

ECOFISIOLOGÍA DEL CULTIVO DE MAÍZ

Los rendimientos de maíz crecieron en forma sostenida en las últimas décadas. La notable mejora genética lograda (en potencial de rendimiento y en tolerancia a estrés, enfermedades, vuelco, etc.) fue en buena medida responsable de ese crecimiento, acompañada por mejoras en el manejo de los cultivos (fertilización, herbicidas, mecanización, etc.).

No obstante, los rendimientos medios que se alcanzan actualmente están aún distantes de los rendimientos máximos obtenibles. Estas brechas entre los rendimientos reales y los potenciales pueden reducirse a partir de un mejor entendimiento de los procesos y mecanismos involucrados en la determinación del rendimiento del cultivo que permita construir bases sólidas sobre las cuales orientar su manejo. El resultado final del cultivo es la consecuencia de las múltiples interacciones que tiene con el ambiente que lo rodea, el cual varía en el tiempo y el espacio. El propio cultivo también presenta patrones temporales de cambios. En este capítulo se analiza cómo y cuándo se forman y crecen los diferentes órganos de las plantas creciendo en comunidad, haciendo énfasis en cómo se modifica su habilidad para capturar y utilizar recursos y su susceptibilidad a condiciones ambientales adversas a lo largo del tiempo. Ciertos conceptos básicos referentes al desarrollo, crecimiento y generación del rendimiento son fundamentales para comprender y manejar el cultivo a fin de aumentar y estabilizar la producción y mejorar su eficiencia. La intención de este capítulo es presentar algunos de esos elementos que contribuyen al manejo racional del cultivo de maíz.

Desarrollo del cultivo

La progresión de etapas por las que atraviesa el cultivo se conoce como desarrollo. Si bien existen escalas para describir el ciclo de un cultivo de maíz a partir de sus cambios externos visibles (Ritchie y Hanway, 1982), tanto el meristema apical como las yemas axilares sufren importantes modificaciones mientras ocurren tales cambios externos. Las primeras cinco hojas (plúmula) y la radícula de la futura planta se hallan ya preformadas en el embrión de la semilla madura. El número de primordios preformados en el embrión parece una característica propia de la especie y muy poco variable entre híbridos (Padilla y Otegui, 2005). Con adecuada humedad y temperatura en la cama de siembra, la aparición de la plúmula y la radícula durante la germinación indican el inicio del crecimiento de las raíces seminales y la elongación del mesocótilo. Esto produce la emergencia de la primera hoja sobre la superficie del suelo protegida por el coleóptilo, manteniendo el ápice de crecimiento a 2-3 cm debajo del suelo y continuando con la diferenciación de nuevos primordios de hojas. Con cuatro a diez hojas completamente expandidas en la planta se produce la iniciación floral del meristema apical, que comienza a diferenciar las espiguillas estaminadas correspondientes a la panoja. El número de hojas expandidas al momento de la iniciación floral es fuertemente dependiente del híbrido, siendo menor para el germoplasma cultivado en ambientes templado fríos de alta latitud y mayor para los tropicales. En ese momento del desarrollo dejan de formarse nuevos primordios foliares, quedando determinado el número total de hojas y, por lo tanto, el área foliar potencial que podrá alcanzar la planta. Al estado de seis hojas desplegadas comienza la elongación de entrenudos o encañazón. La elongación continúa en sentido acrópeto, pudiendo elongarse hasta cuatro entrenudos simultáneamente en ese orden. Poco tiempo después del inicio de encañazón, con siete a doce hojas expandidas, comienzan a diferenciarse en las yemas axilares de las hojas los primordios de inflorescencia que darán origen a

las espigas, iniciándose en ellas la formación de espiguillas pistiladas (Otegui y Melón, 1997). El número de hileras de espiguillas, que será el de hileras de granos de la futura espiga, queda definido tempranamente, y está fuertemente controlado por el genotipo. La diferenciación de espiguillas sobre cada hilera continúa en progresión acrópeta hasta una o dos semanas previas a la floración (Pagano y col., 2007). En ese momento queda determinado el total de espiguillas diferenciadas, cada una con una flor fértil capaz de ser fecundada y, por lo tanto, queda definido el número potencial de granos que puede tener la planta.

Con la elongación de los últimos entrenudos se completa la emergencia de la panoja a través del cogollo de las hojas superiores que terminan de expandirse y se produce la antesis de sus flores y la liberación del polen (floración masculina). En este momento queda determinado el área foliar máximo y la altura final de las plantas. Cada flor individual libera polen sólo por un día, una panoja lo hace durante unos días y el proceso demora varios días en el cultivo, garantizando abundante disponibilidad de polen (Uribelarrea y col., 2002).

Con la aparición de los estigmas por fuera de las chalas en la espiga se inicia la floración femenina, la polinización y la consiguiente fecundación de los óvulos. Los primeros estigmas en emerger corresponden a la mitad basal de la inflorescencia, completándose el proceso en el lapso de cuatro a ocho días según genotipos y condiciones ambientales (Bassetti y Westgate, 1993b; Cárcova y col., 2003).

Las flores fecundadas cesan de inmediato el crecimiento de sus estigmas, mientras que las no fecundadas continúan elongándose por varios días después de su aparición. Los estigmas pierden notoriamente su receptividad a partir de la semana de su aparición, siendo nula luego de 14 días (Bassetti y Westgate, 1993a, b). El total de los estigmas de una espiga demora de 4 a 8 días en emerger, en una secuencia que sigue el patrón general de diferenciación y desarrollo en la misma. Una mayor sincronía floral en el desarrollo dentro de la inflorescencia y con respecto al de la panoja incrementa la oportunidad de fecundación de la mayoría de los óvulos diferenciados (Cárcova y col., 2000). Los híbridos modernos presentan mayor sincronía floral que los más antiguos (Luque y col., 1998).

En condiciones de campo, sin restricciones ambientales y con densidad de plantas moderadas, la aparición de estigmas ocurre en general poco después (uno o dos días) del comienzo de la emisión del polen (protandria), aunque en algunos genotipos modernos y con baja densidad de plantas y ambiente favorable, el orden de aparición puede invertirse (protoginia).

Las situaciones de estrés ambiental como sequía (Hall y col., 1981; Bolaños y Edmeades, 1996), alta densidad (Uribelarrea y col., 2002) y deficiencias minerales (D'Andrea y col., 2006) pueden postergar sólo ligeramente la liberación de polen, pero provocan un importante retraso en la floración femenina. Al finalizar la polinización queda determinado el número de ovarios fecundados (futuros granos) por espiga en el cultivo.

Luego de la fecundación se produce un grado variable de aborto de granos según las restricciones ambientales (Echarte y col., 2004; D'Andrea y col., 2008) y la distinta susceptibilidad de los genotipos a ellas durante el período de cuaje (Luque y col., 2006; D'Andrea y col., 2008).

El mismo se extiende entre 10 y 20 días post-floración (Cirilo y Andrade, 1994b; Otegui y Andrade, 2000), al cabo del cual queda definido el número de granos logrados por espiga. Por su parte, el

número de espigas granadas por planta depende del genotipo (prolificidad) y de las condiciones ambientales previas a la floración (Jacobs y Pearson, 1991; Otegui y Bonhomme, 1998). El llenado del grano transcurre desde la fecundación hasta su madurez fisiológica, cuando cesa la acumulación de materia seca. Durante el período de cuaje, el llenado del grano transcurre a una muy baja tasa, pero tiene lugar una activa división celular formadora de su tejido endospermático. A esa fase le continúa otra de máxima tasa de llenado llamada fase lineal o de llenado efectivo del grano, que representa más de la mitad del período total de llenado. En la fase final del llenado, su tasa de acumulación de biomasa declina progresivamente hasta hacerse nula, mientras continúa su activa pérdida de humedad. Completado el llenado, se forma una capa de abscisión (capa negra) en su base por necrosis de los haces vasculares, poniendo en evidencia la madurez fisiológica del grano. Queda definido así el peso seco final del grano que, junto al número de granos maduros, componen el rendimiento en grano del cultivo.

Factores que afectan el desarrollo

La duración de cada una de las etapas del ciclo ontogénico del maíz presenta gran variabilidad en función del genotipo y el ambiente (Ellis y col., 1992a y b).

El conocimiento de la influencia de los factores determinantes del desarrollo del cultivo resulta de gran utilidad para orientar la correcta elección del híbrido y de la fecha de siembra. Ambas variables de manejo permiten adecuar los requerimientos del cultivo a la oferta ambiental existente en cada localidad, optimizando su aprovechamiento y evitando la ocurrencia de las etapas más críticas durante los momentos de mayor riesgo climático. Además, la predicción de la duración de las etapas del ciclo del cultivo permite el empleo eficiente de pesticidas y fertilizantes al posibilitar su aplicación oportuna, a la vez que resulta imprescindible en la sincronización de las floraciones masculina y femenina para la producción de semilla híbrida, en el escalonamiento de la producción en la industria de maíz fresco para enlatado o en el ensilado de forraje, así como la obtención anticipada de la cosecha de grano por razones de mercado o disposición oportuna del terreno en un esquema de rotación de cultivos.

La temperatura (Ritchie y NeSmith, 1991; Ellis y col., 1992b) y el fotoperíodo (Kiniry y col., 1983; Tollenaar y Hunter, 1983; Warrington y Kanemasu, 1983a, b, c; Ellis y col., 1992a) son las variables ambientales que más influyen sobre el desarrollo del cultivo de maíz. El progreso del desarrollo o tasa muestra una respuesta lineal a la temperatura entre una temperatura base a la cual la tasa de desarrollo es nula y una temperatura óptima a la cual se alcanza la máxima tasa (Figura 1). Por encima de la temperatura óptima el desarrollo se reduce progresivamente hasta cesar en un umbral máximo de temperatura. Por lo general, la mayoría de las etapas ontogénicas en maíz reconocen una temperatura base cercana a los 8°C (Jones y Kiniry, 1986; Ritchie y NeSmith, 1991; Cirilo, 1994; Otegui y col., 1996), aunque se han reportado valores entre 3°C y 10°C dependiendo del genotipo y la etapa considerada (Padilla y Otegui, 2005).

En cambio, pocos estudios aportan evidencia experimental sobre el valor de temperatura óptima a partir de la cual la velocidad de desarrollo deja de ser lineal, ubicándola entre 30 y 34°C (Tollenaar y col., 1979; Kiniry y Bonhomme, 1991). Por su parte, varios autores coinciden en que la temperatura máxima a la cual cesa el desarrollo en maíz se encuentra entre 40 y 44°C (Blacklow, 1972; Kiniry y Bonhomme, 1991). Esta respuesta sustentó la elaboración de diversos métodos de cálculo del tiempo térmico (a través de funciones de ajuste lineales, exponenciales o ecuaciones

más complejas) ampliamente usados para predecir, con éxito variable, el momento de ocurrencia de distintos eventos fenológicos en maíz basados en la acumulación térmica entre esas temperaturas cardinales (Ritchie y NeSmith, 1991).

La temperatura modula la germinación de la semilla y la diferenciación foliar en el ápice de crecimiento. Así, la diferenciación de cada nuevo primordio en el meristema demanda alrededor de 24 a 36 grados-día sobre una temperatura base entre 4 y 8.2 °C para diferenciarse, mientras su expansión hasta convertirse en una hoja visible requiere de 48.6 a 65.5 grados-día con una temperatura base entre 3 y 5 °C (Padilla y Otegui, 2005). El número de hojas a desplegar y su velocidad de aparición determinan la duración del período entre la inducción floral del ápice y el panojamiento en maíz. Debido a que el fotoperíodo tiene escasa o nula influencia en la velocidad de aparición de hojas (Warrington y Kanemasu, 1983b; Manrique y Hodges, 1991), la temperatura es el principal factor modulador del desarrollo hasta la floración. Debido a que los genotipos de maíz de ciclo más largo necesitan mayor suma térmica para el cambio de estado del ápice, la producción de primordios foliares se extiende por mayor tiempo, y ésto explica el mayor número total de hojas en comparación con genotipos más precoces. Consecuentemente, tales genotipos tendrán un mayor requerimiento térmico total para desplegar sus hojas, incrementando la acumulación de grados días necesaria para alcanzar la floración. La duración del período entre la floración y la madurez fisiológica para un genotipo dado depende, esencialmente, de la temperatura a través de su efecto sobre la tasa de llenado del grano (Cirilo y Andrade, 1996; Kiniry y Bonhomme, 1991).

En consecuencia, la duración de la etapa dependerá del peso final que puede lograr el grano y de la velocidad en alcanzarlo en función de la temperatura. No obstante, situaciones ambientales desfavorables que determinen una insuficiente provisión de asimilados a los granos pueden limitar su peso final adelantando la formación de la capa de abscisión (Cirilo y Andrade, 1996; Maddonni y col., 1999).

El fotoperíodo afecta directamente el momento de iniciación de la panoja en el meristema apical del maíz, sin influir sobre el desarrollo de las otras etapas ontogénicas del maíz (Ellis y col., 1992a) ni en la velocidad de aparición de hojas (Manrique y Hodges, 1991). El maíz responde al fotoperíodo como una especie cuantitativa de día corto, lo cual implica que fotoperíodos cortos promueven una inducción floral más rápida del meristema en los genotipos sensibles (no todos lo son). Sin embargo, la respuesta al fotoperíodo reconoce la existencia de un valor umbral, generalmente igual o superior a 12,5 horas, por encima del cual la inducción floral se demora proporcionalmente con el aumento del fotoperíodo (Kiniry y col., 1983a; Figura 2). La etapa vegetativa del meristema reconoce dos subetapas, una temprana insensible al fotoperíodo que es seguida por otra sensible al mismo. La primera, identificada como etapa juvenil, tiene una duración variable según el genotipo (Otegui y col., 1996). En condiciones de fotoperíodos cortos (altamente inductivos), la fase de inducción presenta su menor duración, comenzando cuatro a ocho días antes de la iniciación de la panoja según el genotipo (Kiniry y col., 1983b). Incrementos en el largo del día por encima del valor umbral prolongan el tiempo hasta la inducción floral del ápice (Kiniry y col., 1983a; Ellis y col., 1992a). Existe gran variabilidad genotípica tanto en el valor del umbral fotoperiódico como en la sensibilidad de la respuesta fotoperiódica, siendo normalmente los genotipos de madurez tardía los de mayor sensibilidad (Ellis y col., 1992a; Bonhomme y col., 1994). Por su parte, los cultivares tropicales muestran, en general, mayor

sensibilidad que los adaptados a ambientes templados (Bonhomme y col., 1991). Fotoperíodos largos durante la fase inducible pueden resultar en la producción de más primordios foliares en los cultivares sensibles al demorar el momento de iniciación de la panoja en el ápice y, consecuentemente, en más hojas que deben emerger antes del panojamiento.

Sin embargo, los fotoperíodos largos no se traducirán en un mayor número de hojas si son acompañados de bajas temperaturas que depriman la actividad meristemática en el ápice; o aparecerán asociados con una iniciación anticipada de la panoja si prevalece el efecto de temperaturas altas sobre la velocidad de desarrollo.