

Ecofisiología del cultivo de maíz dulce (*Zea mays* L. var. *saccharata*)

Montoro, A.; Ruiz, M.

Unidad Integrada Universidad Nacional de San Juan (UNSJ) - Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). EEA INTA San Juan. Argentina.

EEA. INTA San Juan, Ingeniero M. Zalazar y Vidart - Pocito, San Juan, Argentina. CP: 5427.

Recibido: 26/12/2016

Aceptado: 26/09/2017

RESUMEN

Montoro, A., Ruiz, M. 2017. Ecofisiología del cultivo de maíz dulce (*Zea mays* L. var. *saccharata*). Horticultura Argentina 36 (91): 153 - 166.

Los maíces dulces y superdulces cuentan con un gen en homocigosis recesiva, cuya función es retardar o impedir la completa transformación de los azúcares solubles del grano en almidón, siendo esta la principal diferencia con los maíces graníferos. El objetivo de esta revisión es reunir los conceptos básicos relacionados con la ecofisiología de los maíces dulces y superdulces. Se presentan las características botánicas de los maíces en general y las propiedades fisiológicas distintivas de los maíces dulces y

superdulces en comparación con los maíces graníferos. A partir de este punto, se ponen en consideración las principales variables ecofisiológicas que afectan al crecimiento y desarrollo de los maíces dulces y superdulces. Se consideran los factores que afectan a la germinación de las semillas y el desarrollo del cultivo, teniendo en cuenta la densidad de siembra, los requerimientos nutricionales, hídricos y térmicos, con un especial enfoque en el efecto de los mismos sobre la fisiología del cultivo cuando éstos son limitantes.

Palabras claves adicionales: maíces superdulces, germinación, densidad, nutrición, estrés hídrico.

ABSTRACT

Montoro, A., Ruiz, M. 2017. Echophysiology of sweet corn (*Zea mays* L. var. *saccharata*). Horticulture Argentina 36 (91): 153 - 166.

Sweet corn has gene in recessive homozygosis, whose function is to retard or prevent the complete transformation of

soluble sugars from grain to starch, being this the main difference with the grain maize. The objective of this review is to bring together the basic concepts related to ecophysiology of sweet and super sweet corn. Botanical characteristics of maize in general and the distinctive physiological properties of sweet and super sweet corn

compared to corn grain are presented. From this point, and on the review presents the main ecophysiological variables that affect the growth and development of sweet and super sweet corn. Factors affecting germination and crop growth are considered, taking into account the plant density, nutritional, water and thermal

requirements, with an special focus on the effect they have on the crop physiology of the crop when they are limiting.

Additional keywords: super sweet corn, germination, density, nutrition, water stress.

1. Introducción

A nivel mundial, el maíz dulce se consume generalmente industrializado, ya sea como congelado, enlatado o producto de algún procesamiento. Sin embargo, en las zonas productoras es muy común su uso como hortaliza de consumo en fresco, siendo muy importante en la alimentación de agricultores, sus familiares y como producto comercial en mercados locales y regionales (Chávez Ríos, 2006). La principal diferencia del maíz dulce respecto a los otros maíces, es que cuenta con un gen recesivo en homocigosis, cuya función es retardar o impedir la completa transformación de los azúcares del grano en almidón, en esta revisión se detallan las tres mutaciones con mayor difusión. El objeto de este trabajo es construir una revisión de la ecofisiología de los maíces dulces y superdulces, tomando como base bibliográfica libros, artículos y publicaciones de reconocidos autores en revistas nacionales e internacionales.

1.1. *Características botánicas*

El maíz (*Zea mays* $2n=20$, $x=10$) (Paliwal, 2001; Acosta, 2009), es una gramínea anual de crecimiento estival con mecanismo fotosintético C_4 (Pengelly *et al.*, 2011). Es una planta herbácea con raíces primarias fasciculadas y raíces secundarias o adventicias que en algunos casos sobresalen del suelo, ambas tienen como principal función el anclaje de la planta al suelo. El tallo es cilíndrico, fistuloso y articulado, de crecimiento erecto, sin ramificaciones, con aspecto de caña. Las hojas son lanceoladas, largas, alternas, se encuentran abrazadas al tallo por vainas y los extremos de las hojas son afilados y cortantes (Raven *et al.*, 1992).

Desarrolla inflorescencias masculinas y femeninas separadas en un mismo pie, característica de una planta diclino-monoica. La inflorescencia femenina (“mazorca”) se desarrolla a partir de yemas en las axilas de las hojas, mientras que la inflorescencia masculina (“panoja”) se desarrolla a partir del punto de crecimiento ubicado en el ápice de la planta (Dimitri & Orfila, 1985).

La liberación del polen progresa hacia la base de la panoja mientras que la elongación de los estigmas comienza primero en la mitad inferior de la mazorca para asegurar la emergencia sincrónica de todos los estigmas. Tanto la liberación del polen como la receptividad de los estigmas se encuentran acotados (Ortiz-Torres *et al.*, 2010). En ausencia de restricciones ambientales y en densidades normalmente utilizadas en el cultivo, la emergencia de los estigmas ocurre un par de días después de la antesis, fenómeno conocido como protandria. Una mayor sincronía entre ambas inflorescencias aumentará la posibilidad de fecundación (Cárcova *et al.*, 2003b).

El maíz cultivado es una planta completamente domesticada, que ha evolucionado de la mano del hombre desde tiempos remotos (Paliwal, 2001). Durante cientos de años se han seleccionando artificialmente características relacionadas con el rendimiento y la palatabilidad, dando origen a las variedades que conocemos hoy: *Zea mays* var. *Amylacea* (maíz de harina); *Zea mays* var. *Indurata* (maíz de corteza dura); *Zea mays* var. *Indentata*

(maíz dentado); *Zea mays* var. Everta (maíz reventador) y la variedad objeto de esta revisión *Zea mays* var. Saccharata que comprende los maíces dulces y superdulces (Paliwal, 2001). El ciclo de producción de los genotipos dulces y superdulces oscila entre los 48 y 73 días (Enciso Garay *et al.*, 2012), mientras que para las variedades graníferas los ciclos son más largos extendiéndose hasta los 120 días dependiendo de la temperatura (Cárcova *et al.*, 2003b).

1.2. Tipos de maíz dulce

Hasta los años sesenta, el maíz dulce que se comercializaba contaba con una mutación en el brazo corto del cromosoma 4 denominada “*sugary 1*” (*su1*). Esta mutación retarda la conversión de azúcares en almidón y aumenta el contenido de fitoglicógeno de los granos en formación, por lo tanto le confiere una textura cremosa al maíz dulce (Dinges *et al.*, 2001; Schultz & Juvik, 2004; Ordás *et al.*, 2007; Acosta, 2009). Estos maíces tienen contenidos de azúcares solubles en sus granos que varían entre 10% y 15% (Macua *et al.*, 2007).

Posteriormente, se encontró otra mutación, el gen “*shrunk2*” (*sh2*), situado en el brazo largo del cromosoma 3, cuya denominación se debe a que la semilla seca, tiene apariencia de “encogida” o “arrugada”. Los genotipos que contienen esta mutación son comúnmente llamados “superdulces”. La concentración de azúcares en sus granos es superior al 30%, con bajo nivel de fitoglicógeno, lo que le confiere una textura crujiente (no cremosa). Todos estos genotipos carecen prácticamente de almidón, y tienen muy bajo contenido de polisacáridos solubles en agua. Como consecuencia de ello al secarse el grano adquiere un aspecto muy arrugado y, tanto la germinación como el vigor de la plántula disminuyen considerablemente en comparación con los maíces graníferos (Roger & Cantliffe, 1984; Dinges *et al.*, 2001) Por otro lado, los maíces superdulces tienen un mayor período apto de cosecha para consumo en fresco, manteniendo el estado de grano lechoso-pastoso entre 5 y 10 días. Además, tienen una excelente poscosecha, ya que durante la misma disminuye muy poco el contenido de azúcares, por ser muy lenta su conversión en almidón. La velocidad de conversión de azúcares a almidón puede reducirse aún más disminuyendo rápidamente la temperatura a la cual se encuentren sometidos durante la poscosecha (Dinges *et al.*, 2001; Schultz & Juvik, 2004; Ordás *et al.*, 2007; Jeon *et al.*, 2010).

Otro gen situado en el brazo largo del cromosoma 4 recibe el nombre de “*sugary enhancer*” (*se1*). Esta mutación que se usa en combinación con *sugary 1* aumenta el contenido en azúcares del grano. Así los híbridos cuentan con un porcentaje de azúcar mayor que los dulces (*su1*) (entre 15% y 35%), manteniendo la proporción de fitoglicógeno (Dinges *et al.*, 2001). Esto produce híbridos con mayor dulzor y con una textura cremosa similar a las cultivares dulces. Los híbridos con la combinación de *su1* y *se1* reciben el nombre de cultivares dulces mejoradas (Ordás *et al.*, 2007).

1.3 Origen de los híbridos

Si bien no es un objetivo de este trabajo realizar una compilación de las líneas de maíz existentes, es interesante mencionar algunas particularidades. Las cultivares de maíz dulce que se siembran en la actualidad en todo el mundo son en su mayoría híbridos simples. De hecho, el uso de híbridos de maíz dulce comenzó muchos años antes que en el maíz granífero. La base genética de las cultivares de maíz dulce, de la que se han extraído las líneas parentales que dieron origen a los híbridos actuales, es muy estrecha. Existen tres grupos genéticos principales: ‘*Golden Bantam*’, ‘*Stowell’s Evergreen*’ y ‘*Country Gentleman*’, siendo el primero el más empleado en los programas de mejoramiento genético. Los actuales híbridos mejorados de maíz dulce poseen una diversidad genética mucho más estrecha ya que la mayoría provienen de una misma línea seleccionada en Illinois denominada (IL677a)

(Ferguson *et al.*, 1979; Ordás *et al.*, 2007) que contiene el gen (*su1*) que genera altos contenidos de glucosa y se distingue de otros genotipos por un alto contenido en maltosa.

2. Ecofisiología de los maíces dulces y superdulces

En los siguientes puntos se presentan las principales características ecofisiológicas que afectan al crecimiento y desarrollo de los maíces dulces y superdulces. Se describen los principales factores que afectan a la germinación de las semillas y las alternativas de manejo agronómico para superar las limitaciones que poseen las mismas. En cuanto al cultivo, se describen los requerimientos de radiación, temperatura, agua y nutrición mineral, en función a las prácticas agronómicas a utilizar como la densidad de siembra, el riego y la fertilización.

2.1 Factores que afectan a la germinación

Las semillas de maíz dulce tienen serios problemas de germinación como son la baja tasa de germinación y al escaso vigor que muestran durante el proceso germinativo, estas dificultades están relacionadas con:

- Insuficiente energía para el proceso, debido a la reducida concentración de almidón (Tobias *et al.*, 1992).
- Baja actividad de las enzimas amilasas durante la germinación, por lo que poseen una escasa habilidad para movilizar las reservas.
- Bajo potencial osmótico, lo que implica una rápida tasa de imbibición de agua por parte de las semillas (Young *et al.*, 1997).

Algunos aspectos de manejo agronómico a tener en cuenta al momento de la siembra son: la profundidad de siembra que debe ser lo más superficial posible, de modo que la plántula tenga que atravesar un menor espesor de terreno, pero por otro lado, debe ser lo suficientemente profunda para que no se deshidrate durante la emergencia y el establecimiento. Otro factor a considerar al momento de la elección del tipo de semilla y de la siembra, es la influencia de la temperatura en el proceso germinativo. En maíces dulces (*su1*) la temperatura mínima de germinación es de 10°C, siendo el óptimo entre 16°C y 24°C. En suelos fríos y con exceso de humedad, las semillas se deterioran rápidamente, lo que dificulta tanto la germinación como la emergencia. Los materiales con el gen *sh2*, requieren temperaturas de suelo superiores a 16° C para germinar (Ordás *et al.*, 2007).

2.2 Densidad de cultivo

La producción de maíz por unidad de superficie está altamente relacionada con la capacidad de intercepción de radiación por el canopeo del cultivo. La densidad de siembra, la distribución espacial de las plantas y la disponibilidad de nutrientes son algunas de las variables importantes a tener en cuenta para obtener los máximos rendimientos (Andrade *et al.*, 1996).

Un aumento en la densidad de siembra en el cultivo de maíz afecta la radiación interceptada, disminuyendo tanto en cantidad como en calidad la radiación fotosintéticamente activa que llega a cada una de las plantas. Esto tiene como consecuencia una modificación de la partición de los mismos (Andrade *et al.*, 1999). Por este motivo, el incremento de la densidad de plantación, tanto en maíces para grano (Bavec & Bavec, 2002) como en maíces dulces (Martínez & Alarcón, 2004), se encuentra asociado con un cambio en el marco de distribución de las plantas de modo de ser más eficientes en la captación del recurso lumínico (Rattin *et al.*, 2008).

En un estudio realizado en La Plata sobre densidades de siembra de cultivos de maíz dulce (Rattin *et al.*, 2008), los menores valores de intercepción lumínica por unidad de superficie se

encontraron con bajas densidades (4 plantas.m⁻²). Al aumentar la densidad de plantación (considerando 8 y 12 plantas.m⁻²) la intercepción de la radiación solar por parte del cultivo se incrementó significativamente. Por otro lado, aunque el peso seco individual de las plantas disminuyó conforme se incrementó su densidad, la producción de biomasa por unidad de superficie fue mayor. En el estudio citado, el rendimiento expresado sobre la base de peso fresco por espiga, disminuyó a medida que se incrementó la densidad de plantas, pero el índice de cosecha del cultivo, por unidad de superficie, aumentó. A pesar de la menor producción individual de cada planta conforme aumentó la densidad, la combinación de mayor índice de cosecha con mayor rendimiento en materia seca por unidad de superficie, da la pauta de que mayores densidades inducen mayor rendimiento comercial por unidad de superficie (Rattin *et al.*, 2008). Según Martínez & Alarcón (2005), el aumento de la densidad (de 41.700 a 83.400 plantas.ha⁻¹), si bien disminuye el número de espigas por planta, aumenta el número de espigas por hectárea. Además, estos autores concluyeron que la reducción del número de espigas por planta, puede mitigarse con la aplicación de nitrógeno, al aumentar el peso individual de las mazorcas.

2.3 Nutrición

Si bien en la bibliografía se citan las funciones de muchos nutrientes y sus requerimientos por parte del cultivo de maíz, en la presente revisión se desarrollarán los aspectos relacionados con el nitrógeno y el fósforo, por ser los nutrientes cuyas sintomatologías se manifiestan con mayor frecuencia, en relación a otros nutrientes.

2.3.1. Nitrógeno

La producción de granos para alimento, como el maíz, está limitada por el nitrógeno disponible en el suelo debido a su alto contenido proteico (Maddoni *et al.*, 2003). Por lo que el estudio de la influencia del nitrógeno sobre la fisiología, fenología y producción en cultivos de maíz de distintas variedades es un tema ampliamente abordado (Novoa & Loomis, 1981; Lemcoff & Loomis, 1986; Muchow, 1990; Cox *et al.*, 1993; Uhart & Andrade, 1995 a, b, c; Ding *et al.*, 2005; D'Andrea *et al.*, 2009; Rossini *et al.*, 2011).

En el cultivo de maíz en general las deficiencias de nitrógeno reducen la producción de biomasa, ya que afectan notoriamente la síntesis de proteínas imprescindibles para el crecimiento celular. Esto se traduce en una disminución del área foliar del cultivo y por ende en una disminución de la producción de fotoasimilados disponibles (Di Benedetto & Tognetti, 2016). La disminución en la radiación interceptada se explica, principalmente por reducciones en la expansión foliar, mientras que la menor eficiencia de conversión se explica por la baja tasa fotosintética, debido a la menor síntesis de la enzima rubisco producto de un bajo contenido de nitrógeno en hoja (Muchow, 1990; Novoa & Loomis, 1981; Maddoni *et al.*, 2003; Taiz & Zeiger, 2015).

La fase crítica de asimilación de nitrógeno, se sitúa en el período previo a la emisión de los estigmas, fuertemente relacionado con el período de activo crecimiento vegetativo. Pasado este período, se produce una fuerte caída de la absorción de nitrógeno, debido a que la actividad fotosintética y la transpiración comienzan a decrecer y la fase de crecimiento exponencial se detiene (Geiger, 2009).

Durante la floración (momento donde se determina el número de granos por unidad reproductiva) menores valores de radiación interceptada y de eficiencia de conversión reducen la tasa de crecimiento (Lemcoff & Loomis, 1986; Cox *et al.*, 1993; D'Andrea *et al.* 2008). Es por esto, que las deficiencias de nitrógeno reducen el rendimiento, siendo el número de espigas por planta (D'Andrea *et al.*, 2009) y los granos logrados por óvulo diferenciado, los componentes del rendimiento más afectados (Uhart & Andrade, 1995a).

Sumado a los procesos antes mencionados, el estrés nitrogenado generado por deficiencia de este elemento, retrasa el desarrollo del cultivo, tanto para las fases vegetativas como para las fases reproductivas (Jacobs & Pearson, 1991; Uhart & Andrade, 1995a). El hecho de que la deficiencia de nitrógeno produzca un mayor intervalo en el período entre antesis y aparición de los estigmas, podría conducir a una reducción del cuaje de los granos (Uhart & Andrade, 1995a). A este incremento en la asincronía floral se suma la escasa receptividad del estigma y la inmadurez de los óvulos en el momento en que el polen está disponible (De Grazia *et al.*, 2000). Por otra parte, se determinó que la disponibilidad de N afecta la determinación del número de granos debido a una modificación en la partición de biomasa a la espiga (D'Andrea *et al.* 2008).

2.3.2. Fósforo

El fósforo inorgánico (Pi) es un macronutriente esencial fundamental en la mayoría de los procesos bioquímicos y de desarrollo en las plantas. El Pi es estructural, componente de moléculas clave como los ácidos nucleicos y los fosfolípidos y también funcional ya que regula cascadas de transducción de señales y transcripciones. El Pi también participa como intermediario en procesos fundamentales como la fotosíntesis, reacciones de transferencia de energía y del metabolismo del carbono y nitrógeno (Taiz & Zeiger, 2015). Es uno de los macronutrientes menos disponibles para las plantas en los suelos, y por lo tanto se considera que es una limitación importante para el crecimiento y la productividad de los cultivos. Como consecuencia, las plantas desarrollaron una serie de adaptaciones bioquímicas y de desarrollo para combatir esta deficiencia. En el maíz, estas adaptaciones se relacionan con un amplio espectro de mecanismos para aumentar la captura y asimilación de este nutriente. Estos mecanismos actúan frecuentemente en paralelo con la plasticidad en la arquitectura de la raíz (Calderón *et al.*, 2009). Sin embargo a pesar de su importancia para el desarrollo del cultivo y la generación del rendimiento el efecto del fósforo ha sido menos estudiado que el del nitrógeno. Fontanetto (1993) observó que la acumulación de materia seca en biomasa aérea fue significativamente disminuida por deficiencias de fósforo. La tasa de crecimiento, el número de espigas granadas por planta (Chen *et al.*, 2012), el peso del grano (Plénet *et al.*, 2000), el número de granos y el rendimiento también disminuyen con la deficiencia de fósforo (Uhart & Andrade, 1995b; Fontanetto, 1993)

2.4. Requerimientos hídricos

Los efectos de las deficiencias hídricas en las plantas se manifiestan como una reducción del crecimiento, afectando especialmente la expansión celular, el desarrollo y la morfología (Sánchez Díaz & Aguirreolea, 2000 b). A medida que el estrés hídrico es más severo, la reducción de la actividad fotosintética provoca una disminución de la tasa de división celular y, en consecuencia, se detiene la iniciación de nuevos primordios foliares y reproductivos (Kumar *et al.*, 1998).

Si el suministro de agua es abundante y la radiación solar favorece la actividad fotosintética los estomas se encuentran abiertos para favorecer el ingreso de CO₂ y permitir la salida de vapor de agua. En estas condiciones, la transpiración tiene un aspecto positivo ya que enfría las hojas cuando el tiempo es caluroso. Por lo tanto, cuando el agua es abundante los estomas desempeñan un papel importante en la regulación térmica. No obstante, cuando el recurso hídrico es escaso, la necesidad de obtener CO₂ para producir fotoasimilados entra en conflicto directo con la necesidad de conservar agua (Sánchez Díaz & Aguirreolea, 2000 a; Allen Jr. *et al.*, 2011). En situaciones de escasez de agua se desencadena la respuesta estomática, que permite aumentar la eficiencia transpiratoria (Sánchez Díaz & Aguirreolea, 2000 a), es por ello que cuando se manifiesta una disminución importante en el potencial hídrico de la hoja, los estomas responden cerrándose, aumentando de esa manera la resistencia a la pérdida de

agua (Taiz & Zeiger, 2015), lo que lleva aparejado una disminución de la fijación neta de CO₂ (Wu *et al.*, 2011) (Figura 1).

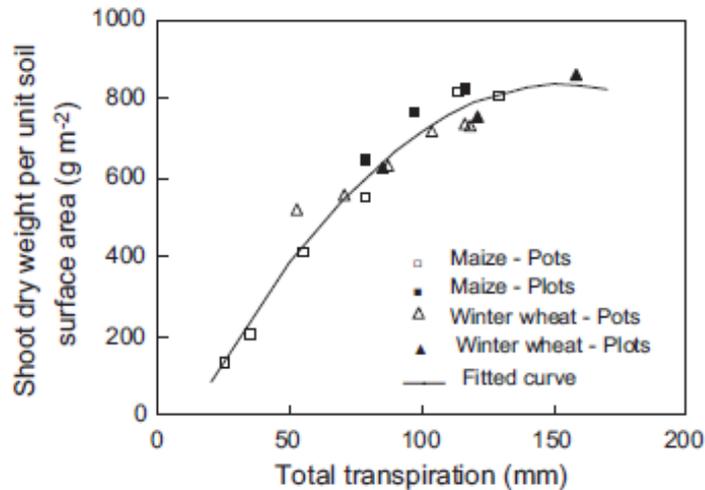


Figura 1: Relación entre el peso seco del tallo por unidad de superficie y la transpiración total, ajustado a una curva parabólica. Se tuvieron en cuenta datos obtenidos de plantas de maíz y trigo cultivadas en macetas y parcelas a campo. Extraído de Wu *et al.*, 2011.

Los requerimientos hídricos del maíz oscilan entre 8 y 12 mm diarios según la evapotranspiración del cultivo y responde a una campana de Gauss un poco sesgada hacia las etapas finales del desarrollo del cultivo. Cuando el cultivo de maíz enfrenta situaciones de estrés hídrico, responde con disminuciones marcadas en la altura de la planta y en la acumulación de materia seca (Montoro & Ruiz, 2015; Ruiz & Eyhérbide, 2015; Wu *et al.*, 2011). La pérdida de turgencia producto del estrés hídrico lleva al enrollamiento de las hojas, disminuyendo la superficie foliar expuesta, la intercepción de la radiación y por ende la producción de fotosintetizados. Los períodos prolongados de sequía hacen que las hojas se marchiten, provocando senescencia prematura de las hojas y por lo tanto una reducción en el índice de área foliar, lo que conlleva a disminuciones en la actividad fotosintética (Cárcova *et al.*, 2003 ab; Ge *et al.*, 2012; Montoro & Ruiz, 2015; Ruiz & Eyhérbide, 2015).

Es sabido que el número de espigas granadas por planta (prolificidad) depende del genotipo y de la disponibilidad de recursos por planta, particularmente durante el período de 15 días que transcurre entre pre-floración y floración. En este período el maíz es particularmente susceptible a la sequía, ya que sufre inviabilidad del gameto femenino y aumento de la asincronía floral (Ribaut *et al.*, 2009), retrasos en la aparición de los estigmas, mientras que la floración masculina sigue su curso prácticamente normal. Sumado al retraso en la aparición de los estigma hay falta de receptividad de los mismos, absorción del ovario y esterilidad del polen, lo que se traduce en una disminución del número de granos, pérdida de espigas y por lo tanto del rendimiento en grano (Ertek & Kara, 2013; Avendaño-Arrazate *et al.*, 2008; Cárcova *et al.*, 2003a).

El maíz es una especie considerada isohídrica, ya que tiene la capacidad de responder rápidamente a cambios en la disponibilidad de agua, cerrando sus estomas. Esta respuesta se activa cuando la planta censa una caída en el potencial hídrico del suelo o un aumento en la demanda atmosférica. La planta reduce la pérdida de agua en los períodos de mayor temperatura, por lo que la fotosíntesis y la transpiración se limitan a los períodos frescos de la mañana, cuando la eficiencia del uso del agua, es decir la cantidad de biomasa producida por gramo de agua transpirado es mayor (Hirasawa & Hsiao, 1999). Además existen evidencias que, cuando se produce déficit hídrico, los tejidos disminuyen el potencial osmótico, en esta

situación ocurren dos eventos simultáneos y que es importante separar, por un lado una concentración pasiva de solutos debido a la deshidratación del tejido, y por el otro una acumulación activa de los mismos denominado ajuste osmótico (Ribaut *et al.*, 2009), esto le permite a la planta mantener el gradiente de potencial hídrico con el suelo (Taiz & Zeiger, 2015).

2.5 Temperatura

Como en la mayoría de los cultivos la respuesta de la tasa de desarrollo es aproximadamente lineal dentro del rango térmico comprendido entre la temperatura base y la temperatura óptima. En maíz la temperatura base se ubica en el rango entre 6° y 12°C, siendo de 8° C para los que se han estudiado en Argentina (Cárcova *et al.*, 2003 b). El requerimiento térmico del período de floración-madurez varía entre 600 y 900° C día en función del genotipo, lo que requiere temperaturas medias superiores a 16° C (Cárcova *et al.*, 2003 b). El maíz es un cultivo sensible al frío, en especial el ápice caulinar, que cuando supera el nivel del suelo puede sufrir daños irreversibles con temperaturas menores a -1°C (Leipner & Stamp, 2009). Los efectos de las bajas temperaturas se manifiestan tanto sobre las funciones enzimáticas como sobre las propiedades de las membranas y se ponen en evidencia por la reducción de la fotosíntesis, de la expansión foliar y por lo tanto del crecimiento, y también por una disminución en la absorción de agua y nutrientes (Miedema, 1982; Leipner & Stamp, 2009). Muchas reacciones biológicas, desde la fotosíntesis hasta el destino de los fotoasimilados, son consideradas como los principales puntos afectados por el estrés por frío (Fracheboud & Leipner, 2003). Sin embargo, aunque la exposición a bajas temperaturas resulta en una disminución de la tasa de asimilación, se produce un fuerte aumento en el contenido de azúcar y almidón en los cloroplastos después de varios días a bajas temperaturas (Sowinski *et al.*, 1999), esto indica que los efectos del enfriamiento ocurren en etapas posteriores al ciclo de Calvin. A causa del frío, la translocación de los carbohidratos disminuye considerablemente durante el período nocturno y lleva a la acumulación de almidón en los cloroplastos, lo cual, aparentemente, es la causa principal de la reducción de la fotosíntesis (Leipner & Stamp, 2009).

Con respecto a las altas temperaturas, a partir de 32,5°C la actividad de la enzima rubisco comienza a decaer hasta ser completamente inhibida a los 45°C (Figura 2) (Crafts-Brander & Salvucci, 2002). Mientras la fotosíntesis es menor en este rango de temperaturas (32,5-45°C), la respiración se incrementa, por lo que las altas temperaturas disminuyen la translocación de fotoasimilados, además se modifica la partición de los mismos por lo que el rendimiento disminuye. Se ha observado que en situaciones de estrés térmico hay mayor producción de estructuras vegetativas en detrimento de las estructuras reproductivas (Suwa *et al.*, 2010). Adicionalmente se han obtenido resultados que demuestran efectos detrimentales sobre la viabilidad del polen y el cuaje de los granos con temperaturas elevadas (Ruda Vega, 2010; Rattalino Edreira *et al.*, 2011). Este efecto es más severo cuando el estrés por altas temperaturas se produce en las etapas tempranas del desarrollo del endosperma, ya que interrumpe la acumulación de materia seca en los granos (Cheik & Jones, 1994). Sin embargo, los efectos negativos sobre el desarrollo del maíz son menos severos si las plantas se han desarrollado durante su ciclo a temperaturas altas o bien si el incremento de las temperaturas es gradual (Sinsawat *et al.* 2004). También se ha demostrado que las altas temperaturas disminuyen más la partición de fotoasimilados a la espiga en maíces dulces que en maíces dentados (Suwa *et al.*, 2010).

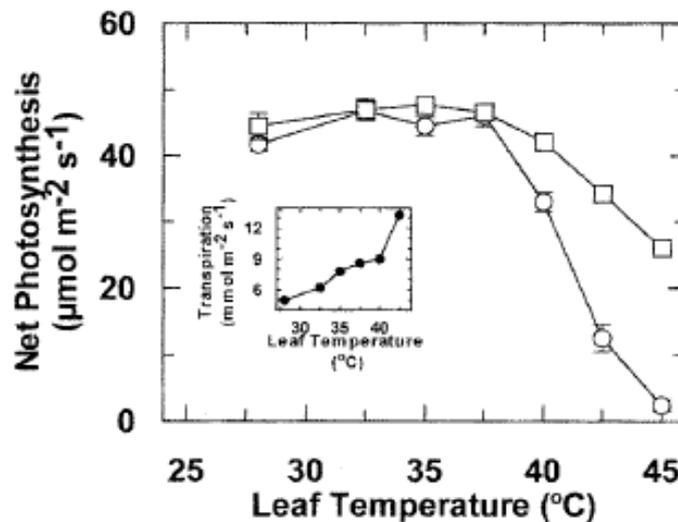


Figura 2: Efecto de la temperatura de la hoja en la fotosíntesis neta y en la transpiración (figura interna). En hojas cuya temperatura se aumentó de 28°C a 45°C, rápidamente (1°C min⁻¹ círculo) y lentamente (2,5 °C min⁻¹ cuadrado). Extraído de Crafts-Brander & Salvucci, 2002.

3. Conclusiones

La mayor parte de la bibliografía consultada en este trabajo corresponde a investigaciones realizadas en maíces graníferos, debido los múltiples usos y la importancia comercial de este cultivo. Mientras que la reducida implicancia comercial de los maíces dulces y superdulces hace que las publicaciones referidas a este cultivo sean un poco más escasas.

Salvando el punto que diferencia a ambos tipos de maíz relacionado con la conversión de azúcares en almidón, una gran cantidad de aspectos del cultivo son similares entre ambos tipos de maíces. Entre ellos podemos mencionar los aspectos relacionados al manejo del cultivo, las implicancias nutricionales y los requerimientos hídricos. Es importante destacar que la similitud de estos aspectos debe salvar una diferencia que radica básicamente en la duración del ciclo del cultivo. Los maíces para granos tienen ciclos más largos extendiéndose hasta 120, mientras que los maíces dulces se reducen a ciclos que oscilan entre 48 y 73 días. Esta diferencia en el largo del ciclo del cultivo hace que pequeños cambios en la disponibilidad de agua o de nitrógeno tengan más impacto durante un ciclo corto que durante uno más largo. Lo que nos permite concluir que los maíces dulces y superdulces son más sensibles a modificaciones en la disponibilidad de recursos ya que deben obtenerlos en un menor período de tiempo respecto de los maíces para granos. Por lo que los requerimientos para este cultivo deberían ajustarse lo mejor posible para maximizar los rendimientos, lo que es posible utilizando la información disponible para maíces graníferos. Si resulta de particular interés los aspectos relacionados a la eficiencia del uso del agua y al impacto de la disminución de la oferta hídrica sobre caracteres del rendimiento asociados a la calidad comercial de las mazorcas, aspecto que los estudios realizados en maíces para grano no contemplan.

Otros aspectos como los relacionados a la germinación y desarrollo de la plántula si son problemáticas específicas de los maíces dulces y superdulces, ya que las mutaciones que dieron origen a estas variedades tienen importantes implicancias sobre la fisiología de la germinación. La escasa acumulación de azúcares de reserva y por ende la escasa energía

almacenada en la semilla, afecta negativamente el proceso germinativo, siendo más susceptibles a bajas temperaturas y a suelos anegados. Resultando esta una temática de interés para los investigadores ya que no pueden extrapolarse resultados de otros tipos de maíz.

4. Bibliografía

- Acosta, R. 2009. Reseña: El cultivo del maíz, su origen y clasificación. El maíz en Cuba Cultivos Tropicales 30 (2): 113-120.
- Allen Jr., L. H.; Kakanib, V. G.; Vu, J.C.V.; Booteb, K. J. 2011. Elevated CO₂ increases water use efficiency by sustaining photosynthesis of water-limited maize and sorghum. Journal of Plant Physiology 168: 1909–1918
- Andrade, F.H.; Cirilo, A.; Uhart S.; Otegui, M.E. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. 1ª ed., Balcarce, Buenos Aires. Editorial La Barrosa. 292 p.
- Andrade, F.H.; Vega, C.R.C.; Uhart, S.; Cirilo, A., Cantarero, M., Valentinuz, O., 1999. Kernel number determination in maize. Crop Science. 39, 453–459.
- Avendaño-Arrazate, C.H.; Molina-Galan, J.D.; Trejo-López, C.; López-Castañeda, C.; Cadena-Iñiguez, J. 2008. Respuesta a altos niveles de estrés hídrico en maíz. Agronomía Mesoamericana 19 (1): 27-37.
- Bavec, F.; Bavec, M. 2002. Effects of plant population on leaf area index, cob characteristics and grain yield of early maturing maize cultivars (FAO 100-400). European Journal of Agronomy 16: 151-159.
- Calderón-Vázquez C.; Alatorre-Cobos F.; Simpson-Williamson J.; Herrera-Estrella L. 2009. Maize Under Phosphate Limitation in Maize in Hand book of Maize. It's Biology. Bennetzen, J. y Hake, S. Editorial Springer Science. New York. U.S.A. Pág: 382-404.
- Cárcova J.; Abeledo, L. G.; Pereira, M. L. 2003 a. Análisis de la generación del rendimiento: crecimiento, partición y componentes. En: Satorre, E. H., Benech Arnold R. L., Slafer G.A., de la Fuente E. B., Miralles D. J., Otegui M.E., Savin R. Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Capítulo 6. Pág.: 75-98. Editorial Facultad de Agronomía.
- Cárcova J.; Borrás, L.; Otegui M. 2003 b. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad del maíz. En: Satorre, E. H., Benech Arnold R. L., Slafer G.A., de la Fuente E. B., Miralles D. J., Otegui M.E., Savin R. Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Capítulo 10. Pág.: 135-157. Editorial Facultad de Agronomía.
- Chávez Ríos, C. D. 2006. Estudio de prefactibilidad para la producción de maíz dulce (*Zea mays saccharata*) bajo invernadero y su comercialización. Proyecto de grado presentado al departamento de agroempresas como requisito para la obtención del título de Ingeniero en Agroempresas. Universidad San Francisco de Quito. Ecuador
- Cheik N.; Jones R. J. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokinin/Abscisic acid balance. Plant Physiol. 106: 45-51.
- Chen F.; Liu X.; Mi G. 2012. Varietal differences in plant growth, phosphorus uptake and yield formation in two maize inbred lines grown under field conditions. Journal of Integrative Agriculture. 11(10): 1738-1743.
- Cox W.J.; Kalonge S.; Cherney D.J.R.; Reid W.S. 1993. Growth, yield and quality of forage maize under different nitrogen management

- practices. *Agronomy Journal* 85: 341-347.
- Crafts-Brandner S. J.; Salvucci M. E. 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol.* 129, 1773-1780.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E. Cirilo, A.G. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Res.* 105:228-239.
- D'Andrea K.E.; Otegui M.E.; Cirilo A.G.; Eyherabide G.H. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Res.* 114, 147-158.
- De Grazia, J.; Tiftonell, P. A.; Germinara, D.; Chiesa, A. 2000. Fertilización fosforada y nitrogenada en el cultivo de maíz dulce (*Zea mays* L. var. *Saccharata* Bailey). Cátedra de Horticultura y Floricultura, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Lomas de Zamora.
- Di Benedetto A.; Tognetti, J. 2016. Técnicas de análisis de crecimiento de plantas: su aplicación a cultivos intensivos. *RIA* 42: 258 -282.
- Dimitri, M.; Orfila, E. 1985. Tratado de morfología y sistemática vegetal. Editorial ACME. Buenos Aires.
- Ding L., Wang K.J., Jiang G.M., Biswas D.K., Xu H., Li F.I., Li Y.H. 2005. Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Ann. Bot* 96: 925-930.
- Dinges J. R.; Colleoni C.; Myers A. M.; James M. G. 2001. Molecular structure of three mutations at the maize sugary1 locus and their allele-specific phenotypic effects. *Plant Physiol.* 125, 1406-1418.
- Enciso Garay C. R.; Maidana Brizuela J.M.; Santacruz Oviedo V. 2012. Evaluación de genotipos de maíz dulce. *Investig. Agrar.* 14 (2):81-86.
- Ertek, A.; Kara, B. 2013. Yield and quality of sweet corn under deficit irrigation *Agricultural Water Management* 129, 138-144.
- Ferguson J. E.; Dickinson D. B.; Rhodes A. M. 1979. Analysis of endosperm sugars in a sweet corn inbred (Illinois 677a) which contains the sugary enhancer (se) gene and comparison of se with other corn genotypes. *Plant Physiol.* 63, 416-420.
- Fontanetto H.B. 1993. Efecto del método de aplicación del fertilizante fosfórico en maíz a dos niveles de disponibilidad hídrica. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Buenos Aires, Argentina, 61.
- Fracheboud, Y.; Leipner, J. 2003. The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress. In: *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence.* Plant Biology. DE ELL J.R. and TOIVONEN P.M.A. (Eds.) 125:150. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ge, T.; Sui, F.; Bai L.; Tong, C.; Sun N. 2012. Effects of water stress on growth, biomass partitioning, and water-use efficiency in summer maize (*Zea mays* L.) throughout the growth cycle. *Acta Physiol Plant* 34:1043-1053.
- Geiger H.H. 2009. Agronomic traits and maize modifications: nitrogen use efficiency *Hand book of Maize.* It's Biology. Bennetzen, J. y Hake, S. Editorial Springer Science. New York. U.S.A. Pág, 406-417.
- Hirasawa T.; Hsiao, T. 1999. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crops Res.* 62:53-62.
- Jacobs B.C.; Pearson C.J. 1991. Potential yield of maize determined by rates of growth and development of ears. *Field Crops Res.* 27: 281-298.

- Jeon, J.S.; Ryoo, N.; Hahn T.R.; Walia, H.; Nakamura, Y. 2010. Starch biosynthesis in cereal endosperm. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 383-392.
- Kumar A.; Singh D.P.; Singh P. 1998. Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water-use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. *Field Crops Res.*37 (2): 95-101.
- Leipner J.; Stamp P. 2009. Chilling Stress. In: *Maize Seedlings in Handbook of maize: Its biology.* BENNETZEN J.L. and HAKE S.C. (Eds.) 291:310. Ed. Springer.
- Lemcoff J.H.; Loomis R.S. 1986. Nitrogen influences on yield determination in maize. *Crop Science* 26, 1017-1022.
- Macua J. I.; Lahoz, I.; Calvillo, S.; Rodriguez, J.J.; Bozal, J.M. 2007. Maíz dulce. Cultivo en Navarra. *Revista Navarra Agraria*, Enero-Febrero 2007. ITG Agrícola. Navarra. España.
- Maddoni G.A.; Ruiz R.A.; Vilariño P.; García de Salomé I. 2003. Fertilización en los cultivos para grano. En: Satorre, E. H., Benech Arnold R. L., Slafer G.A., de la Fuente E. B., Miralles D. J., Otegui M.E., Savin R. Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Capítulo 19. Pág.: 501-557. Editorial Facultad de Agronomía.
- Martínez, R. M.; Alarcón, A. 2005. Manejo de la densidad y la fertilización nitrogenada para mejorar la productividad del maíz dulce. *Revista Pilquen-Sección Agronomía-Año VII- N° 7.*
- Miedema, P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Advances in Agronomy*, 35: 93-129.
- Montoro A; Ruiz M. 2015. Efecto del estrés hídrico sobre el rendimiento y la eficiencia en el uso del agua en híbridos de maíces dulces y superdulces. XXV Congreso Nacional del Agua. Paraná Argentina.
- Muchow, R.C.; Sinclair, T.R.; Bennett, J.M. 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yield accord locations. *Agronomy Journal* 82: 338-343.
- Novoa R.; Loomis R.S. 1981. Nitrogen and plant production. *Plant and Soil* 58 (32): 177-204.
- Ordás, B.; Romay, M.C.; Revella, P. 2007. Maíz Dulce, ¿Por qué no? *Revista Horticultura N° 202.* Octubre de 2007. España.
- Ortiz-Torres E.; Carballo-Carballo A.; Muñoz-Orozco A.; González-Cossio F. 2010. Efecto de la dispersión de polen en la producción de semilla de maíz, en Texcoco, México. *Agronomía Mesoamericana* 21 (2): 289-297.
- Paliwal, R.L. 2001. El maíz en los trópicos. Mejoramiento y producción, colección FAO: Producción y protección vegetal.
- Pengelly, J.L.; Kwasny, S.; Bala, S.; Evans, J.R.; Voznesenskaya, E.V.; Koteyeva, N. K.; Edwards, G.E.; Furbank, R.T.; von Caemmerer, S. 2011 Functional Analysis of Corn Husk Photosynthesis. *Plant Physiol.* 156, 503-513.
- Plénet D.; Mollier A.; Pellerin S. 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant and Soil* 224, 259-272.
- Rattalino Edreira, J.I.; Budakli Carpici, E.; Sammarro, D.; Otegui, M.E. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Res.* 123, 62-73.
- Rattin, J.; Valinote, J.P.; Gonzalo, R.; Di Benedetto. 2008. Efecto del método de implantación y la densidad de siembra en maíz dulce (*Zea mays* L.). *Horticultura Argentina* 27 (62): 5-10.
- Raven, P., Evert, R., Eichhorn, S. 1992. *Biología de las plantas.* Tomo II. Editorial Reverté. Barcelona, España.

- Ribaut J. M.; Betran, J.; Monneveux, P.; Setter, T. 2009. Drought Tolerance in Maize in Hand book of Maize. It's Biology. Bennetzen, J. y Hake, S. Editorial Springer Science. New York. U.S.A. Pág 311-345
- Roger C.S.; Cantliffe D.J. 1984. Dependence of Seed Vigor during Germination on Carbohydrate Source in Endosperm Mutants of Maize. *Plant Physiol.* 76, 196-200.
- Rossini, M.A.; Maddoni, G.A; Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: Variability in plant and ear growth. *Field Crops Res.* 121, 373–380.
- Ruda Vega M. 2010. Efectos de la fecha de siembra sobre el rendimiento y calidad comercial del maíz dulce (*Zea Mays* L., var. *saccharata* körn). Trabajo de Coronamiento Especialización en Cultivos de Granos, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía Escuela para Graduados “Alberto Soriano”.
- Ruiz M.; Eyhéabide G. 2015. Screening of maize inbred line and hybrids under managed drought stress. First Latin-American Conference on Plant phenotyping and phenomics for plants breeding. Talca, Chile.
- Sánchez Díaz, M.; Aguirreolea, J. 2000 a. Movimientos estomáticos y transpiración. En Azcón-Bieto, J. Y Talón, M. *Fundamentos de Fisiología Vegetal.* Pág.: 31-42. Edicions Universitat de Barcelona. España.
- Sánchez Díaz, M.; Aguirreolea, J. 2000 b. Transporte de agua y balance hídrico en la planta. En Azcón-Bieto, J. Y Talón, M. *Fundamentos de Fisiología Vegetal.* Pág.: 45-64. Edicions Universitat de Barcelona. España.
- Schultz J. A.; Juvik J. A. 2004. Current models for starch synthesis and the sugary enhancer1 (*se1*) mutation in *Zea mays*. *Plant Physiology and Biochemistry* 42: 457–464.
- Sinsawat V.; Leipner J.; Stamp P.; Fracheboud Y. 2004. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany* 52: 123-129.
- Sowinski, P.; Dalbiak A.; Tadeusiak J. and Ochodzki P. 1999. Relations between carbohydrate accumulation in leaves, sucrose phosphate synthase activity and photoassimilate transport in chilling treated maize seedlings. *Acta Physiol. Plant.* 21: 375-381.
- Suwa R.; Hakata H.; Hara H.; El-Shemy H.; Adu-Gyamfi J. J.; Tran Nguyen N.; Kanai S.; Lightfoot D.; Mohapatra P. K.; Fujita K. 2010. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 124-130.
- Taiz L.; Zieger E. 2015. *Plant Physiology and Development, Sixth Edition.* Chapter 24 Distinguish between acclimation and adaptation to abiotic stress. pp. 733–734. Editorial Sinauer.
- Tobias R.B.; Boyer C.D.; Shannon J.C. 1992. Alterations in carbohydrate intermediates in the endosperm of starch-deficient maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiol.* 99, 146-152.
- Uhart S.A.; Andrade F.H. 1995a. Nitrogen deficiency in maize (*Zea mays* L.): I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning and kernel set. *Crop Science* 35, 1376-1388.
- Uhart S.A.; Andrade F.H. 1995b. Nitrogen deficiency in maize (*Zea mays* L): II. Carbon-nitrogen interaction on kernel number and grain yield. *Crop Science* 35, 1389-1399.
- Uhart, S.A.; Andrade, F.H. 1995c. Nitrogen and carbon metabolisms in maize under different source-sink relationships. *Crop Science* 35: 183-190.

Wu, Y.; Huang, M.; Warrington, D. 2011. Growth and transpiration of maize and winter wheat in response to water deficits in pots and plots. *Environmental and Experimental Botany* 71, 65–71.

Young T.E.; Juvik J.A.; DeMason D.A. 1997. Changes in carbohydrate composition and α -amylase expression during germination and seedling growth of starch-deficient endosperm mutant of maize. *Plant Science* 129: 175-189.