

La Fenología del Maíz¹

Jorge Bolaños² y Gregory O. Edmeades³

RESUMEN

Para cualquier cultivo, el entendimiento de los eventos fenológicos es importante porque establece el marco temporal donde se forma el rendimiento y sus componentes. El maíz es una planta anual y determinada con los eventos cardinales de la germinación, la iniciación floral, la floración y la madurez fisiológica. La duración de cada una de estas fases depende del genotipo, el fotoperíodo y la temperatura. Fotoperíodos en exceso de un valor crítico retardan el progreso a la floración. Dentro de cada fotoperíodo, el avance a cada evento fenológico es una acumulación lineal de tiempo termal (TT), calculado como la suma acumulativa a través del tiempo de los °C por encima y/o por debajo de niveles base (Tbase) y óptimo (Topt), respectivamente (°Cd). Temperaturas por encima de Topt se reducen la tasa de progreso hasta llegar a un nivel crítico (Tcrt) donde el progreso es 0. En maíz tropical, Tbase es de 8 a 10 °C, Topt de 30 a 34 °C, y Tcrt de 40 a 44 °C. La germinación toma de 50 a 150 °Cd, la iniciación y aparición de hojas sucesivas 25 y 40 °Cd, respectivamente, la iniciación floral masculina de 300 a 400 °Cd, la iniciación del jilote superior de 400 a 500 °Cd y la floración de 500 a 700 °Cd para maíces precoces y de 900 a 1100 °Cd para los tardíos. Después de 4-5 días en una fase de arresto, el jilote produce cerca de 50 óvulos por día por 12-14 días para producir de 500 a 600 óvulos por mazorca. Unos 4-5 días antes de la floración, los óvulos entran en una fase de rápido crecimiento que culmina con la emisión de los estigmas para la fertilización. Si el jilote no logra alcanzar un peso mínimo de 1 g/pl se retrasa la emisión de los estigmas reduciendo el rendimiento 10% por cada día de retraso. Después de la floración y la fertilización de los estigmas, la planta entra a la fase de llenado de grano. Después de 10-12 días de arresto, el grano pasa a una fase lineal de crecimiento de peso, con tasas de hasta 6 a 7 mg/día de llenado. La humedad del grano es un excelente indicador del desarrollo fenológico del grano durante esta fase. La madurez fisiológica se alcanza cuando se forma una capa negra indicando la abscisión del grano y su máximo peso seco. Las fases fenológicas se discuten en luz de la elaboración del rendimiento del maíz.

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los cultivos de mayor variabilidad genética y adaptabilidad ambiental, sembrándose en latitudes desde 55 °N a 40 °S y del nivel del mar hasta 3800 m de altitud. Existen cultivares de menos de 1 m de altura, 8-9 hojas y una madurez de 60 días, y otros con más de 5

m de altura, 40-42 hojas y una madurez de 340 días (Fischer y Palmer, 1984). Mesoamérica es considerada su centro de origen, donde se cultiva desde las épocas pre-colombinas. Hay más de 250 razas clasificadas y el Banco de Germoplasma de CIMMYT cuenta con más de 10 mil entradas.

Descripción Botánica

El maíz es una monocotiledona perteneciente a la familia Gramínea, Tribu Maydae, con dos genera: *Zea* (2n=20) y *Tripsacum* (2n=36). El género *Zea* tiene además de *Z. mays* (maíz) 4 otras especies conocidas vulgarmente como teosinte (*Z. mexicana*, *Z. luxurians*, *Z. diploperennis* y *Z. perennis*) (Fischer and Palmer, 1984). Es una gramínea anual, robusta, de 1-4 m de altura, determinada; normalmente con un solo tallo dominante pero puede producir hijos fértiles; hojas alternas en ambos lados del tallo, pubescentes en parte superior y glabras en parte inferior; monoica con flores masculinas en espiga superior y flores femeninas en jilotes laterales; protándrica con la floración masculina ocurriendo normalmente 1-2 días antes que la femenina; polinización libre y cruzada con exceso de producción de polen: 25 a 30 mil granos por óvulo; granos en hileras encrustados en el olote; mazorca en su totalidad cubierta por hojas; grano cariopsis; metabolismo fotosintético C₄ (Kiesselbach, 1949; Purseglove, 1972; Fischer and Palmer, 1984).

El Grano de Maíz

El grano de maíz es una fruta completa (cariopsis) con una semilla. La semilla, que consiste fundamentalmente en el embrión y el endosperma, se encuentra incrustada en el pericarpio, que es parte del ovario. En promedio, el pericarpio ocupa 5.5%, el endosperma 82%, el embrión 11.5%, y el pedicel solamente 1% del total, respectivamente. El grano contiene alrededor de 1.5-1.6% de N, 0.3% de P, 0.35% de K, 0.03% de Ca, 0.12% de S, 0.17% de Mg, correspondiente con 75% de carbohidratos, 10% de proteína, 5% de lípidos y 10% de agua (Kiesselbach, 1949; Pursegolve, 1972; Arnon, 1974). En términos de los costos de biosíntesis, la planta produce 0.78 g de grano de maíz con 1 g de glucosa (valor de producción) (Fischer and Palmer, 1984).

¹Este documento está basado en el documento de capacitación 'La Fenología y Fisiología de Maíz' por J. Bolaños, material usado para fines exclusivos de capacitación en cursos de CIMMYT y/o PRM.

²Agrónomo Regional para Centro América y el Caribe, CIMMYT, Guatemala. ³Líder en Fisiología-Agronomía de Maíz, CIMMYT, México.

La aleurona es la capa exterior del endosperma y contiene las enzimas y metabolitos para iniciar la germinación. El endosperma (3n) consiste de células llenas de almidón que sirven como fuente alimenticia durante la germinación. El embrión (2n) contiene un eje central terminando en ambos extremos con el plúmulo y la radícula como los meristemos primarios del tallo y de la raíz. Aún dentro del embrión, el plúmulo contiene ya 5-6 internodos con hojas formadas. La primera hoja (escutelo) nunca funciona como follaje pero lo hace como reserva de aceite (35-40%). La segunda hoja (coleóptilo) protege al plúmulo durante la germinación. La elongación rápida del primer internodo (escutelo-coleóptilo) es responsable por la emergencia durante la germinación (Kiesselbach, 1949).

LA FENOLOGIA DEL MAIZ Y LA ELABORACION DEL RENDIMIENTO

Para cualquier cultivo, el entendimiento de los eventos fenológicos es importante porque establece el marco temporal donde se forma el rendimiento y sus componentes. El maíz es una planta anual y determinada, con los puntos cardinales de la germinación, la iniciación floral, la floración y la madurez fisiológica; delineando respectivamente las fases vegetativa, reproductiva y de llenado de grano. La duración de cada una de estas fases depende del genotipo, del fotoperíodo y de la temperatura (Fischer

and Palmer, 1984; Edmeades et al., 1992a). Es importante entender como a lo largo del ciclo del cultivo se elaboran sucesiva y sincrónicamente los diferentes componentes de rendimiento (Bolaños y Barreto, 1991). Los Cuadros 2 y 3 al final del trabajo resumen los aspectos fisiológicos y agronómicos más importantes de los estadios fenológicos del maíz (Ritchie and Hanway, 1984; Edmeades et al., 1992a).

La Figura 1 presenta una esquematización del desarrollo fenológico de la población Tuxpeño en un ambiente tropical representativo de Centro América, con una temperatura promedio de 23 a 25 °C. En este clima, la población Tuxpeño cesa la iniciación de hojas y el meristemo apical se convierte en la inflorescencia masculina (espiga) a los 28 días después de siembra (dds). Aquí pasa de la fase vegetativa a la fase reproductiva. La inflorescencia femenina superior (jilote) se forma a los 38 dds, aproximadamente 10-11 días después de la iniciación de la espiga. La antesis y la emisión de los estigmas ocurre cerca de los 55-60 dds y la madurez fisiológica a los 110-115 dds. Este cultivar produce 22 hojas, más de 600 óvulos por mazorca a la floración, pero sólo se cosechan 450 granos con un peso de 400 mg por grano. La variedad necesita 350 °Cd (grados C x día, unidades de tiempo termal) para la iniciación de la espiga, 950 °Cd para la floración y 1650 °Cd a la madurez fisiológica (Fischer and Palmer, 1984; Bolaños and Edmeades, 1993a,b; Edmeades et al., 1992a, 1993).

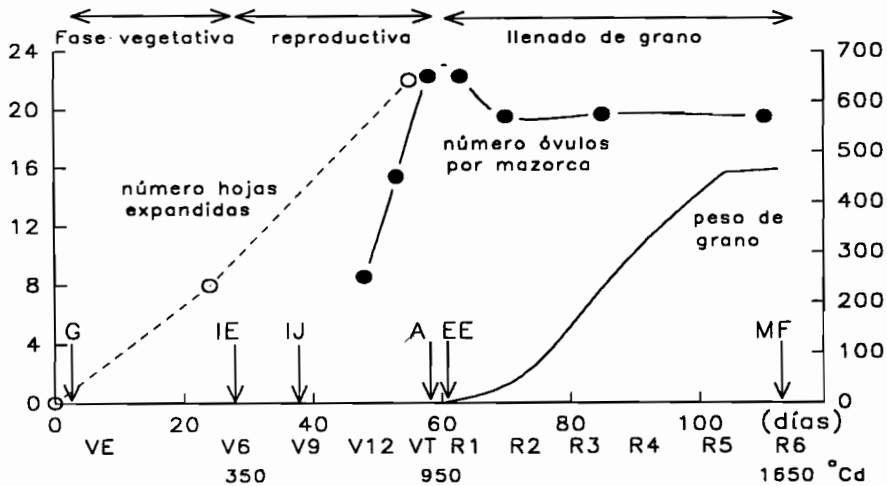


Figura 1. Descripción esquemática de la fenología del maíz tropical (115 d a madurez fisiológica a 23-25 °C). G, IE, IJ, A, EE y MF se refieren a germinación, iniciación de la espiga, iniciación del jilote superior, antesis, emisión de los estigmas y madurez fisiológica, respectivamente. VE, V6,...R1-R6, se refieren a los estadios fenológicos de Ritchie y Hanway (1984) y °Cd al tiempo termal para IE, A y MF. La gráfica está basada en Fischer y Palmer (1984).

En la fase vegetativa la semilla germina y se establecen las plántulas, se expande el follaje y se forma la capacidad fotosintética del cultivo, la cual controla la producción de biomasa. La biomasa total producida por el cultivo normalmente está altamente correlacionada con el tamaño final de la mazorca ya que ésta ocupa cerca del 40% del peso total (Bolaños y Barreto, 1991). La fase reproductiva determina la formación de la mazorca y por tanto el número de mazorcas por planta (MZ/PL) y el número de granos por mazorca (NG/MZ), o sea, la fracción cosechable de la biomasa. La fase del llenado de grano comienza después de la polinización y determina el peso final del grano y de la mazorca. El peso de grano está correlacionado con la duración y la cantidad de radiación interceptada durante esta fase, y es afectada por estreses hídricos y nutricionales (Fischer and Palmer, 1984).

REPUESTA A FOTOPERIODO

El maíz es una planta determinada cuantitativa de días cortos (Fischer and Palmer, 1984; Edmeades et al., 1992a). Esto significa que el progreso hacia la floración se retrasa progresivamente a medida que el fotoperíodo excede un valor crítico mínimo. La Figura 2 esquematiza la respuesta a fotoperíodo para una variedad sensitiva de maíz. Para la población Tuxpeño el fotoperíodo crítico es de 13.5 h (Fischer and Palmer, 1984), y para la mayoría del germoplasma de maíz es entre 11 y 14 h (Edmeades et al., 1992a).

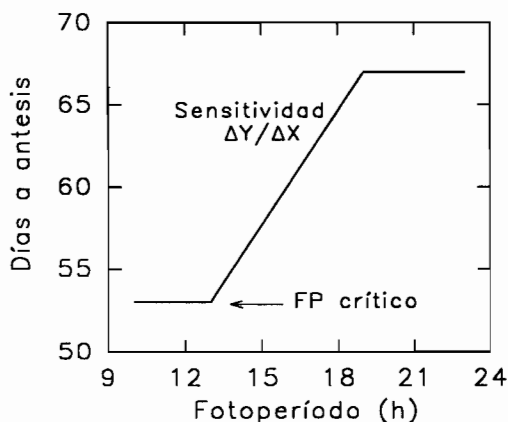


Figura 2. Respuesta esquematizada de la floración (días a antesis) al fotoperíodo en maíz. La gráfica presenta una variedad sensitiva al fotoperíodo. El fotoperíodo crítico está representado por FP crítico, y la sensibilidad a fotoperíodo como la pendiente de la curva. Gráfica tomada de Edmeades et al., 1992a.

El fotoperíodo es efectivo en retardar la iniciación floral solamente durante el periodo inductivo, estimado como 4 días antes que la iniciación de la espiga (IE) (Edmeades et al., 1992a). En el trópico (comprendido entre 0-30° latitud), el fotoperíodo varía de un mínimo y máximo de 11.6 y 14.4 horas a través del año (Gates, 1980). En estos ambientes tropicales el efecto del fotoperíodo en la fenología del maíz no es muy importante.

Existe amplia diversidad en la sensibilidad a fotoperíodo, esta puede variar desde insensitivo (no hay retraso con fotoperíodos largos) hasta muy sensitivos (hay un retraso de 2 a 3 días a la iniciación de la espiga por cada hora extra de fotoperíodo en exceso del valor crítico) (Edmeades et al., 1992a,b).

Los materiales templados tienen poca sensibilidad a fotoperíodo. Para maíces tropicales, la sensibilidad a fotoperíodo sigue el siguiente orden de mayor a menor sensibilidad: maíz tropical > maíz subtropical > maíz de altura > maíz templado (Edmeades et al., 1992b). La mayoría de los materiales tropicales tienen mucha sensibilidad al fotoperíodo. Edmeades et al. (1992b) encontraron por cada hora adicional de fotoperíodo de 2 a 10 días (equivalente a 29-149 °Cd) de retraso en la iniciación de la espiga, de 1.5 a 3.6 hojas adicionales, y de 3 a 13 días (equivalente a 42-218 °Cd) de retraso en la floración masculina en 48 cultivares de maíz evaluados, concluyéndose que la respuesta a fotoperíodo en retardar la iniciación de la espiga, los días a floración y aumentar el número de hojas están altamente correlacionados. Debido a las dificultades en medir la iniciación floral (disecciones), estos datos sugieren que se puede evaluar la respuesta a fotoperíodo midiendo solamente los días a antesis o el número final de hojas (Edmeades et al., 1992a,b).

TIEMPO TERMAL Y FENOLOGIA

Dentro de cada fotoperíodo, el avance a cada evento fenológico es una función lineal de la acumulación de unidades de calor (UC) o tiempo termal (TT). Un concepto importante en la fenología es distinguir entre el tiempo requerido para la ocurrencia del evento (ej., 60 días a la floración) y la velocidad de progreso fenológico, o sea, la velocidad con la que organismo se acerca a la ocurrencia del evento. Esta velocidad del progreso fenológico está relacionada con el inverso del tiempo (1/tiempo) (Roberts and Summerfield, 1987; Edmeades et al., 1992a,b).

La tasa de progreso fenológico depende de temperaturas cardinales específicas para cada cultivo. La Figura 3 esquematiza la dependencia del progreso fenológico sobre la temperatura para maíz tropical y maíz de altura. En la temperatura considerada base (Tbase) hay un completo arresto metabólico y la tasa de progreso fenológica es 0 (el tiempo para que ocurra el evento es infinito). En la temperatura óptima (Topt) el desarrollo fenológico es máximo, y tiene un valor relativo de 1. En la temperatura crítica (Tcrt) la tasa de progreso decrece nuevamente a 0 por efectos negativos del excesivo calor. Las temperaturas cardinales de los eventos fenológicos se calculan usando datos experimentales y haciendo una gráfica entre el inverso del tiempo (1/días a iniciación de la espiga, o 1/días a floración) versus la temperatura promedio usada en el ensayo. Los interceptos con 1/t=0 producen Tbase y Tcrt, respectivamente (Roberts and Summerfield, 1987; Edmeades et al., 1992a,b).

El rango de las temperaturas cardinales reportadas en maíz a través de muchos experimentos es: de 6 a 10 °C para Tbase, de 30 a 34 °C para Topt y de 40 a 44 °C para Tcrt (Edmeades et al., 1992a). El modelo CERES de simulación del crecimiento del maíz usa respectivamente 8, 34 y 44 °C para Tbase, Topt y Tcrt (Jones y Kiniry, 1986). En contraste, el maíz de altura parece tener Tbase de 7 °C, Topt de 21 a 25 °C, y Tcrt de 35 °C (CIMMYT, sin publicar).

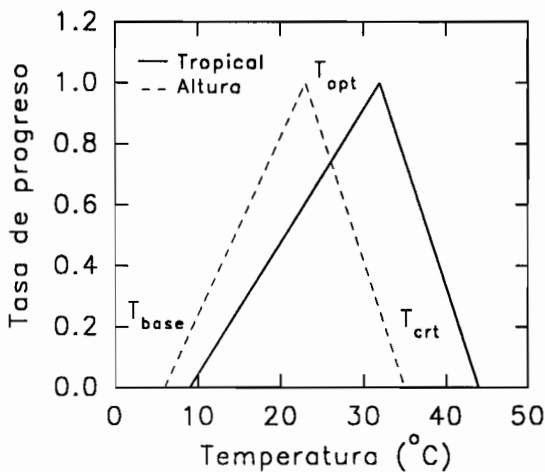


Figura 3. Temperaturas cardinales para maíz tropical y maíz de altura. Basado en Edmeades et al., 1992b.

El tiempo termal (TT) se calcula como la suma acumulativa de los grados °C diariamente por arriba de Tbase y por debajo de Topt y tiene unidades de °C

(temperatura) x día (tiempo) (°Cd). Si la temperatura excede Topt, entonces se le resta el excedente al TT para el cálculo. El TT se calcula de la siguiente forma:

$$TT = \sum (T_{avg} - T_{base}) \text{ cuando } T_{opt} > T_{avg} > T_{base}$$

$$TT = \sum (T_{avg} - T_{opt}) - T_{base} \text{ cuando } T_{opt} < T_{avg} < T_{crt}$$

Tavg normalmente es el promedio entre Tmax y Tmin calculado diariamente. El Cuadro 1 presenta un ejemplo de el cálculo de TT (grados C x día) para unos datos arbitrarios de Tavg.

Cuadro 1. Ejemplo para calcular el tiempo termal (TT) diario y acumulativo con datos de temperatura promedio (Tavg) usando temperaturas cardinales de Tbase=10, Topt=30 y Tcrt=45.

Día	Tavg	Accum diaria	Accum total
1	15	5	5
2	18	8	13
3	20	10	23
4	25	15	38
5	27	17	55
6	30	20	75
7	31	19	94
8	32	18	112
9	29	19	131
...

El tiempo termal (TT) para distintos eventos fenológicos del maíz ha sido evaluado en muchos cultivares bajo distintos ambientes, pero aún existen muy pocos datos sobre maíces tropicales (Edmeades et al., 1992a). Materiales precoces requieren menos TT para alcanzar los eventos fenológicos (iniciación floral, floración, madurez fisiológica) que materiales más tardíos. Edmeades et al. (1992a) resumieron los TT para distintos eventos fenológicos (sin efecto de fotoperíodo). La germinación y emergencia toma de 50 a 150 °Cd; la iniciación de cada hoja sucesiva ocurre de 21 a 24 °Cd; la aparición de la punta visible de la hoja (desde el cogollo) toma de 36 a 44 °Cd; y la floración toma de 500 a 700 °Cd para maíces precoces, de 700 a 900 °Cd para intermedios, y de 900 a 1100 °Cd para tardíos. La duración del llenado de grano puede tomar de 500 a 1100 °Cd (Derieux et al., 1983; Edmeades et al., 1992b; Ellis et al., 1992; Chapman and Edmeades, 1992). En estudios con maíces tropicales de CIMMYT de amplio uso en la región de Centro America, Chapman (1993) reporta tiempos termales de la siembra a la floración

femenina de 1000 a 1100 °Cd para las poblaciones consideradas precoces (Pob. 30, 31 y 49) y de 1200 a 1300 °Cd para poblaciones consideradas intermedias o tardías (Pob. 21, 22, 27, 28, 36 y 43).

Mientras más frío es el ambiente, tomará mayor tiempo alcanzar el mismo TT. Por ejemplo, una variedad que requiera 900 °Cd para llegar a la floración tomará 45 días en un ambiente de 30 °C (acumulando 20 °C por día necesita 45 días para acumular las 900 °Cd), pero en un ambiente de 20 °C, esta variedad necesitará 90 días para llegar a la floración (acumulando 10 °C por día necesita 90 días para acumular las 900 °Cd).

La dependencia de la fenología sobre la temperatura implica claramente que en los trópicos el rendimiento está limitado por el poco tiempo para interceptar radiación dictado por las temperaturas cálidas que aceleran la fenología del cultivo. Hay poca unidad de luz por tiempo termal (Fischer y Palmer, 1984). Por ejemplo, un cultivar de maíz que necesite 1500 °Cd para la madurez, tomará 150 días a la cosecha en un ambiente de 20 °C, pero sólo 75 días en uno de 30 °C. Esto significa que el cultivo en un ambiente cálido tendrá disponible menor radiación debido a la mayor velocidad de desarrollo fenológico. En algunas situaciones, la temperatura aumenta a fines del ciclo, acelerando la fase de llenado de grano y la senescencia de hojas, limitando severamente el rendimiento. La alta productividad del maíz en climas frescos se explica por el lento desarrollo fenológico y la capacidad de interceptar radiación por mayor tiempo.

INICIACION, EXPANSION, AREA Y SENESCENCIA DEL FOLLAJE

Iniciación y Expansión de las Hojas

El número de hojas (NH) se pueden contar después de la floración al final (NHF o NH Final), o cuando tienen la punta visible mirando desde arriba (NHV o NH Visibles), o cuando ya están totalmente expandidas con el collar visible (NHM o NH Maduras). Existe una relación entre NHV y NHM, aunque después de la floración ambos son iguales al número final NFH. Hay una estrecha relación entre el número de hojas totalmente expandidas (NHM) (con el collar visible, base del método de Hanway y Ritchie, 1984) y el tiempo termal (Muchow and Carberry, 1989; Chapman y Edmeades, 1992). El intervalo en días para la iniciación de hojas sucesivas

se ha definido como el plastocrón. En promedio, se necesitan 25 °Cd para iniciar cada hoja sucesiva en maíz (Edmeades et al., 1992a). En un ambiente de temperatura promedio de 25 °C (15 unidades de calor por día), cada hoja sucesiva se inicia cada 1.7 días.

La semilla trae 5-6 hojas iniciadas antes de la germinación. Entonces, si el número final de hojas de cierto genotipo de maíz es 22 (NHF=22), entonces, se puede calcular los días a iniciación de la espiga. La planta deberá iniciar 17 hojas (22-5) y cada una toma 1.7 días, por lo que la iniciación de la espiga ocurrirá ($17 \times 1.7 = 28$) a los 28 dds. O sea, un cultivar con 22 hojas totales a una temperatura promedio de 25 °C tomará 28 días para iniciar la espiga y pasar a la fase reproductiva. Genotipos tardíos inician un número mayor de hojas que precoces y fotoperíodos largos al retardar la iniciación de la espiga producen un mayor número de hojas.

El phylocrón se ha definido como el intervalo para la aparición de hojas visibles, o sea, desde la iniciación hasta la aparición de la punta visible (NHV). En promedio esto toma 40 °Cd por hoja, y a una temperatura promedio de 25 °C esto significa que la aparición de la hoja ocurre cada 2.7 días (Edmeades et al., 1992a).

Desarrollo y Duración del Area Foliar

El área foliar de cada hoja sucesiva crece hasta alcanzar un máximo y luego decrece, semejante a una parábola (Wolfe et al., 1988; Muchow and Carberry, 1989; Chapman y Edmeades, 1992). Estrés ambientales reducen el área de cada hoja y el área total por planta, pero no afectan la forma de parábola del área de cada hoja en la planta (Wolfe et al., 1988). En base a la relación entre el número de la hoja, el número final de hojas, y el área máxima, se han desarrollado relaciones empíricas de regresión para calcular el número de la hoja más grande, el área de cualquier hoja (número n), y el área de la hoja más grande (Muchow and Carberry, 1989; Chapman and Edmeades, 1992). Típicamente la hoja de la mazorca es muy cercana a la hoja más grande. El área foliar de hojas verdes por planta (m^2 follaje por planta) multiplicado por la densidad de siembra (plantas por m^2 de suelo) produce el índice foliar (*leaf area index*) (solamente se usa el área foliar de un lado de las hojas en el cálculo del índice foliar).

La fracción del área foliar muerta (no-verde) o de senescencia se incrementa con la acumulación de TT, pero especialmente después de la floración. El estrés

aumenta drásticamente la senescencia de las hojas (Wolfe et al., 1988). La duración del área foliar depende del genotipo y del fotoperíodo, la temperatura y las condiciones del cultivo. Existe una relación muy fuerte entre la productividad y la duración del área verde, obvio porque las plantas producen materia seca a través de la fotosíntesis y la captura de radiación por las hojas verdes. El incremento en la duración del área verde ha sido una de las avenidas más importantes en la mejoría del germoplasma a través del mejoramiento (Fischer y Palmer, 1984).

LA FASE REPRODUCTIVA

En la fase reproductiva se elaboran el órgano de interés desde el punto de vista de la cosecha: la mazorca y/o los granos. El maíz es único dentro de los cereales debido a su inflorescencia ya que es una planta monoica: produce las flores masculinas y femeninas en distintos órganos de la misma planta. Las flores masculinas se encuentran en la inflorescencia terminal (espiga) y las flores femeninas en las axilas laterales (jilotes). Esto significa que hay tanto una separación espacial (el polen tiene que viajar más de 1 metro de distancia para fecundar los estigmas) y temporal (1-2 días entre la antesis y la emisión de los estigmas) en la floración. Esta separación tanto espacial como temporal entre la floración masculina y femenina hace que la fertilización y la producción de granos sea una fase extremadamente sensitiva en el maíz a los estreses ambientales (Bolaños y Barreto, 1991; Bolaños y Edmeades, 1993a,b).

Iniciación de los Organos Florales

Según el fotoperíodo y temperatura, el meristemo terminal deja de iniciar hojas y se convierte en un inicial floral masculino. Para Tuxpeño, la iniciación de la espiga (IE) ocurre a los 28 dds en un ambiente tropical de 25 °C. La primera indicación es la elongación del domo meristemático y cuando excede 1 mm de largo la espiga se considera iniciada (Siemer et al., 1969). La espiga crece exponencialmente hasta la antesis, cuando alcanza su peso máximo. Este puede llegar a ser el 10% de la materia seca total de la planta a la floración (Bolaños and Edmeades, 1992b). Se estima que cada espiga puede producir más de 20 millones de granos de polen (más de 30 mil por cada estigma a fertilizar) (Kiesselbach, 1949; Fischer and Palmer, 1984).

Cerca a los 38 dds, el Tuxpeño comienza a desarrollar meristemas laterales en las axilas de las hojas en sucesión basipetal (de abajo hacia arriba). Estos se convierten en iniciales de la flor femenina (jilote) en sucesión acropetal (de arriba hacia abajo). Generalmente se inician meristemas en todas las hojas excepto las últimas 6 a 8 hojas debajo de la espiga. Casi todos estos serán abortados durante el desarrollo, quedando solamente los 1-2 superiores. Los meristemas laterales en hojas inferiores pueden desarrollarse en hijos fértiles o infértiles. La producción de florcillas cesa en los jilotes inferiores primero que en los superiores, por lo que normalmente el jilote superior tiene la mayor cantidad de florcillas.

Después de su iniciación, el jilote pasa por 3 fases de desarrollo. La Figura 4(a,b) muestra datos de Tuxpeño Sequía C₀ y C₈: a) una fase inicial de arresto de 4-5 días después de la iniciación del jilote, b) una fase lineal de rápida de producción de florcillas o óvulos (cerca de 50 florcillas por día) que dura entre 12-14 días para producir un total de 600-700 óvulos por jilote, y c) una fase de crecimiento de los óvulos-estigmas, después que ha terminado la fase de producción de florcillas (Edmeades et al., 1993).

La tasa de crecimiento del jilote es casi nula hasta los 20 días después de la iniciación, coincidente con la fase de iniciación de óvulos. Las florcillas femeninas (óvulos) solamente comienzan a acumular peso seco rápidamente hasta después de finalizada la fase lineal de producción de florcillas potenciales (fase b), durante la fase de crecimiento (fase c) (Figura 4b). En el desarrollo del jilote, el número de hileras se forma inmediatamente, pero no el número de granos por hilera, que depende de la duración de la fase de producción lineal de óvulos (fase b). Normalmente existe una buena correlación entre el número final de óvulos y la duración del desarrollo del jilote (Derieux et al., 1985).

La Floración y el Intervalo entre la Antesis y la Emisión de los Estigmas (IEAEE)

La floración en maíz se reconoce por el derramamiento de polen de las anteras de la espiga (antesis) y la emisión de los estigmas del jilote. La antesis normalmente ocurre 1-2 días antes que la emisión de los estigmas, pero con estrés la emisión de los estigmas se retrasa.

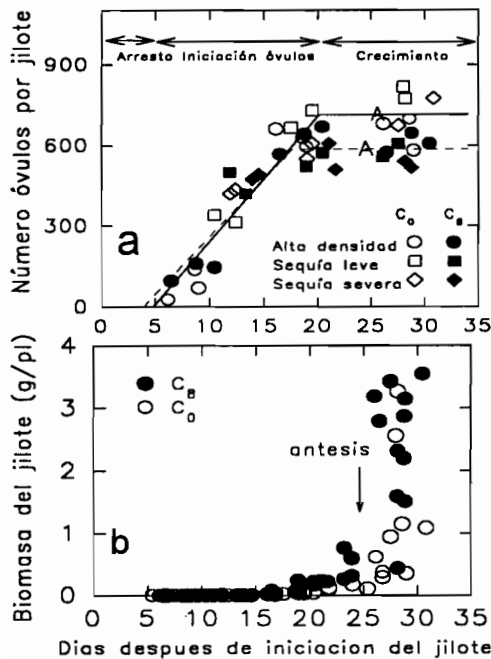


Figura 4. Dinámica del (a) número de óvulos y (b) el peso seco del jilote en función del tiempo después de la iniciación del jilote para Tuxpeño Sequía C₀ y C₈ promediados a través de tratamientos de estrés. Gráfica tomada de Edmeades et al., 1993.

En base a los datos obtenidos con Tuxpeño, Bolaños y Edmeades (1993b) han propuesto que si el jilote no logra alcanzar un peso seco de 1 g por planta (cerca de 0.8 mg por florquilla por jilote) para la antesis, la viabilidad de la mazorca y el número de granos se ve altamente reducida. El número de plantas sin mazorca y el intervalo entre la antesis y la emisión de estigmas (IEAEE) aumenta drásticamente cuando el peso seco del jilote es inferior a 1 g/pl. Si hay estrés o competencia durante esta fase, la acumulación de materia seca por el jilote en desarrollo se ve reducida. Bolaños y Edmeades (1993b) han desarrollado la teoría que por cada día que se retrasa la emisión de los estigmas en referencia a la antesis, el rendimiento se reduce en aproximadamente 10% por día, reduciendo el número de granos por planta, el número de mazorcas y el índice de cosecha.

FASE DE LLENADO DE GRANO

Después de la fertilización, el grano entra a la fase del llenado en tres fases: a) fase de arresto (lag phase) que puede durar de 12-20 d, b) fase lineal de acumulación de materia seca con tiempo, y c) fase de

acumulación lenta terminando en la capa negra y madurez fisiológica. Tuxpeño necesita 700 °Cd desde la fertilización hasta la madurez fisiológica, usando solamente 460 °Cd para la fase lineal del llenado (Fischer y Palmer, 1984). O sea, solamente el 27% del tiempo termal del Tuxpeño se usa para llenar el grano. La tasa promedio de acumulación de peso por el grano (pendiente de fase lineal) es cerca de 6.5 mg por óvulo por día. La fase final puede ser de 7-14 días (Fischer y Palmer, 1984). En esta fase, la humedad de grano es un excelente indicador del estadio fenológico (Brooking, 1990). La madurez fisiológica se alcanza cuando el grano se acerca a los 35-32% de humedad (Ritchie y Hanway, 1984; Brooking, 1990).

CONCLUSIONES

Los Cuadros 2 y 3 presentan un resumen de los eventos fenológicos más importantes del maíz, los eventos fisiológicos asociados y el manejo agronómico relevante en ese estadio de desarrollo. En resumen:

1. El maíz es una planta cuantitativa de días cortos, fotoperíodos largos retardando el progreso de los eventos fenológicos en germoplasma sensitivo. Dentro de cada fotoperíodo, el avance de los eventos fenológicos depende de la acumulación de tiempo termal. Para maíz, las temperaturas cardinales son: Tbase=8 a 10, Topt=30 a 32, Tcrt=40 a 45 °C.
2. El maíz es único en los cereales por poseer una separación temporal y espacial en la flor masculina y femenina. Esto provee una base fisiológica para explicar la sensibilidad del rendimiento a los estreses ambientales durante el desarrollo floral. Después de la iniciación del jilote, este pasa por tres fases de desarrollo. El número de óvulos se determina en esta fase. Si el jilote no alcanza un peso crítico de 1 g/pl, la emisión de los estigmas se retrasa, y el rendimiento se reduce en aproximadamente 10% por cada día de retraso.
3. La fase de llenado de grano determina el peso final del grano. La tasa diaria de acumulación puede alcanzar 5-6 mg por grano. El potencial de rendimiento depende en parte de las duraciones fenológicas de las distintas fases de desarrollo de la planta de maíz. Estas bases fenológicas proveen el marco temporal para la elaboración del rendimiento y sus componentes.

Cuadro 5. Eventos cardinales en la fenología del maíz, rango en tiempo termal para su ocurrencia, y comentarios críticos. Basado en Edmeades et al., 1992a.

Evento	Tiempo Termal (°Cd)	Comentarios
Siembra		Inicio de la germinación. Requiere humedad y temperatura adecuada.
Emergencia	50-150	Emergencia del coleóptilo arriba de la superficie del suelo.
Iniciación de hojas	20-24	Semilla trae 5-6 hojas iniciadas. Plastocrón es el intervalo de iniciación de hojas sucesivas. Transición de estado fotoinsensible a uno fotosensible (inductivo), ocurre 4 días antes que IE.
Iniciación de la espiga	300-400	Ocurre cuando la iniciación de hojas ha terminado y marca el comienzo de la fase reproductiva. Se retrasa si el fotoperíodo en fase inductiva excede el valor crítico. Ocorre aproximadamente al 40% del tiempo entre emergencia y emisión de los estigmas.
Iniciación de los jilotes	400-500	Meristemos laterales se inician en sucesión acropetal y se convierten en jilotes en sucesión basipetal en las axilas de las hojas excepto las 6-8 hojas superiores. Meristemos inferiores pueden convertirse en hijos.
Emergencia de hojas	34-44	Después de la iniciación, las hojas crecen hasta que la punta se encuentra visible, y luego hasta que está totalmente expandida: los aurículos y la ligula (el collar) se encuentran visibles.
Emergencia de la espiga		La aparición de la espiga. Ocorre 40 a 80 °Cd después de la expansión de la última hoja (hoja bandera).
Antesis	500-1100	Cuando las primeras anteras derramando polen se encuentran visibles.
Emisión de estigmas	500-1100	Cuando los primeros estigmas se encuentran visibles. Normalmente ocurre 1-2 días después de la antesis.
Fase lineal de llenado grano		12-20 días después de la polinización, el llenado de grano comienza la fase lineal de crecimiento. Grano puede acumular 6-7 mg/día durante fase lineal.
Grado de lechosidad del grano		Monitoreado con la desaparición de la línea lechosa. Durante esta fase el contenido de humedad del grano es un indicador del desarrollo fenológico.
Madurez fisiológica	1000-2000	Ocurre cuando cesa el aumento de peso de grano y coincide con la formación de una capa negra en la región placentar del grano, 1-2 d después de la desaparición de la línea lechosa, y con humedad cerca de 35-33%. La senescencia de las hojas de la mazorca sirven de indicadores visuales.

Cuadro 6. Descripción de los estadios de desarrollo fenológico del maíz según Ritchie y Hanway (1984).

Estadio	Descripción	Eventos fisiológicos	Manejo agronómico
VE	Coleóptilo emerge de la superficie del suelo	Meristemo apical debajo de la superficie del suelo. El crecimiento de las raíces seminales decrece y comienza el desarrollo de raíces nodales en nodos inferiores.	Preparación suelo para garantizar buena emergencia con humedad y temperatura adecuadas. Plántula muy sensible al microambiente. Absorción nutrientes ocurre sólo con raíces seminales.
V3	Visible el cuello de la hoja 3	Meristemo apical aún debajo de la superficie del suelo. El crecimiento de las raíces seminales cesa, y se acentúa el de raíces nodales. Se inician hojas cada 1.5 días (25 °Cd). Planta aún inductiva al fotoperíodo	Temperatura superficial crítica p/ plántula. Daño al follaje no afecta al meristemo apical ya que aún está bajo suelo. El buen establecimiento de las plántulas es vital p/ control malezas y obtención de la densidad deseada
V6	Visible el cuello de la hoja 6	Meristemo apical arriba de la superficie del suelo. Transición de la fase vegetativa a la fase reproductiva. Meristemo se convierte en flor masculina. Ya casi todas las hojas ya se encuentran iniciadas, pero aún no visibles. Tallo comienza fase de rápida elongación. Raíces nodales en nodos inferiores. Degeneración y pérdida de las 2 hojas inferiores	Termina fase inicial de lenta acumulación de biomasa. Comienza fase acelerada de crecimiento del cultivo con expansión del follaje, captura de radiación y absorción de nutrientes. Cultivo solo intercepta cerca del 40% de radiación disponible. Raíces nodales exploran volumen extenso de suelo. Aporque y fertilización adicional de N.
V9	Visible el cuello de la hoja 9	Flor masculina en rápido crecimiento. Iniciación en orden acropetal de meristemos laterales en axilas de hojas inferiores y conversión de meristemos laterales en jilotes en orden basipetal. Rápido crecimiento del cultivo, expansión del follaje y captura de un cada vez más alto porcentaje de la radiación disponible. Desarrollo de raíces nodales en nodos adicionales.	Tasa de crecimiento del cultivo aún mayor debido a mayor intercepción de radiación (60%). Expansión rápida del follaje y absorción de nutrientes. Iniciación de óvulos en jilotes (número por hilera). Aporque y fertilización adicional.
V12 a V15	Visible el cuello de las hojas 12 a 15	Jilotes en fase de iniciación de óvulos. Espiga en rápido crecimiento y en competencia por recursos con los jilotes. Follaje y cultivo en rápida expansión. Captura casi total de radiación disponible. Jilotes inferiores abortan.	El follaje captura casi toda la radiación y la acumulación de biomasa entra a la fase lineal. Estrés ambientales reducen el número de óvulos y mazorcas por planta. Potencial de rendimiento relacionado a la duración de fases fenológicas del jilote. Alta demanda de nutrientes y humedad por cultivo.
V18 a V22	Visible el cuello de las hojas 18 a 22	Espiga a punto de emergencia. Fase rápida de crecimiento de óvulos en jilotes iniciados. Expansión follaje casi cesa y la cobertura del suelo es casi completa. Raíces nodales crecen en nodos arriba de la superficie del suelo.	Fase de desarrollo del jilote muy sensible a estrés ambientales. Altos requerimientos de nutrientes y humedad. El estrés afecta más a la floración femenina, retardando la emisión de los estigmas y reduciendo el rendimiento.

Cuadro 6 (cont). Descripción de los estadios de desarrollo fenológico del maíz según Ritchie y Hanway (1984).

Estadio	Descripción	Eventos fisiológicos	Manejo agronómico
VT	Visible la última rama de la espiga, pero aún los estigmas no han emergido	Espiga totalmente expuesta. Derramamiento de polen por 1-2 semanas. Altura final y número final de hojas establecido.	El rendimiento es muy susceptible al estrés ambiental. Ovulos en estado rápido de crecimiento. Follaje intercepta 90% de la radiación. Tasa máxima de crecimiento del cultivo.
R1	Emisión de los estigmas	Estigmas emergen para ser polinizados. El grano de polen toma 24 h para fertilizar óvulo.	El número de óvulos fertilizados por jilote se determina. Estrés causa polinización pobre y bajo número de granos por planta. Absorción de K cesa después de R1.
R2	Etapa de ampolla. (10-12 d después de fertilización)	El endosperma está lleno de líquido claro y el grano parece una ampolla. Se puede observar el embrión. Este tiene los meristemas apicales y la primera hoja formada. Estigmas se oscurecen y degeneran. Comienza fase lineal de acumulación en grano.	El almidón comienza a acumularse en los granos. Redistribución del N y P hacia el grano ocurre de otras partes de la planta. Senescencia de hojas inferiores. Grano con 85% humedad.
R3	Etapa de leche. (18-22 d después de fertilización)	Líquido claro lechoso en endosperma. Concentración alta de azúcares. El embrión comienza a crecer rápidamente y termina la división celular. Estigmas muertos.	Comienza la fase lineal de llenado de grano con tasa cerca de 5-6 mg por día. Grano con 80% humedad.
R4	Etapa de masa. (24-28 d después de fertilización)	Grano se llena con sustancia blanca pastosa. Embrión tiene 4 hojas y ha crecido mucho de R3. Acumulación de almidón en endosperma. Almidón seco o endurecido se deposita de la corona hacia la base del grano formando la línea de leche. Desarrollo de la línea de leche indicador del estadio fenológico.	Remobilización de nutrientes de la planta hacia los granos. Senescencia rápida de las hojas. Número final de granos determinado. Grano con 70% humedad.
R5	Etapa de dentado. (35-42 d después de fertilización)	La parte superior del grano se llena con almidón seco.	Remobilización de nutrientes de la planta hacia los granos. Senescencia más rápida de las hojas. Grano con 50-60% humedad.
R6	Madurez fisiológica. (55-65 d después de fertilización)	Los granos alcanzan su peso máximo. La línea de almidón seco ha avanzado hasta la base formando la capa negra y esta es visible. La planta se auto-destruye.	Final del cultivo Grano con 30-35% humedad. Pérdida adicional de humedad depende de clima.

Nota: no todas las plantas de un campo llegan al mismo tiempo a un estado. Por esta razón, se dice que el cultivo ha llegado a la etapa Vn o Rn cuando al menos el 50% de las plantas están en esa etapa.

REFERENCIAS

- Aron, I. 1974. Mineral Nutrition of Maize. International Potash Institute, Bern.
- Bolaños, J. y H. Barreto. 1991. Análisis de los componentes de rendimiento de los ensayos regionales de maíz de 1990. pp. 9-27 en: Análisis de los Resultados Experimentales del PRM 1990, vol. 2, CIMMYT, Guatemala.
- Bolaños, J. and G.O. Edmeades. 1993a. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass and radiation utilization. *Field Crops Res.* 31:233-252.
- Bolaños, J. and G.O. Edmeades. 1993b. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Res.* 31:253-272.
- Brooking, I. 1990. Maize ear moisture during grain filling and its relation to physiological maturity and grain drying. *Field Crops Res.* 23:55-68.
- Chapman, S.C. 1993. Uso de modelos de simulación para examinar la variación fenológica del germoplasma de CIMMYT. II. Variación genética. pp. xxx-xy en Síntesis de los Resultados Experimentales del PRM 1992, vol. 4, CIMMYT, Guatemala.
- Chapman, S.C. and G.O. Edmeades. 1992. Leaf area development of diverse maize genotypes. Trabajo presentado en 84ava reunión anual de American Society of Agronomy. ASA Abstracts, p.123.
- Derieux, M., R. Bonhomme, J.B. Duburcq, F. Ruget and P. Vincourt. 1983. Influence du génotype et du lieu sur le nombre d'ovules presents a la floraison chez le mais. *Can J. Plant Sci.* 63:371-375.
- Edmeades, G.O., H.R. Lafitte and S.C. Chapman. 1992a. Predicting the phenology of tropical maize: effects of photoperiod and temperature. CIMMYT, México (Documento borrador).
- Edmeades, G.O., R.H. Ellis and H.R. Lafitte. 1992b. Photothermal responses of tropically-adapted maize. Trabajo presentado en 84ava reunión anual de American Society of Agronomy. ASA Abstracts, p.124.
- Edmeades, G.O., J. Bolaños, M. Hernández y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 33:1029-1035.
- Ellis, R.H., R.J. Summerfield, G.O. Edmeades and E.H. Roberts. 1992. Photoperiod, leaf number, and the interval from tassel initiation to emergence in diverse cultivars of maize. *Crop Sci.* 32:398-403.
- Fischer K.S. and A.F.E Palmer. 1984. Tropical maize. pp 213-248 In: PR Goldsworthy and NM Fischer (Eds) *The Physiology of Tropical Field Crops.* John Wiley and Sons, New York.
- Gates, D. 1980. *Biophysical Ecology,* Springer-Verlag, New York.
- Jones, C.A., and J.R. Kiniry. 1986. *CERES Maize: A simulation model of maize growth and development.* Texas A&M University Press, College Station, TX.
- Kieselbach, T.A. 1949. *The Structure and Reproduction of Corn.* Univ. of Nebraska Press, Lincoln.
- Muchow, R.C. and P.S. Carberry. 1989. Environmental control of phenology and leaf growth in tropically adapted maize. *Field Crops Res.* 20:221-236.
- Purseglove, J.W. 1972.. *Tropical Crops: Monocotyledons.* Longman, London.
- Ritchie, S.W. and J. Hanway. 1984. How a corn plant develops. Special Report No. 48, Iowa State University, Iowa.
- Roberts, E.H. and R.J. Summerfield. 1987. Measurement and prediction of flowering in annual crops. pp.17-50 in JG Alherton (Ed) *Manipulation of Flowering,* Butterworths, London.
- Siemer, E.G., E.R. Leng, and O.T. Denmead. 1969. Timing and correlation of major developmental events in maize (*Zea mays* L.). *Agron J.* 61:14-17.
- Wolfe, D.W., D.W. Henderson, T.C. Hsiao and A. Alvino. 1988. Interactive water and nitrogen effects on leaf senescence in maize. *Agron J.* 80:859-864.