

Cambios fisiológicos y bioquímicos en genotipos de palma de aceite como respuesta a dos saturaciones de aluminio en el suelo*

Physiological and Biochemical Changes in Oil Palm Genotypes as a Response to High Aluminum Saturation in the Soil

CITACIÓN: Moreno, A., Camperos, J., Rivera, Y. y Romero, H.M. (2014). Cambios fisiológicos y bioquímicos en genotipos de palma de aceite como respuesta a dos saturaciones de aluminio en el suelo. *Palmas*, 35(2), 11-21.

PALABRAS CLAVE: fotosíntesis, híbrido OxG, *Elaeis guineensis*, clorofila, azúcares.

KEY WORDS: Photosynthesis, hybrid OxG, *Elaeis guineensis*, chlorophyll, sugars.

ABREVIATURAS: Al, Aluminio; UAE, Unidad de actividad enzimática; TFF, Tejido foliar fresco; ERO, Especie reactiva de oxígeno; CAT, catalasa; POD, peroxidasa; SOD, Superóxido dismutasa.

RECIBIDO: febrero 2014.

APROBADO: marzo 2014.

* Artículo de investigación e innovación científica y tecnológica.

ANDRÉS LEONARDO MORENO-CHACÓN

Programa de Biología y Mejoramiento Genético de la Palma, Cenipalma.

JHONATAN EDUARDO CAMPEROS REYES

Programa de Biología y Mejoramiento Genético de la Palma, Cenipalma.

YURANY DAYANA RIVERA MÉNDEZ

Programa de Biología y Mejoramiento Genético de la Palma, Cenipalma.

HERNÁN MAURICIO ROMERO

Programa de Biología y Mejoramiento Genético de la Palma, Cenipalma.

Departamento de Biología,
Universidad Nacional de Colombia.
hromero@cenipalma.org

Resumen

Para determinar el efecto del Al^{3+} sobre genotipos de palma de aceite, se sembraron plantas de un año de edad de *E. guineensis* (IRHO 1001) e híbrido interespecífico OxG (Unipalma 0753) en dos tipos de suelo característicos de la Zona Central colombiana con saturaciones de aluminio de 17,75 % (baja saturación) y 77,12 % (alta saturación). Después de ocho meses se presentaron diferencias significativas entre tratamientos con respecto a algunas variables fisiológicas y bioquímicas. Las palmas *E. guineensis* en suelo con alta saturación de aluminio presentaron una disminución del 50 % en área foliar y de más del 70 % en acumulación de biomasa en comparación con las crecidas en suelo con baja saturación de aluminio. La tasa de fotosíntesis neta cayó de 12,94 a 5,44 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, comportamientos similares se observan en la conductancia estomática y la transpiración. El contenido de azúcares totales y reductores, así como la actividad enzimática peroxidasa y ascorbato peroxidasa presentaron incrementos estadísticamente significativos. En el híbrido OxG, la alta saturación de aluminio en el suelo indujo a disminución en el área foliar en un factor de cuatro, mientras que la acumulación de biomasa cayó más de tres veces. La emisión foliar, altura final, fotosíntesis neta, conductancia estomática, transpiración y uso eficiente del agua no registraron cambios. El contenido de azúcares

totales registró un incremento para las palmas sembradas en suelos con alta saturación de aluminio, pasando de 0,91 a 2,28 mg TFF⁻¹. Los resultados muestran que el híbrido interespecífico OxG se comporta como una planta tolerante a la toxicidad por Al³⁺ en el suelo.

Abstract

To determine the effect of Al³⁺ on oil palm genotypes, *E. guineensis* (IRHO 1001) and interspecific hybrid OxG (Unipalma 0753) one year old plants were planted in two types of soil characteristic of the Colombian Central Zone with aluminum saturation of 17.75 % (low saturation) and 77.12 % (high saturation). After eight months significant differences on some physiological and biochemical variables occurred between plants grown in soil with low and high aluminum saturation. *E. guineensis* palms kept in soil with high aluminum saturation showed a 50 % decrease in leaf area and over 70 % in biomass accumulation, compared to those grown in soil with low aluminum saturation in the soil. Additionally, a decrease was recorded in reduced net photosynthetic rate of 12.94 to 5.44 μmols CO₂ m⁻²s⁻¹, similar behaviors were observed in stomatal conductance and transpiration. The contents of total and reducing sugars, as well as peroxidase and ascorbate peroxidase enzyme activity showed statistically significant increases, catalase enzyme activity was unchanged. In the hybrid OxG, high aluminum saturation in the soil induced a decrease in leaf area by a factor of four, while biomass accumulation fell by more than three times. For their part, the leaf emergence, final height, net photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and water use efficiency were unchanged. The content of total sugars showed an increase for palms planted in soils with high aluminum saturation, from 0.91 to 2.28 mg TFF⁻¹. Of enzymatic activities evaluated, only ascorbate peroxidases have changes for this genotype. The results show that the interspecific hybrid OxG behaves like a tolerant Al³⁺ toxicity plant in soil.



Introducción

El cultivo de la palma de aceite se desarrolla comercialmente en más de 40 países, los cinco más representativos son Indonesia, Malasia, Tailandia, Nigeria y Colombia, y representa el 10 % de los cultivos perennes en el mundo. Infortunadamente, con la expansión de la frontera agrícola, la palma de aceite se ha sembrado en suelos mayoritariamente ácidos.

El Aluminio (Al³⁺) es uno de los elementos más abundantes en la corteza de la tierra, comprende cerca del 7 % (Delhaize y Ryan, 1995), este catión trivalente se solubiliza a pH bajo (suelos ácidos) y limita la productividad de los cultivos en muchas áreas del mundo, pues reduce el crecimiento de las raíces y perjudica su funcionamiento, por lo que el cultivo sufre no solo el aumento del estrés por déficit hídrico sino también los efectos tóxicos directos de las diferentes deficiencias nutricionales. Se estima que entre el 40 y 50 % de los suelos arables no

irrigados en todo el mundo son de características ácidas (pH inferior a 5,5) y con altas saturaciones de aluminio. Los efectos más marcados en las plantas afectadas por toxicidad por Al³⁺ son la inhibición y escaso desarrollo del sistema radical lo que conlleva a efectos negativos tanto en la absorción de nutrimentos como de agua, que al final resultan en un bajo desarrollo y, por ende, una disminución en la productividad (Ma *et al.*, 2001). Adicionalmente, la asimilación de dióxido de carbono y la actividad fotosintética se reduce (Rout *et al.*, 2001). A nivel celular se encuentra que el Al³⁺ interfiere directamente con la división celular en la punta de las raíces y en las raíces laterales, aumenta la rigidez de la pared celular por incremento en el entrecruzamiento de pectinas, reduce la replicación del ADN incrementando la dureza de la doble hélice del ADN y disminuye la respiración celular (Rout *et al.*, 2001).

Por otro lado, el aluminio, por su carácter de ácido más fuerte que otros oligoelementos catiónicos, es un competidor fuerte por sitios de reacción en el interior de la célula (Boscolo *et al.*, 2003), por lo que inhibe las funciones del aparato de golgi y las membranas (Boscolo *et al.*, 2003). En la célula, la concentración de Al^{3+} libre depende del pH del simplasto y es menor a 10^{-10} M, a esta concentración tan baja el Al^{3+} ya es fitotóxico, pues posee gran afinidad por grupos funcionales con oxígeno (Kochian, 1995) y se une 10^7 veces más con el ATP que el Mg^{+2} ; es decir, una concentración nanomolar de Al puede ocupar por completo los sitios de enlace del ATP disponibles para el Mg^{+2} , lo cual tiene un efecto directo sobre la fotosíntesis (Ma *et al.*, 2011).

Las estrategias de adaptación de las plantas a las altas saturaciones de aluminio, involucran varios procesos que al final pretenden mantener rangos metabólicos mínimos que le permitan a la planta sobrevivir. A nivel foliar los mecanismos adaptativos se centran en el sustento de niveles óptimos de intercambio de gases y fotosíntesis, de tal forma que la traslocación de fotoasimilados subsecuente permita lograr estructuras vegetales funcionales.

El proceso de la fotosíntesis tiene varios puntos limitantes, principalmente radiación incidente, agua, nutrimentos, permeabilidad de membranas selectivas, temperatura. Es decir, cualquier interacción que cambie el equilibrio de estos parámetros va a influir sobre la fotosíntesis, como es el caso del Al^{3+} . La pérdida de agua por transpiración a través de los estomas es una consecuencia inevitable de la apertura estomática para permitir la entrada de CO_2 . La planta debe regular la apertura de los estomas de tal modo que maximice la entrada de CO_2 a la vez que minimice la pérdida de agua, en este último balance radica la integridad de los mecanismos adaptativos. Estos dos procesos tienen otra implicación muy importante, pues la transpiración de vapor de agua resulta clave para la refrigeración foliar; es decir, el control de la temperatura foliar, que también es trascendente en la eficiencia de la fotosíntesis.

Lo anterior va unido a la interrupción en el tráfico de fotoasimilados, resultando en una acumulación foliar y al incremento de mecanismos de fotoprotección y control de especies reactivas de oxígeno, en-

zimáticos y no enzimáticos, que inevitablemente se forman por la pérdida de eficiencia en la cesión de energía producto de la interacción con el Al^{3+} . Adicionalmente, las plantas poseen sofisticados sistemas antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos. El sistema enzimático involucra enzimas tales como superóxido dismutasa (SOD), ascorbato peroxidasa (APX), glutatión S-transferasa (GST) y Catalasa (CAT), esta última ubicada fuera del cloroplasto. Todo lo anterior lleva a que las plantas en ambientes con altos contenidos de Al^{3+} presenten un retardo metabólico y de crecimiento, que al final se traduce en un bajo rendimiento. La caracterización de esta interacción permitirá establecer marcadores de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos sensibles a la interacción palma-Al, que puedan funcionar no solo como indicadores de selección de materiales sino para contribuir a la interpretación de este tipo de estrés abiótico.

Para el presente estudio se evaluaron dos genotipos comerciales de palma de aceite, *E. guineensis* y el híbrido OxG sembrados en suelos con 17,75 y 77,12 % de saturación de aluminio, para observar los posibles mecanismos de ajuste del intercambio de gases, crecimiento, sistema antioxidante, azúcares y clorofilas, y su relación como mecanismos concertados de tolerancia al aluminio y, de esta forma, concretar si existe alguna limitación estomática en la interacción palma-Al.

Materiales

El ensayo se ejecutó en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína perteneciente al Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma), ubicado a 35 km de Barrancabermeja sobre la troncal del Magdalena Medio. Latitud $6^{\circ} 58'57''$ Norte y Longitud $73^{\circ} 41'43''$ Oeste, a 110 metros sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 2.860 mm y una temperatura media de 28°C . Se sembraron semillas en punto blanco de dos genotipos de palma de aceite *E. guineensis* (IRHO 1001) e híbrido interespecífico OxG (Unipalma 0753) en un germinador con arena durante un mes, luego se trasladaron a bolsas de vivero bajo dos tipos de suelo con diferentes características y saturaciones de aluminio (Tabla 1), en cinco repeticiones y dos palmas por repetición. El diseño experimental es-

Tabla 1. Caracterización fisicoquímica de los suelos empleados para el crecimiento de las plántulas de *E. guineensis* e híbrido OxG.

Parámetro	Unidades	Suelo 1	Suelo 2	Valores críticos en palma		
				Bajo	Medio	Alto
pH	Unidades	4,45	4,05	< 5,5	5,5 - 6,5	> 6,5
Capacidad intercambio catiónico	cmol(+)/kg	13,16	5,95	< 10	10 - 20	> 20
Carbono orgánico	%	1,67	0,91	< 1,5	1,5 - 2,5	> 2,5
Materia orgánica	%	2,88	1,57	< 2	2 - 4	> 4
Potasio	cmol(+)/kg	0,11	0,06	< 0,2	0,2 - 0,4	> 0,4
Calcio	cmol(+)/kg	5,44	0,78			
Magnesio	cmol(+)/kg	1,53	0,15	< 0,2	0,2 - 0,3	> 0,3
Sodio	cmol(+)/kg	0,10	0,06		< 1	> 1
Fósforo	mg/kg	2,41	2,91	< 15	15 - 30	> 30
Azufre	mg/kg	7,44	18,30	< 10	10 - 15	> 15
Boro	mg/kg	0,17	0,23	< 0,25	0,25 - 0,50	> 0,50
Hierro	mg/kg	54,07	30,90	< 15	15 - 30	> 30
Cobre	mg/kg	1,27	0,47	< 0,5	0,5 - 1,5	> 1,5
Manganeso	mg/kg	37,39	3,02	< 5	5 - 10	> 10
Zinc	mg/kg	19,78	3,79	< 1,0	1,0 - 2,0	> 2,0
Aluminio	cmol(+)/kg	1,55	3,54			
Saturación de K	%	1,26	1,31	< 2	2 - 6	
Saturación de Ca	%	62,31	16,99	< 30	30 - 40	> 40
Saturación de Mg	%	17,53	3,27	< 10	10 - 20	> 20
Saturación de Na	%	1,15	1,31		< 1,5	
Saturación de aluminio	%	17,75	77,12		20 - 30	
Mg/K	Unidades	13,91	2,50	< 1 : def. Mg	3	> 18 : def. K
Ca/Mg	Unidades	3,56	5,20		2 - 4	> 10 : def. Mg
Ca/K	Unidades	49,45	13,00		6	> 30 : def. K
(Ca+Mg)/K	Unidades	63,36	15,50		10	> 40 : def. K

tablecido para este montaje fue completamente al azar con parcelas divididas, la unidad principal fue la saturación de aluminio del suelo y la unidad secundaria fue el genotipo. La evaluación se realizó ocho meses después de la siembra.

Para evaluar la respuesta de la palma de aceite a la alta saturación de aluminio en el suelo, se midieron las variables fisiológicas de intercambio de gases (tasas fotosintéticas, conductancia estomática, transpiración y uso eficiente del agua) con el medidor de gases al infrarrojo (IRGA), marca LICOR modelo 6400. El horario de muestreo fue de 9 a.m. a 11 a.m.

en la hoja 3 con una radiación fotosintéticamente activa (RFA) saturante de 1.000 $\mu\text{moles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y una concentración de CO_2 de 400 ppm. También se tomaron medidas vegetativas (emisión foliar, altura de la palma, área foliar) y de biomasa acumulada al final del experimento y se evaluaron cambios bioquímicos en muestras de tejido que fueron colectadas, puestas en nitrógeno líquido para parar cualquier reacción y almacenadas a $-80\text{ }^\circ\text{C}$ hasta los análisis.

Las variables bioquímicas evaluadas fueron: contenido de azúcares totales (Dubois *et al.*, 1956), azúcares reductores (Nelson, 1944; Somogyi, 1952),

clorofila total y carotenoides con acetona al 80 % (v/v) a -20 °C, (Lichtenthaler y Buschmann, 2001). También se determinó la actividad catalasa (CAT EC.1.11.1.6) mediante el método permanganométrico (Ulrich, 1974); la actividad peroxidasa (POD EC.1.11.1.7) por el método de *O*-dianisidina (Kireyko *et al.*, 2006) la actividad ascorbato peroxidasa (APX EC.1.11.1.11) mediante seguimiento espectrofotométrico (Nakano y Asada, 1981). El contenido de proteína total soluble se determinó por el método de Bradford (Bradford, 1976).

El conjunto de datos generados fue sometido a un análisis de varianza para mantener la singularidad y la comparación de medias se hizo mediante la prueba de Tukey ($P < 0,01$) utilizando el programa estadístico SAS® versión 9.1.

Resultados

Las palmas de *E. guineensis* sembradas en suelo con 77,12 % de saturación de aluminio presentaron una disminución de 50 % en área foliar y de más de 70 % en la acumulación de biomasa en comparación con las palmas crecidas bajo 17,75 % de saturación de aluminio, pasando de 741,26 cm² a 296,42 cm² y de 15,60 g a 4,50 g, respectivamente. En contraste, la emisión foliar y altura de la palma no registraron cambios significativos (Figura 1, Tabla 2). Dentro de los parámetros de intercambio de gases se registró una disminución en la tasa de fotosíntesis neta de 12,94 a 5,44 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, al igual que la conductancia estomática y la transpiración; en contraste, el uso eficiente del agua no presentó cambios significativos (Figura 2, Tabla 2).

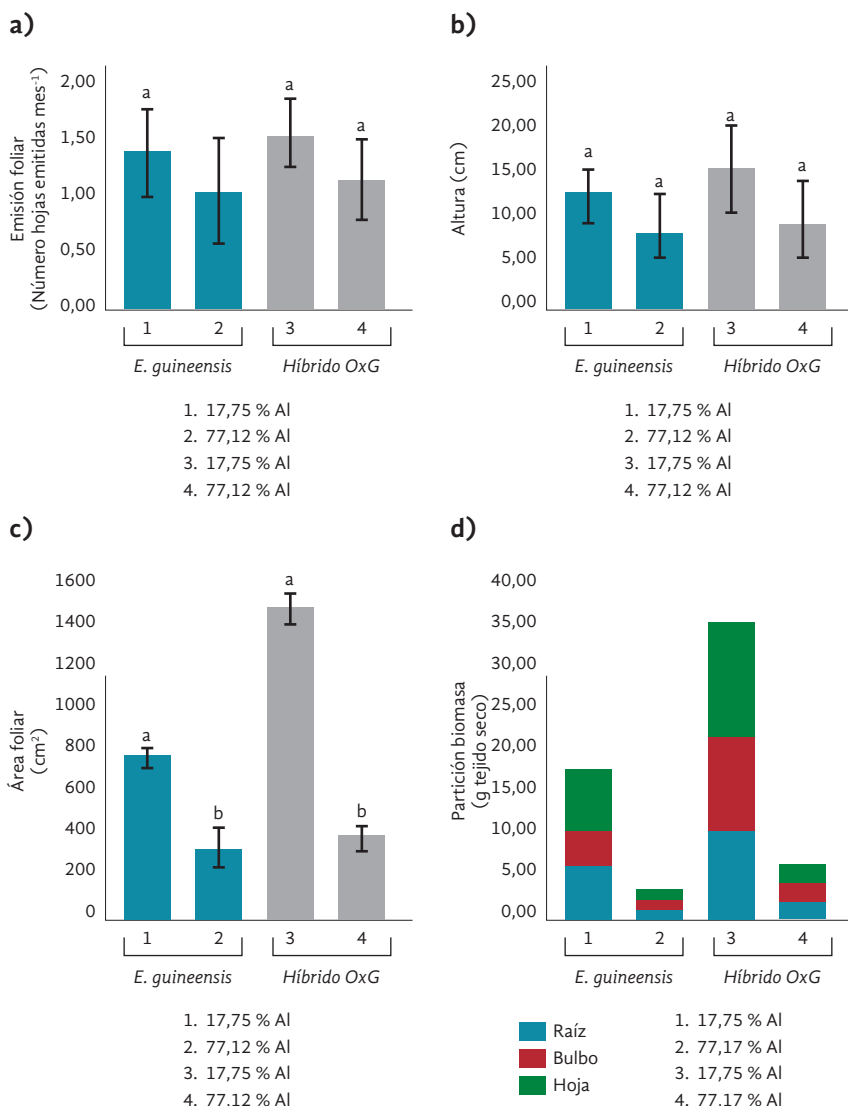


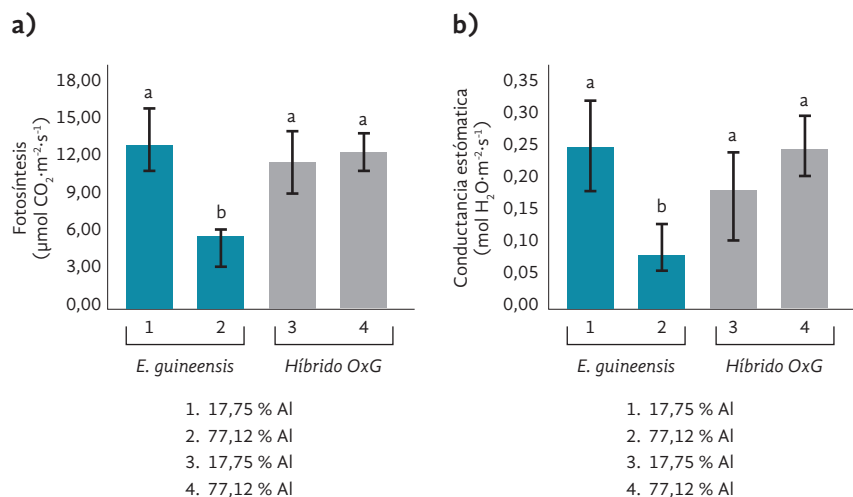
Figura 1. Efecto de la saturación de aluminio en el suelo sobre la emisión foliar, área foliar, altura y partición de biomasa en plantas *E. guineensis* e híbrido OxG. Promedios con letras diferentes son significativamente diferentes $p < 0,01$ (Tukey). a) Emisión foliar, b) Altura, c) Área foliar y d) Partición biomasa.

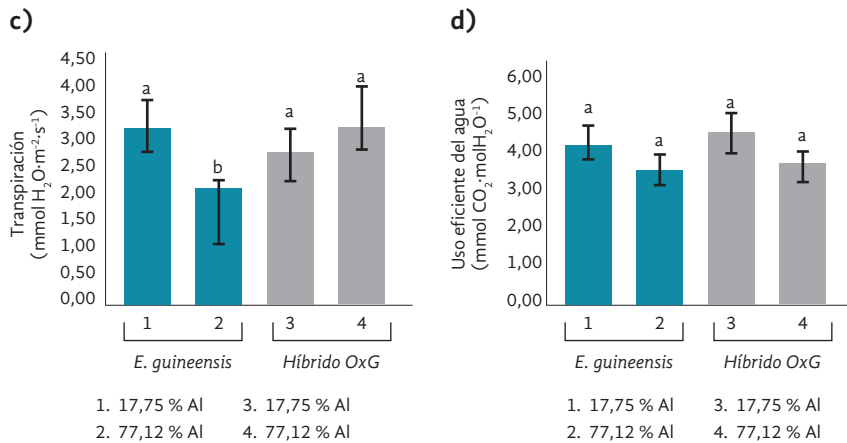
Tabla 2. Análisis de varianza (Anava) de las variables de crecimiento, fisiología y bioquímica en plantas *E. guineensis* e híbrido OxG crecidos en suelos con 20 y 80 % de saturación de aluminio.

Fuente de variación	Repetición	Saturación	Repetición *Saturación	Genotipo	Genotipo *Saturación
Fotosíntesis neta	7,00 n.s	38,64 **	4,19 n.s	4,97 n.s	15,75 n.s
Conductancia estomática	4.765,44 n.s	10.081,02 n.s	4.390,70 n.s	574,99 n.s	16.638,01 n.s
Transpiración	0,25 n.s	1,59 n.s	0,67 n.s	0,12 n.s	1,27 n.s
UEA	2,10 E-7**	3,47 E-7**	2,48 E-7**	2,91 E-7**	3,53 E-7 n.s
Emisión foliar	0,18 n.s	0,98 **	0,29 n.s	0,15 n.s	0,01 n.s
Altura	31,56 n.s	166,13 **	19,14 n.s	69,11 **	2,70 n.s
Área foliar	3.421,89 n.s	577.782,98 n.s	257,66 n.s	126.294,94 n.s	135.666,99 n.s
Azúcares totales	0,014 n.s	8,692 **	0,006 n.s	0,199 n.s	0,010 n.s
Azúcares reductores	0,003 n.s	0,201 **	0,004 n.s	0,016 n.s	0,006 n.s
Proteína	0,004 n.s	0,470 **	0,002 n.s	0,100 n.s	0,025 n.s
Clorofila A	0,002 n.s	0,444 **	0,001 n.s	0,009 n.s	0,005 n.s
Clorofila B	0,001 n.s	0,401 **	0,004 n.s	0,002 n.s	0,001 n.s
Clorofila total	0,006 n.s	1,689 **	0,002 n.s	0,021 n.s	0,001 n.s
Carotenoides	0,004 n.s	0,011 **	0,004 n.s	0,014 n.s	0,011 n.s
Peroxidasa	5,722 n.s	16,63 n.s	1,31 n.s	51,25 n.s	5,224 n.s
Catalasa	98,31 n.s	540,88 n.s	51,08 n.s	5257,67 n.s	19,59 n.s
Ascorbato peroxidasa	452.337,2 n.s	5'499.402,7 *	256.517,2 n.s	4'156.725,8 n.s	304.253,6 n.s
Clorofila A / clorofila B	0,012 n.s	0,007 n.s	0,029 n.s	0,061 n.s	0,049 n.s
Carotenoides / clorofila total	0,002 n.s	0,200 **	0,002 n.s	0,019 n.s	0,014 n.s

*p<0,05, **p<0,01, n.s. p>0,05 no significativa. Grados de libertad: 2 Repetición: 4. Genotipo: 1. Saturación: 1. Repetición*Saturación: 4. Genotipo*Saturación: 1.

Figura 2. Efecto de la saturación de aluminio en el suelo sobre la fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y uso eficiente del agua en plantas de *E. guineensis* e híbrido OxG. Promedios con letras diferentes son significativamente diferentes p<0,01 (Tukey). a) Fotosíntesis, b) Conductancia estomática, c) transpiración, d) Uso eficiente del agua.





En el híbrido OxG el área foliar se redujo cinco veces (de 1.471,89 a 368,71 cm²) mientras que la acumulación de biomasa, más de tres veces (de 35,1 a 10,0 g) en respuesta a la toxicidad por Al³⁺. La emisión foliar y altura de la palma no registraron cambios significativos (Figura 1, Tabla 2). La fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y uso eficiente del agua (Figura 2, Tabla 2) no presentaron cambios en el híbrido interespecífico OxG. Comparando las plantas mantenidas en

suelo con alta saturación de aluminio con las crecidas en la saturación baja, el contenido de pigmentos fotosintéticos se redujo a la mitad en los dos genotipos pasando de 1,03 a 0,43 mg clorofila total TFF⁻¹ en el caso *E. guineensis* y de 0,95 a 0,38 mg clorofila total TFF⁻¹ para el híbrido interespecífico OxG. Los carotenoides se incrementaron dos veces en *E. guineensis* alcanzando niveles de 0,077 mg TFF⁻¹ y tres veces en el híbrido OxG llegando a 0,109 mg TFF⁻¹ (Figura 3, Tabla 2).

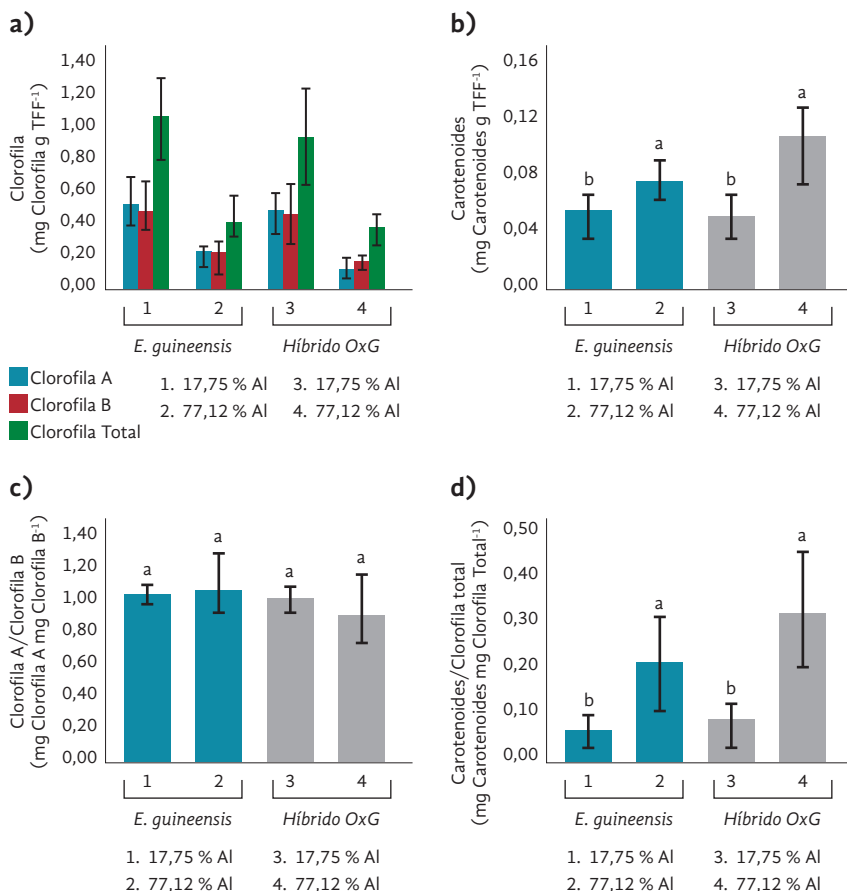


Figura 3. Efecto de la saturación de aluminio en el suelo sobre la clorofila, carotenoides, relación clorofila A/clorofila B y relación carotenoides/clorofila total en plantas de *E. guineensis* e híbrido OxG. Promedios con letras diferentes son significativamente diferentes p<0,01 (Tukey). a) Clorofila, b) Carotenoides, c) Relación clorofila A/clorofila B, d) Relación carotenoides/clorofila total.

En *E. guineensis* comparando palmas crecidas en suelo con 17,75 % y 77,12 % de saturación de aluminio, el contenido de azúcares totales se incrementó de 0,757 a 2,048 mg azúcares totales TFF⁻¹, mientras que el contenido de azúcares reductores subió de 0,093 a 0,260 mg azúcares reductores TFF⁻¹ (Figura 4); de forma similar, la actividad enzimática peroxidasa y ascorbato peroxidasa presentaron incrementos significativos (Figura 5, Tabla 2). El contenido de proteína disminuyó de 3,362 a 2,981 mg proteína total TFF⁻¹ (Figura 4, Tabla 2) mientras que la actividad enzimática catalasa no registró cambios (Figura 5).

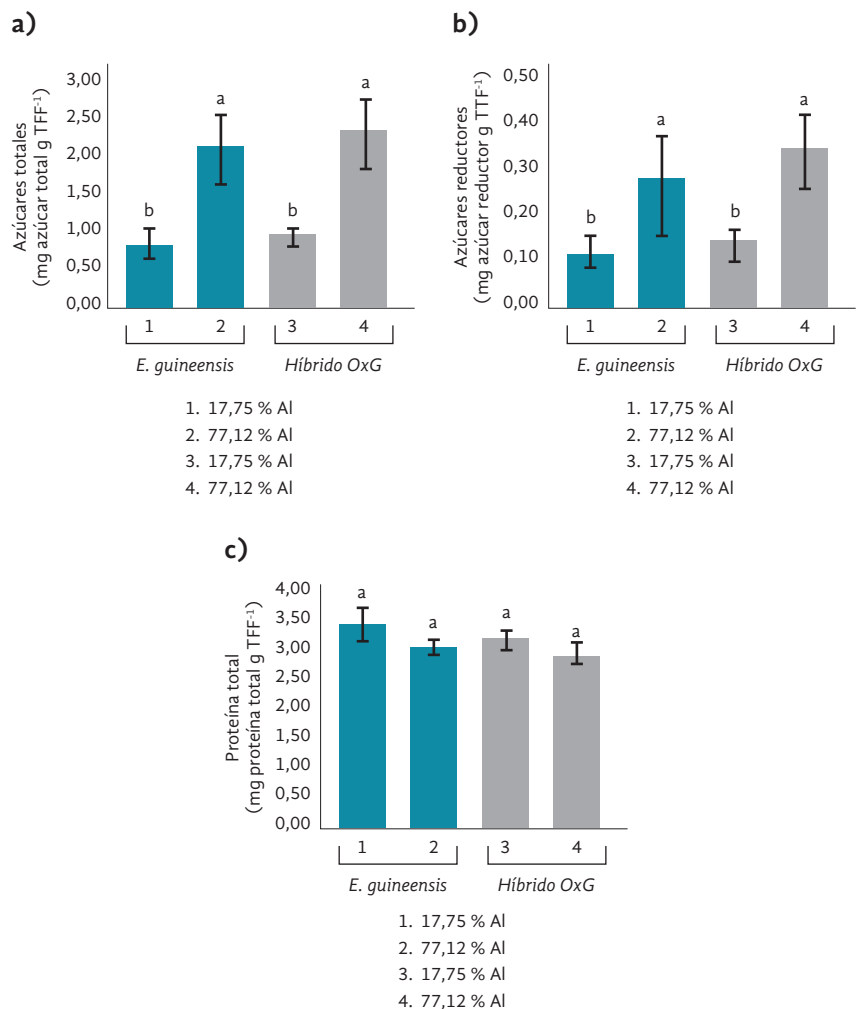
En lo que respecta al comportamiento del híbrido OxG, el contenido de azúcares totales subió de 0,911 a 2,278 mg azúcares totales TFF⁻¹ y el de azúcares reductores de 0,116 a 0,353 mg azúcares reductores TFF⁻¹ (Figura 4), mientras que el de proteína total disminuyó

de 3,144 a 2,907 mg proteína total TFF⁻¹ (Figura 4). De las actividades enzimáticas evaluadas, solo la ascorbato peroxidasa presentó cambios (Figura 5).

Discusión

Plantas en condiciones adecuadas de crecimiento presentan una coordinación y equilibrio dinámico en sus procesos metabólicos, desbalances en estos procesos tienen implicaciones fisiológicas y bioquímicas que dependen de la interacción específica planta-factor. Es sabido que las alteraciones del aparato fotosintético por efecto del estrés afectan el metabolismo y productividad de muchos cultivos (Poschenrieder y Barceló, 2004). En hojas, la toxicidad por Al³⁺ induce malformaciones en los cloroplastos, aun cuando no se detectan altas concentraciones de Al³⁺ en este organelo, indicando efectos indirectos sobre su funcionamiento.

Figura 4. Efecto de la saturación de aluminio en el suelo sobre la concentración de azúcares y proteína total en plantas de *E. guineensis* e híbrido OxG. Promedios con letras diferentes son significativamente diferentes $p < 0,01$ (Tukey). a) Azúcares, b) Azúcares reductores, c) Proteína total (mg Proteína TFF⁻¹).



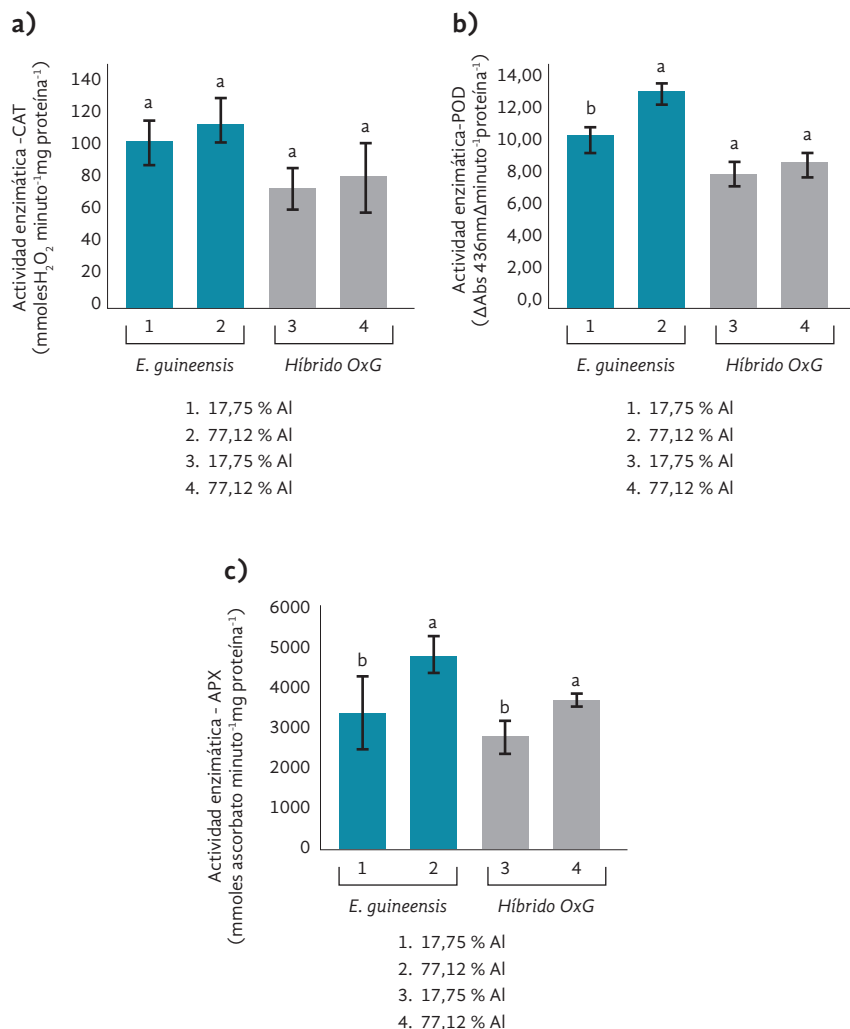


Figura 5. Efecto de la saturación de aluminio en el suelo sobre las actividades enzimáticas plantas de *E. guineensis* e híbrido OxG. Promedios con letras diferentes son significativamente diferentes $p < 0,01$ (Tukey). a) Catasa, b) c) Ascorbato Peroxidasa.

Dentro del conjunto de variables evaluadas para el genotipo *E. guineensis* sembrado en suelo con alta saturación de aluminio, las tendencias muestran una disminución en los siguientes parámetros: fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración, emisión foliar, altura final, área foliar y los contenidos de proteína y clorofila total; en contraste, con los incrementos observados en los contenidos de los indicadores: azúcares totales y reductores, carotenoides y en las actividades enzimáticas peroxidasa y ascorbato peroxidasa. La actividad enzimática catalasa no registró cambios estadísticamente significativos.

Por su parte, el híbrido OxG sembrado en suelo con alta saturación de aluminio muestra una disminución en los siguientes parámetros: emisión foliar, altura final, área foliar y los contenidos de proteína y clorofila total; en contraste con los incrementos ob-

servados en los contenidos de los indicadores: azúcares totales y reductores, carotenoides y en las actividades enzimáticas catalasa, peroxidasa y ascorbato peroxidasa. La fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración no registraron cambios estadísticamente significativos. Es de resaltar la alta producción de área foliar que tiene el híbrido trabajado.

Varios estudios en distintas especies indican una disminución en el contenido de clorofila total y de la fotosíntesis acompañada de una inhibición parcial del transporte de electrones en el fotosistema II (PSII) en respuesta al Al³⁺ (Pereira *et al.*, 2000). La reducción en la tasa de asimilación de CO₂ debido a la toxicidad por Al³⁺ se ha reportado en especies como el maíz (Chaffai *et al.*, 2005) y el trigo (Magalhaes, 2006); pero se desconoce si esta reducción es producto de alteraciones estomáticas.

Los datos disponibles indican que la reducción en la tasa de asimilación de CO₂ producto de la exposición a Al³⁺ induce daño en el fotosistema II, alteraciones en la ultraestructura de cloroplastos, disminución en Fv/Fm, cambios en la concentración de pigmentos y tasa de transporte (Rout *et al.*, 2001).

En el caso de *E. guineensis* en condiciones de alta saturación de aluminio, se tiene la misma cantidad de energía llegando a los fotosistemas pero su poder de aprovechamiento ha caído considerablemente, las plantas han desarrollado un conjunto de mecanismos de respuesta que les permiten mitigar estos desbalances, es así como parte de esa energía pasa a ser absorbida por los carotenos provenientes de la activación del ciclo de las xantofilas, mecanismo de captura de calor y energía; pero mucha de esta también pasa a formar radical superóxido, por cesión de un electrón al oxígeno, que en el cloroplasto se dismuta a peróxido de hidrógeno por acción de la SOD o de manera espontánea y cuyo control lo llevan a cabo la APX dentro del cloroplasto y las CAT y POD fuera de esta estructura, nuestros resultados muestran que se incrementa tanto el contenido de carotenos como la actividad enzimática APX y POD, pero no la CAT.

Esto puede entenderse a la luz del proceso inhibitorio que sufre la fotosíntesis y, en general, el intercambio de gases; las plantas de *E. guineensis* en suelos con altas saturaciones de aluminio sufren una disminución considerable de su capacidad fotosintética; es decir, se limita la captura de dióxido de carbono y de energía, pero las condiciones ambientales siguen siendo las mismas, por lo cual la cantidad de luz que llega

sigue manteniéndose constante, ese exceso de energía que está llegando se trata de mitigar con la sobreacumulación de carotenoides foliares y se evidencia en el incremento de las actividades enzimáticas APX y POD, producto de la aparición desmedida de ERO, el fracaso metabólico surge entonces, en la incapacidad de este genotipo para mitigar este exceso energético, pues los mecanismos enzimáticos que se activan no logran contrarrestar el flujo de ERO, que al final, sumado a la pérdida de eficiencia en el intercambio de gases, lleva a la planta a crecimientos anormales y retrasados.

Los resultados encontrados en palma evidencian que *E. guineensis* registra el conjunto de parámetros más afectados por la presencia de Al³⁺ en el medio, en contraste, el híbrido muestra un conjunto de comportamientos diferentes y tendientes a mantenerse en niveles fisiológicos adecuados. Es claro que la respuesta es contrastante entre los dos genotipos evaluados. La respuesta de *E. guineensis* es un comportamiento típico de plantas que no toleran niveles altos de Al³⁺ en el suelo, mientras el híbrido OxG registra características de plantas más tolerantes a la toxicidad por Al³⁺.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Campo Experimental Palmar de la Vizcaína y al conjunto de colaboradores y miembros del Grupo de Investigación del Programa de Biología y Mejoramiento Genético de Cenipalma. Esta investigación fue cofinanciada por el Fondo de Fomento Palmero, administrado por Fedepalma, y el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.

Referencias bibliográficas

- Boscolo PRS, Menossi M, Jorge RA. (2003). Aluminum-induced oxidative stress in maize. *Phytochemistry* 62:181–189.
- Bradford MM. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of micrograms quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytical biochemistry* 72, 248-254.
- Chaffai, R., A. Tekitek y E. El Ferjani. (2005). Aluminum toxicity in maize seedling (*Zea mays* L.): Effects on growth and lipid content. *J. Agron.* 4(1), 67-74.
- Delhaize, E., Ryan, P.R., (1995). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* 107, 315–321.

- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28, 350-356.
- Giannakoula, A. M. Moustakas, P. Mylona, I. Papadakis, T. Yupsanis. (2008). Aluminum tolerance in maize is correlated with increased levels of mineral nutrients, carbohydrates and proline, and decreased levels of lipid peroxidation and Al accumulation. *Journal of Plant Physiology* 165: 385-396.
- Giannakoula, A. M. Moustakas, P. Mylona, I. Papadakis, T. Yupsanis. (2008). Aluminum tolerance in maize is correlated with increased levels of mineral nutrients, carbohydrates and proline, and decreased levels of lipid peroxidation and Al accumulation. *Journal of Plant Physiology* 165: 385-396.
- Jones, D.L., Blancaflor, E.B., Kochian, L.V., Gilroy, S. (2006). Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. *Plant Cell Environ.* 29: 1309–1318.
- Kireyko A. V., Veselova A., Shekhovtsova T. N. (2006). Mechanisms of peroxidase oxidation of *o*-dianisidine, 3,3',5,5'-tetramethylbenzidine, and *o*-phenylenediamine in the presence of sodium dodecyl sulfate. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry* 32, 71-77.
- Kochian, L.V. (1995). Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46, 237–260.
- Lichtenthaler, H. K. C. Buschmann, Chlorophylls and carotenoids –measurement and characterisation by UV-VIS. Current protocols in food analytical chemistry. In: Wiley J. *Current protocols in food chemistry* (2001) New York, F4.3.1–F4.3.8.
- Ma, B., Gao, L., Zhang, H., Cui, J., Shen, Z. (2011). Aluminum-induced oxidative stress and changes in antioxidant defenses in the roots of rice varieties differing in Al tolerance *Plant Cell Rep* DOI 10.1007/s00299-011-1187-7 Springer-Verlag.
- Magalhaes, J. (2006). Aluminum tolerance genes are conserved between monocots y dicots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 9749-9750.
- Nakano, Y.; Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbat especific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiology*, 22, 867–880.
- Nelson, N. (1944). A photometric adaptation of the Somogyi method for determination of glucose. *Journal of Biological Chemistry*. 153:257-262.
- Poschenrieder C. y J. Barceló. (2004). Estrés por metales pesados. pp. 413–442. En: Reigosa, M., N. Pedrol y A. Sánchez (eds). *La Ecofisiología vegetal, una ciencia de síntesis*. Thomson-Paraninfo, Madrid.
- Rout, G.R., S. Samantara y P. Dasb. (2001). Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie* 21: 3–21.
- Somogyi M. (1952). Notes of sugar determination. *Journal of Biological Chemistry* 195, 19-23.
- Ulrich BH. (1974). *Method Enzimology*. New York. Academic Press pp 109-115.
- Watanabe, T. y M. Osaki. (2002). Mechanisms of adaptation to high aluminium conduction in native plants species growing in acids soils: A Review. *Plant Anal.* 33 (7 y 8), 1247–1260.