.* 47:1255-1263.
- Muchow, R.C., y P.S. Carberry. 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize. *Field Crops Res.* 20:221-236.
- Pettigrew, W.T. 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. *Physiol. Plant.* 133:670-681.
- Plenet, D., S. Etchebest, A. Mollier, y S. Pellerin. 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. I. Leaf growth. *Plant Soil* 223:119-132.
- Prystupa, P., G.A. Slafer, y R. Savin. 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to N x P fertilization in barley. *Plant Soil* 255:587-594.
- Skinner, R.H., y C.J. Nelson. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Sci.* 35:4-10.
- Tardieu, F., C. Granier, y B. Muller. 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: Are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytol.* 143:33-43.
- Tollenaar, M., y T.B. Daynard. 1982. Effect of source-sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize. *Can. J. Plant Sci.* 62:855-860.
- Tollenaar, M., y R.B. Hunter. 1983. A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize. *Crop Sci.* 23:457-460.
- Uhart, S.A., y F.H. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35:1376-1383.
- Valentinuz, O.R., y M. Tollenaar. 2006. Effect of genotype, nitrogen, plant density, and row spacing on the area-per-leaf profile in maize. *Agron. J.* 98:94-99.
- Wright, P.R. 1999. Premature senescence of cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Predominantly a potassium disorder caused by an imbalance of source and sink. *Plant Soil* 211:231-239.
- Yang, J., y M. Alley. 2005. A mechanistic model for describing corn plant leaf area distribution. *Agron. J.* 97:41-48. ♦