

La toxicidad por aluminio (Al^{3+}) como limitante del crecimiento y la productividad agrícola: el caso de la palma de aceite*

Aluminum (Al^{3+}) Toxicity as a Limiting Factor for Growth and Agricultural Productivity: The Case of Oil Palm

CITACIÓN: Rivera, Y., Moreno, L., Herrera, M., & Romero, H. M. (2016). La toxicidad por aluminio (Al^{3+}) como limitante del crecimiento y la productividad agrícola: el caso de la palma de aceite. *Palmas*, 37(1), 11-23

PALABRAS CLAVE: ácidos orgánicos, crecimiento, estrés abiótico, fitotoxicidad, tolerancia.

KEYWORDS: Abiotic stress, growth, organic acids, phytotoxicity, tolerance.

RECIBIDO: octubre de 2015.

APROBADO: diciembre de 2015.

*Artículo de investigación e innovación científica y tecnológica

YURANY D. RIVERA MÉNDEZ
Programa de Biología y Mejoramiento,
Cenipalma

LEONARDO MORENO CHACÓN
Programa de Biología y Mejoramiento,
Cenipalma

MARIANA HERRERA CORZO
Programa de Biología y Mejoramiento,
Cenipalma

HERNÁN MAURICIO ROMERO ANGULO
Programa de Biología y Mejoramiento,
Cenipalma. Departamento de Biología,
Universidad Nacional de Colombia
hromero@cenipalma.org

Resumen

El aluminio soluble (Al^{3+}) es el factor más limitante del crecimiento y la productividad de los cultivos en los suelos ácidos del mundo. La toxicidad por aluminio afecta a la estructura y funcionamiento de la membrana, la síntesis de ADN, la elongación celular, la nutrición mineral y el metabolismo en general. La estrategia más eficaz para mejorar la producción agrícola en suelos con problemas de toxicidad por Al^{3+} suele ser la adición de materiales correctivos (encalantes u orgánicos) al suelo combinado con el empleo de cultivares tolerantes. La tolerancia al aluminio varía entre especies y entre variedades, e implica diversos mecanismos que incluyen la exclusión y disminución de la reactividad del Al^{3+} mediante la exudación de ácidos orgánicos, el transporte de aluminio quelado en el floema, el almacenamiento vacuolar, la producción de mucílago, y/o la presencia de proteínas de membrana exclusoras. La palma de aceite tolera grandes variaciones en las condiciones de acidez del suelo, dada principalmente por la exudación radical de ácidos orgánicos. Sin embargo, pH extremadamente ácidos con elevados contenidos de Al^{3+} causan una disminución general en su crecimiento y desarrollo. Por tanto, Cenipalma ha venido trabajando en la identificación de materiales tolerantes de *E. guineensis* y el híbrido OxG, que junto con el suministro adecuado de nutrientes y la aplicación de materiales quelantes hagan frente a este estrés abiótico.

Abstract

Soluble aluminum (Al^{3+}) is the most limiting factor for growth and crop productivity in acid soils around the world. Aluminum toxicity has an effect on the structure and function of the membrane, DNA synthesis, cell elongation, mineral nutrition and metabolism in general. The most effective strategy to improve agricultural production in soils with Al^{3+} toxicity is the addition of corrective materials (liming or organic) to the soil and the use of tolerant cultivars. Aluminum tolerance varies between species and varieties, and involves various mechanisms that include exclusion and reduction of Al^{3+} reactivity by exudation of organic acids, aluminum chelate transportation in the phloem, vacuolar storage, mucilage production, and/or the presence of membrane proteins excluders. Oil palm tolerates large variations in soil acidity conditions, due to organic acids exudation by the roots. However, extremely acidic pH with high contents of Al^{3+} causes a general reduction on plant growth and development. Therefore, Cenipalma has been working on identifying tolerant materials of *E. guineensis* and interspecific OxG hybrids, together with an adequate supply of nutrients and application of chelating materials to overcome this abiotic stress.

Introducción

El aluminio soluble (Al^{3+}) es el factor más limitante para el crecimiento y la producción de los cultivos en suelos ácidos (Tang *et al.*, 2002; Álvarez *et al.*, 2005; Liao *et al.*, 2006; Cristancho *et al.*, 2010); conlleva a la disminución de la solubilidad del fósforo y del molibdeno, y al descenso de la concentración de macronutrientes en la solución del suelo (Rout *et al.*, 2001); y en la planta, causa una alteración del metabolismo general, especialmente inhibe el crecimiento radical, lo cual tiene como consecuencia una reducción en la toma de agua y nutrientes (Ma *et al.*, 2001; Barceló & Poschenrieder, 2002). Sin embargo, la magnitud de estos efectos depende de las propiedades físico-químicas del suelo y de la tolerancia de las especies vegetales (Casierra & Aguilar, 2007), incluyendo la palma de aceite, cuyo cultivo se está expandiendo en Colombia y las zonas tropicales del mundo caracterizadas por suelos ácidos con bajos contenidos de fósforo y cationes intercambiables (Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^{+}) y alta saturación de aluminio (Arias & Múnevar, 2004). Por esta razón, y con el fin de establecer una herramienta de documentación que sirva como base para el manejo del estrés por aluminio en condiciones de campo, a continuación se describe integralmente el problema del Al^{3+} en el suelo y las plantas, así como los

mecanismos de tolerancia, y algunas alternativas de manejo, con énfasis en el cultivo de palma de aceite.

El aluminio en el suelo

Los suelos ácidos pueden ser resultado de la mineralización de materiales parentales con bajo contenido de cationes (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^{+} y Na^{+}), de una disminución de pH ocasionada por la lixiviación de estos elementos, de prácticas agrícolas que incluyen la aplicación de fertilizantes amoniacales o de la lluvia ácida (Arcos & Narro, 2009). La acidez de los suelos limita el crecimiento de las plantas debido a una combinación de factores que incluyen la baja disponibilidad de nutrientes esenciales, especialmente calcio, magnesio y algunos micronutrientes (Kochian *et al.*, 2004), y/o la toxicidad de manganeso o aluminio. Sin embargo, es este último factor, en su forma Al^{3+} el que más limita la producción agrícola (Tang *et al.*, 2002; Álvarez *et al.*, 2005; Liao *et al.*, 2006; Cristancho *et al.*, 2010).

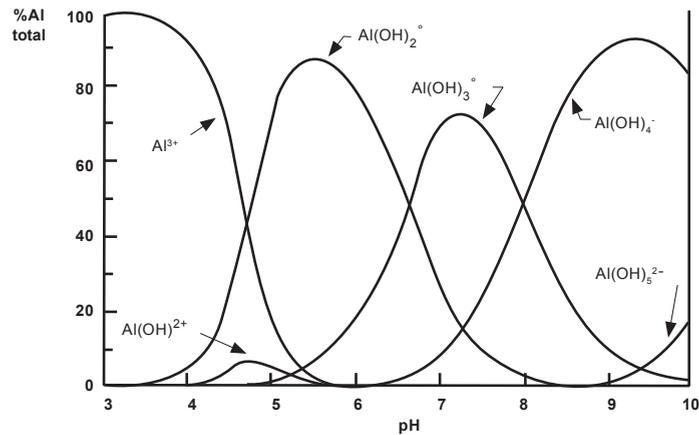
El aluminio hace parte de los complejos aluminosilicato que liberan fácilmente el ion Al^{3+} a la solución del suelo (Álvarez *et al.*, 2005). Según el pH, el aluminio puede estar de forma soluble, intercambiable y tóxica para las plantas (Al^{3+}), o de forma polimerizada

como hidróxidos de aluminio o aluminatos (Porta *et al.*, 2003). A un pH menor de 4,7 predomina el Al^{3+} ;

entre 4,7 y 6,5 el $Al(OH)^{2+}$ y entre 6,5 y 8,0 el aluminio insoluble, $Al(OH)_3$ (Figura 1).

Figura 1. Distribución porcentual de las formas de aluminio en una solución de acuerdo al pH.

Fuente: Porta *et al.* (2003)

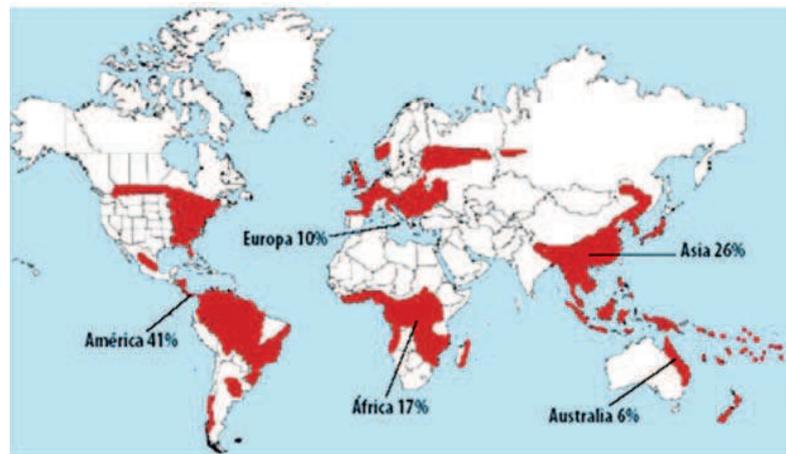


En el mundo, aproximadamente el 30 % de la superficie agrícola, y el 50 % de la superficie potencialmente arable está formada por suelos ácidos (Kochian *et al.*, 2004; Liao *et al.*, 2006). De esta cifra, el 41 % se encuentra en América, el 26 % en Asia, el 17 % en África, el 10 % en Europa, y el 6 % en Oceanía

(Figura 2). En las zonas templadas, los suelos ácidos son predominantemente orgánicos (espodosoles, alfisoles, inceptisoles e histosoles), mientras que en las zonas tropicales, los suelos son ácidos minerales, entre los que predominan los ultisoles y los oxisoles (Liao *et al.*, 2006).

Figura 2. Mapa de la distribución de suelos ácidos en el mundo.

Fuente: Arcos & Narro (2009).



El 81 % de los suelos tropicales de América son ácidos y con alta concentración de aluminio soluble. En Colombia la superficie del suelo afectado por acidez con un pH inferior a 5,5, alcanza el 85 % del territorio nacional y se ubica en las cordilleras andinas, los valles interandinos de aluviones ácidos, la Orinoquía, la Amazonía y demás regiones caracterizadas por precipitaciones altas y frecuentes (Casierra *et al.*, 2008; Arcos & Narro, 2009).

Son suelos clasificados taxonómicamente como oxisoles y ultisoles, muy susceptibles a la degradación, de baja fertilidad actual y potencial, con niveles deficientes de macro y micronutrientes y elevada concentración de aluminio, que bajo condiciones naturales no ofrecen un medio óptimo para la producción de cultivos y pasturas y, sin embargo, son dónde se adelantan las actividades agropecuarias y forestales principalmente (Sanz *et al.*, 1999).

Trasporte del aluminio en la planta

Los mecanismos de absorción del aluminio aún no son bien conocidos (Ryan *et al.*, 2011). Por medio de inhibidores metabólicos se demostró que su absorción a través de la raíz es un proceso que no requiere energía (Feixa, 2001). La posibilidad de que la absorción se produzca a través de los canales de calcio o magnesio es admisible ya que el aluminio inhibe la absorción de estos cationes, debido al bloqueo del canal de Ca^{2+} en la membrana plasmática y al similar diámetro con el Mg^{2+} (Garzón, 2003). Las probables vías de entrada del Al^{3+} incluyen: la simple permeabilidad a través de la membrana celular en forma de compuestos neutros, a través de estructuras micelares lipídicas en forma de partículas cargadas o por medio de algún tipo de transportador unido a los fosfolípidos propios de la membrana u otro agente quelante (Feixa, 2001).

Los mecanismos de translocación tampoco se han elucidado en su totalidad (Ryan *et al.*, 2011), debido a que las formas de aluminio al tener una alta afinidad por los compuestos donadores de electrones (compuestos oxigenados, carboxilados, sustancias pépticas, fosfolípidos o nucleótidos), interactúan con múltiples sitios en el apoplasto y simplasto de las células de la raíz, lo que dificulta su seguimiento (Klug & Horst, 2010). No obstante, la evidencia indica que los diferentes aniones de ácidos orgánicos (cítrico, málico, succínico, oxálico, etc.) son los encargados de transportar el aluminio al citoplasma (donde el pH es cercano a 7,0) desde la interface raíz-suelo cuyo pH es menor a 4,5 (Ma *et al.*, 2001). De este conjunto de aniones, solo el oxalato, el citrato y/o el malato son exudados por diferentes especies con algún grado de tolerancia a Al^{3+} (Bose *et al.*, 2010). En plantas tolerantes de maíz y trigo se identificó un canal aniónico que se activa con la presencia del Al^{3+} y favorece el flujo pasivo de estos aniones por un gradiente de potencial desde el citoplasma al apoplasto (Ahn & Matsumoto, 2006). Mientras que variedades sensibles mostraron una baja concentración de citrato y malato en la raíz o en la rizósfera (Kochian *et al.*, 2005). Por tanto, la toma, translocación y acumulación en la vacuola de aluminio no fitotóxico se da vía oxalato, malato o citrato (Poschenrieder *et al.*, 2008; Klug & Horst, 2010).

Cuando este complejo llega al xilema, el ligando se intercambia por citrato y cuando es descargado en las células de la hoja, se realiza de nuevo el intercambio de ligando para la reformación del complejo con el oxalato que es cómo se almacena finalmente en plantas tolerantes (Ma *et al.*, 2001).

Toxicidad

La respuesta de las plantas a la toxicidad por Al^{3+} depende del grado de tolerancia que exhiba la especie, de la concentración de este elemento en el medio (Álvarez *et al.*, 2005), y de otras características del medio como la formación de precipitados insolubles, los efectos protectores de iones, la fuerza iónica de la solución y la presencia de quelantes (Casierra *et al.*, 2008). En general, el Al^{3+} interfiere con la división y elongación celular, modifica la estructura y el funcionamiento de las membranas plasmáticas, aumenta la rigidez de la pared celular, disminuye la respiración, interfiere con la actividad de varias enzimas, reduce la toma de agua e interfiere con la toma, transporte y metabolismo de varios nutrientes (Garzón, 2003; Casierra & Aguilar, 2007), de manera que las consecuencias del estrés por Al^{3+} se presentan a nivel bioquímico y fisiológico.

Efectos a nivel celular

El Al^{3+} puede unirse a los grupos fosfato de los fosfolípidos o a las proteínas de las membranas celulares, disminuir su cantidad (Chaffai *et al.*, 2005), y cambiar así las propiedades de fluidez (Ahn & Matsumoto, 2006), alterando entonces todos los procesos de transporte (dificulta el de cationes y facilita el de aniones) y la actividad enzimática asociada a membranas (Marín *et al.*, 2010). Asimismo, tiene la capacidad de unirse a la pared celular, alterar su estructura y aumentar su rigidez mediante el entrecruzamiento de las pectinas. Cerca del 95 % del aluminio asociado a las raíces de las plantas se encuentra en la pared celular y es el responsable del rápido e irreversible desplazamiento y sustitución del calcio en el apoplasto (Macêdo *et al.*, 2001). Una vez en el citoplasma, el aluminio afecta la homeostasis de los iones H^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+ (Bose *et al.*, 2010).

La exposición al Al^{3+} afecta inicialmente el proceso de elongación celular (Álvarez *et al.*, 2005), y se

puede unir a los grupos fosfato del ADN, provocando un incremento de la estabilidad de la molécula que reduce su capacidad de replicación, por tanto inhibe la síntesis de ADN y la división celular en las raíces expuestas (Marín *et al.*, 2010).

Efectos en raíces y en la nutrición mineral

La toxicidad por Al^{3+} limita el crecimiento de las plantas (Liao *et al.*, 2006; Cristancho *et al.*, 2010), principalmente a través de sus efectos adversos sobre el crecimiento y desarrollo de las raíces (Chaffai *et al.*, 2005), en las cuales, el primer sitio de afectación son los ápices (Zheng & Yang, 2005), siendo la coifa y las zonas meristemática y de elongación las que acumulan más aluminio y registran la mayor sensibilidad al daño físico en comparación con los tejidos maduros (Doncheva *et al.*, 2005; Zheng & Yang, 2005). Bajo estrés por aluminio, el sistema radical presenta un color pardusco, con raíces gruesas, quebradizas, cortas y muy ramificadas (Marín *et al.*, 2010). En estas condiciones, las plantas exploran un volumen muy reducido de suelo y se vuelven ineficientes en la toma y transporte de agua y elementos esenciales (Feixa, 2001;). En plantas de *Brassica oleracea* crecidas en solución, Casierra & Aguilar (2007) encontraron que a medida que la relación $(Ca+Mg+K)/Al$ disminuyó, las raíces fueron más cortas y gruesas.

Aunque aparentemente el Al^{3+} no afecta la germinación de las semillas, si disminuye el crecimiento de las nuevas raíces y, por ende, dificulta la adaptación de las plantas (Casierra *et al.*, 2008). En cuanto a nutrición, el Al^{3+} inhibe en mayor grado la entrada de cationes divalentes (Ca^{2+} , Mg^{2+}) respecto a los monovalentes (K^+ y NH_4^+) (Kochian *et al.* 2004; Marín *et al.*, 2010), y puede llevar a una mayor liberación de H^+ al medio y a una disminución en la absorción de NO_3^- (Rout *et al.*, 2001). Así, el Al^{3+} induce alteraciones sustanciales en el transporte transmembrana de diferentes iones en las raíces, lo que indirectamente afecta el transporte hacia la parte aérea, los procesos metabólicos allí y el suministro de agua en la planta (Giannakoula *et al.*, 2008; Cristancho *et al.*, 2010). El pH y los niveles de Al^{3+} , también hacen que la actividad de los microorganismos en el suelo disminuya, y por lo tanto, la mineralización de nitrógeno, azufre y fósforo sea muy baja. Asimismo, en la asociación simbiótica con *Rhizobium*, la acidificación puede

afectar el número y tipo de *Rhizobium*, o disminuir la nodulación y la efectividad nodular (Rout *et al.*, 2001).

Efectos en tallos, hojas y brotes

En la parte aérea, los síntomas son difíciles de identificar, ya que son similares a las deficiencias de P, Ca, Mg o Fe (Feixa, 2001). En general, el Al^{3+} reduce la producción de materia fresca y seca de la planta (Chaffai *et al.*, 2005). En los tallos, la toxicidad por Al^{3+} disminuye el crecimiento de los brotes, siendo las plantas jóvenes más susceptibles que las plantas adultas, lo cual fue demostrado en arroz (*Oryza sativa*), café (*Coffea arabica*) y cebada (*Hordeum vulgare*). En las hojas, las más jóvenes reducen su tamaño normal, se enroscan a lo largo del margen y se vuelven cloróticas; mientras que las hojas más viejas presentan una clorosis marginal, la cual progresa desde el centro hacia los bordes. Este efecto clorótico, con la subsecuente muerte de tejidos se determinó en arroz, donde concentraciones superiores a 1.000 ppm provocaron necrosamiento de los tejidos (Feixa, 2001).

Otros efectos bioquímicos y fisiológicos

El estrés por Al^{3+} reduce la asimilación de dióxido de carbono (Rout *et al.*, 2001) debido a un cierre de los estomas, pero no tiene ningún efecto sobre los procesos fotoquímicos (fluorescencia de la clorofila) o el contenido de clorofila (Akaya & Takenaka, 2001). Aunque la concentración de Al^{3+} libre en la célula depende del pH del simplasto y suele ser menor a 10^{-10} M, a esta concentración tan baja ya es fitotóxico (Ma *et al.*, 2001), por los ligandos con oxígeno que alteran el estado redox y el crecimiento celular, lo que conlleva no solo a una disminución en la toma de agua y nutrientes, sino a una perturbación de la señalización bioquímica (Giannakoula *et al.*, 2008). Así, induce mayor producción de especies reactivas de oxígeno y nitrógeno tanto en la raíz como en el tejido foliar e incrementos en la actividad del sistema antioxidante enzimático y no enzimático (Poschenrieder *et al.*, 2008). Finalmente, la presencia de Al^{3+} incrementa la concentración de Ca^{2+} en el citoplasma al favorecer su flujo hacia el interior de la célula pero desbalancear su salida, lo que beneficia la formación en la pared celular de calosa (Rengel & Zhang, 2003).

Control de la toxicidad por Al³⁺

Hay tres criterios para considerar al aluminio como un problema en el suelo: cuando el contenido de Al³⁺ es superior a 2 meq•100 g⁻¹, cuando el porcentaje de saturación de aluminio en relación con los cationes intercambiables es mayor que 25, o cuando la relación (Ca+Mg+K)/Al es menor o igual que uno. En cualquiera de estos casos es necesaria la implementación de algún correctivo con el fin de reducir el efecto tóxico del Al³⁺ para las plantas (Casierra & Aguilar, 2007). La corrección se basa fundamentalmente en el aumento de pH y en la disminución de los niveles de aluminio intercambiables. Para ello, se emplean enmiendas o compuestos orgánicos a fin de desplazar al aluminio en la fase sólida del suelo y neutralizar por precipitación el ion Al³⁺ libre en la solución del suelo (Gómez, 2005).

La adición de materia orgánica o ácidos orgánicos puede reducir la fitotoxicidad por aluminio mediante la formación de complejos entre los compuestos orgánicos con el elemento, pero los diferentes aniones orgánicos difieren ampliamente en su capacidad para detoxificar el Al³⁺. El ácido fúlvico es uno de los compuestos que con mayor efectividad reduce la fitotoxicidad del aluminio, por su capacidad para formar complejos con monómeros y polímeros del elemento. El citrato, oxalato, malato, tartrato y el EDTA son muy efectivos en este caso, mientras que el succinato y el lactato presentan una efectividad menor o nula. La aplicación de *mulch* y abonos verdes presenta también una gran efectividad en la reducción de los efectos tóxicos del aluminio en suelos ácidos (Casierra & Aguilar, 2007).

Es posible lograr la reducción de los efectos tóxicos del Al³⁺ y mantener una nutrición equilibrada de las plantas cultivadas, mediante la aplicación de cal al suelo (Cristancho *et al.*, 2011), ya que los carbonatos, óxidos, hidróxidos y silicatos de calcio o magnesio neutralizan los iones H⁺ y Al³⁺ en la solución del suelo (a través de los iones OH⁻) cuando la enmienda reacciona con el agua (Casierra & Aguilar, 2007). La primera reacción que ocurre es de hidrólisis. El ácido carbónico así formado se disocia, formando agua y dióxido de carbono. El Ca²⁺ y/o Mg²⁺ desplazan al H⁺ y Al³⁺ adsorbidos en las arcillas y materia orgánica del

suelo que pasan a la solución del suelo. Los H⁺ y Al³⁺ se combinan con los OH⁻ formados en la hidrólisis de la enmienda produciendo H₂O e Al(OH)₃, el cual precipita (Gómez, 2005). Por tanto, las enmiendas o los materiales orgánicos mejoran la capacidad de intercambio catiónico, disminuyen la capacidad de retención de fósforo, favorecen la actividad microbiológica, mejoran las condiciones físicas y biológicas del suelo y, en definitiva, aumentan el nivel de fertilidad del suelo (Gómez, 2005).

Otra alternativa es la utilización de variedades tolerantes a la acidificación que además posean un alto potencial de rendimiento (Tang *et al.*, 2002). Sin embargo, esta por sí sola no soluciona el problema en situaciones críticas, donde se requiere un manejo integrado que involucre enmiendas, fuentes nitrogenadas no acidificantes y una rotación de cultivos adecuada (Casierra & Aguilar, 2007). Por ende, el uso combinado de cultivares Al-tolerantes y enmiendas o compuestos orgánicos suele ser la estrategia más eficaz para mejorar la producción agrícola en suelos ácidos (Kochian *et al.*, 2004; Cristancho *et al.*, 2010).

Mecanismos de tolerancia al aluminio (Al³⁺)

La mayoría de las especies que crecen en suelos ácidos con un alto nivel de aluminio soluble han desarrollado un amplio rango de mecanismos para evitar o tolerar los efectos tóxicos del Al³⁺ (Kochian *et al.*, 2004; Cristancho *et al.*, 2010), que dependen de la posibilidad de que este ion sea absorbido por las raíces en grandes cantidades y transportado hasta los tejidos aéreos, o no. La tolerancia de las plantas a la toxicidad por Al³⁺ varía entre especies y entre variedades (Marín *et al.*, 2010). Las principales estrategias de adaptación al aluminio incluyen la exclusión y la inactivación interna del Al³⁺ (Tabla 1).

Las especies que desarrollaron el primer tipo de mecanismo se llaman aluminio-excluseras, y aquellas que desarrollaron mecanismos internos son llamadas aluminio-acumuladoras. La exclusión del Al³⁺ puede involucrar algunos mecanismos fuertemente relacionados con la exudación de ácidos orgánicos desde las raíces (Jansen *et al.*, 2003); mientras que las del segundo mecanismo, se definen como plantas que acumulan aluminio en raíces o más de

1.000 mg•kg⁻¹ en su biomasa foliar, creciendo en un hábitat natural (Watanabe & Osaki, 2002), y para ello crean un complejo Al-ligando (principalmente con ácidos orgánicos) para la translocación.

Tabla 1. Principales mecanismos de tolerancia interna y exclusión de aluminio en las plantas.

	Detoxificación o exclusión	Inmovilización o Acumulación
Especies	La mayoría de plantas adaptadas a suelos ácidos con altos contenidos de aluminio soluble desarrollaron esta estrategia (Jansen <i>et al.</i> , 2003).	Se han reportado cerca 1.812 de especies acumuladoras: 33 monocotiledóneas y 1.779 dicotiledóneas. La familia Rubiaceae reporta el mayor número de especies acumuladoras, seguida por la Melastomataceae (Jansen <i>et al.</i> , 2003).
Metabolismo	Sucede en el apoplasto radical y consiste en prevenir la entrada de Al ³⁺ al simplasto (Macêdo <i>et al.</i> , 2001).	La mayoría del Al ³⁺ está presente en el apoplasto, pero parte puede ingresar al simplasto, donde se inmoviliza evitando el contacto con sitios metabólicamente sensibles (Macêdo <i>et al.</i> , 2001).
Mecanismos	<ul style="list-style-type: none"> • Presencia de mucílago y células borde que ayudan a detener la entrada del Al³⁺ a los ápices radicales (Poschenrieder <i>et al.</i>, 2008). • Disminución de la permeabilidad de la membrana plasmática y/o aumento de la salida de Al³⁺ mediante bombas (Barceló y Poschenrieder, 2002). • Aumento del pH en la rizósfera para así reducir el Al³⁺ y precipitarlo en forma de hidróxido (Garzón, 2003; Rout <i>et al.</i>, 2001). • Exudación de ácidos orgánicos (AO) que tienen la capacidad de quelar y probablemente disminuir la actividad de Al³⁺ en la rizósfera (Kochian <i>et al.</i>, 2005). Los AO se clasifican en tres grupos de acción detoxificadora del Al³⁺: (i) fuerte: citrato, tartárico, oxálico, (ii) moderada: málico, salicílico malónico y (iii) débil: succínico, láctico, fórmico, acético y ftálico (Cristancho <i>et al.</i>, 2010). La tolerancia al Al³⁺ en maíz, frijol y soya está ligada principalmente a la exudación de citrato; en trigo y sorgo, de malato (Ma <i>et al.</i>, 2001; Macêdo <i>et al.</i>, 2001; Tang <i>et al.</i>, 2002); y en avena, rábano y centeno, de malato y citrato. 	<ul style="list-style-type: none"> • Formación de complejos entre sustancias orgánicas o inorgánicas y el Al³⁺ (ligando -Al³⁺): en las flores de <i>Hydrangea microphylla</i> se forman ligandos con citrato, en las hojas de té (<i>Camellia sinensis</i>) se forman complejos citoplasmáticos con oxalato (Ma <i>et al.</i>, 2001; Watanabe & Osaki, 2002), y en las hojas de las rubiáceas se forman complejos con silicatos (Jansen <i>et al.</i>, 2003). • Compartimentalización intracelular: El Al³⁺ se localiza en las células de la epidermis de las hojas de muchas especies acumuladoras (por ejemplo la planta de té), que no participan directamente en el proceso de fotosíntesis, o se acumula en la vacuola (Garzón, 2003).

El caso de la palma de aceite

Se estima que el 60 % del área sembrada con palma de aceite en Colombia tiene pH que varían entre ‘fuertemente ácidos’ (5,6 – 6,0) y ‘extremadamente ácidos’ (< 4,5), con saturaciones de aluminio superiores al 60 % de la CICE o capacidad de intercambio catióni-

co efectiva (Tabla 2). Es probable que esta cifra haya aumentado, teniendo en cuenta que en los últimos años la palmicultura ha crecido a un ritmo cercano al 11 %, en zonas donde la disponibilidad de recursos edafoclimáticos óptimos es restringida y los contenidos de aluminio puedan limitar la producción (Rivera *et al.*, 2014).

Tabla 2. Características químicas de algunos suelos de las regiones palmeras de Colombia

Zona	Subregión	pH	meq•100 g ⁻¹					% Saturación de aluminio
			Al	Ca	Mg	K	CICE	
Central	Serranía Perijá	5,3	1,0	4,36	1,66	0,84	7,86	12,7
Central	San Alberto	6,6	-	8,20	1,67	0,07	9,95	0,0
		6,8	-	7,14	2,86	0,20	10,20	0,0
Central	Puerto Wilches	4,6	2,2	0,29	0,15	0,08	2,73	80,6
		5,2	1,0	0,70	0,53	1,14	3,38	29,7
		4,5	3,5	0,21	0,04	0,04	3,80	92,1
		4,8	3,0	1,17	0,91	0,19	5,27	56,9
Central	Terraza Baja	4,8	2,0	1,58	0,44	0,18	4,21	47,6
		5,0	1,8	1,85	0,27	0,11	4,03	44,7
		4,8	1,9	1,41	0,24	0,10	3,65	52,1
		5,3	1,0	2,60	0,49	0,11	4,21	23,8
Suroccidental	El Mira	5,5	-	4,45	0,84	0,16	5,45	0,0
		5,6	-	9,30	2,51	0,18	12,00	0,0
Oriental	Sabana nativa	3,8	5,6	0,80	0,04	0,04	6,48	86,4

Fuente: Owen (1995).

A diferencia de otras plantas, la palma de aceite tolera grandes variaciones en las condiciones de humedad y acidez del suelo. Sin embargo, a pH por debajo de 4,3, la palma presenta un retraso general en el crecimiento y desarrollo (Cristancho *et al.*, 2011), con clorosis y necrosis de las hojas como síntoma típico y con una disminución del rendimiento (Corley

& Tinker, 2003). Estudios acerca de la asociación entre la distribución del sistema radical de palmas jóvenes y adultas y el Al³⁺ del suelo en la Zona Oriental de Colombia señalan que a diferentes profundidades, el Al³⁺ presenta una correlación negativa con la densidad radical (a medida que la concentración de aluminio aumenta, la longitud de las raíces de palma

por unidad de volumen de suelo disminuye), de manera que con contenidos de aluminio cercanos a $5\text{meq}\cdot 100\text{g}^{-1}$ de suelo fue poco probable encontrar raíces (Torres *et al.*, 2002; Cristancho *et al.*, 2007).

Asimismo, Cristancho *et al.* (2007), señalan que la palma de aceite es susceptible a saturaciones de aluminio mayores a 30 %, Munévar (2001) establece el límite en 50 %, mientras Ollagnier *et al.* (1987) indican que tolera una saturación de aluminio hasta del 80 %. No obstante, independiente del valor límite, el alto contenido de Al^{3+} interfiere con la absorción de magnesio, fósforo y hierro, afecta el crecimiento, el intercambio gaseoso (Moreno *et al.*, 2014), el desarrollo radical y la concentración de ácidos orgánicos en palma de aceite (Cristancho *et al.*, 2010; Rivera *et al.*, 2014), y está relacionado en forma inversamente proporcional con la fertilidad y el contenido de materia orgánica de los suelos (Arias y Munévar, 2004). Lo anterior es corroborado por otras investigaciones de la Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma) que indican que el Al^{3+} como elemento preponderante de los suelos de las zonas Oriental y Central, provoca la inhibición del crecimiento radical y, por ende, del estado nutricional de la planta, especialmente de nitrógeno, calcio, hierro y manganeso (Rivera *et al.*, 2014), haciéndola vulnerable al ataque de plagas y enfermedades (Munévar y Acosta, 2002).

Así, tal condición genera un daño potencialmente económico al cultivo, sobre todo por la deficiente planificación y logística de las plantaciones en el manejo de la nutrición (Mosquera, 2007), por lo que Cenipalma en su escala de importancia sobre temas de investigación para el sector palmero colombiano, priorizó el manejo de la saturación del aluminio en el campo e inició un estudio para conocer los mecanismos de tolerancia y el grado de adaptación de la palma de aceite al Al^{3+} . Se determinó que el mecanismo de tolerancia está dado por la exudación radical de ácidos orgánicos (oxálico > málico > cítrico > acético), la homeostasis de algunos iones esenciales (NO_3^- y Mn_2^+), y la producción de espermidina (poliamina con función en la replicación del DNA, la transcripción, la división celular, la activación de enzimas, y la estabilidad de membranas) (Rivera *et al.*, 2014); de modo que la adición de ácidos orgánicos (oxalato,

malato, citrato) a la rizósfera aumenta la tolerancia al Al^{3+} en genotipos sensibles.

Es decir, los materiales de *E. guineensis* y el híbrido interespecífico OxG (*E. oleifera* x *E. guineensis*) presentan una respuesta diferencial en cuanto a tolerancia al Al^{3+} (Moreno *et al.*, 2014), y actualmente se han podido identificar algunos tolerantes, gracias sobre todo a la estandarización de la técnica de evaluación que incluye indicadores fisiológicos y bioquímicos medidos principalmente en las raíces (crecimiento, producción de ácidos orgánicos, poliaminas, contenido de nutrientes, acumulación de aluminio y actividad del sistema antioxidante enzimático y no enzimático). Pese a ello, es deseable que los contenidos de Al^{3+} sean lo más bajos posibles, y los nutrientes del suelo se mantengan balanceados mediante un manejo que involucre no solo el empleo de genotipos tolerantes, sino la aplicación de materiales quelantes (Cristancho *et al.*, 2011) y el suministro de nutrientes teniendo en cuenta los niveles de referencia sugeridos (Munévar, 2004).

Conclusión

La toxicidad por Al^{3+} es el factor más limitante del crecimiento y desarrollo de las plantas en suelos ácidos, sobre todo si el pH es $\leq 5,0$. Su efecto produce síntomas morfológicos y fisiológicos principalmente identificables en la raíz, de modo que los mecanismos de tolerancia implican diferencias en la estructura y función de este órgano. Por lo tanto, el enfoque para el estudio de la toxicidad y la tolerancia de la palma de aceite a este catión, se ha centrado en aspectos como: la captación y el transporte, la interacción con otros nutrientes, los tipos y dosis de materiales orgánicos que actúan como quelantes y desintoxicantes, y los cambios en el crecimiento de la raíz. Asimismo, y teniendo en cuenta que la expansión de la frontera agrícola se lleva a cabo hacia suelos ácidos con elevadas concentraciones de Al^{3+} , Cenipalma ha promovido en la comunidad palmera, la implementación de prácticas que tiendan a mantener los niveles de fertilidad, crecimiento y productividad deseados, como llevar la saturación de aluminio a valores menores al 30 % o el empleo de materiales orgánicos (humus, compost o ácidos orgánicos) que incrementen el efecto neutralizante y fertilizante de la cal. De la misma forma, se

continúa trabajando en la identificación de materiales de *E. guineensis* y el híbrido OxG tolerantes al Al³⁺ mediante herramientas fisiológicas y bioquímicas, y en el mediano a largo plazo, se espera implementar técnicas moleculares para dilucidar la regulación y expresión de los genes relacionados con esta tolerancia, de modo que los procesos de selección y fitomejoramiento sean más rápidos y precisos.

Agradecimientos

Al Fondo de Fomento Palmero (FFP) administrado por la Federación Nacional de Cultivadores de Palma de Aceite (Fedepalma), y al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) - Proyecto 2007R7557-195, por el apoyo financiero para este proyecto.

Referencias bibliográficas

- Ahn, S., & Matsumoto, H. (2006). The role of the plasma membrane in the response of plant roots to aluminum toxicity. *Plant Signaling & Behavior*, 1(2), 37-45.
- Akaya, M., & Takenaka, C. (2001). Effects of aluminum stress on photosynthesis of *Quercus glauca* Thumb. *Plant & Soil*, 237, 137-146.
- Álvarez I., Sam, O., & Reynaldo, I. (2005). Cambios inducidos por el aluminio en la morfogénesis radicular del arroz. *Cultivos Tropicales*, 26(1), 21-25.
- Arcos, A., & Narro, L. (2009). *Calosa como herramienta de selección para tolerancia del maíz al aluminio*. Manual de laboratorio, CIMMYT. México, D.F.: CIMMYT.
- Arias, N., & Múnevar, F. (2004). Caracterización de la fertilidad de los suelos de la Zona Central palmera de Colombia. *Palmas*, 25(4), 135-147.
- Barceló, J., & Poschenrieder, C. (2002). Fast root growth responses, root exudates, and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminum toxicity and resistance: A review. *Environmental & Experimental Botany*, 48(1), 75-92.
- Bose, J., Babourina, O., Shabala, S., & Rengel, Z. (2010). Aluminum-induced ion transport in Arabidopsis: the relationship between Al tolerance and root ion flux. *Journal of Experimental Botany*, 61(11), 3163-3175.
- Casierra, F., & Aguilar, O. (2007). Estrés por aluminio en las plantas: reacciones en el suelo, síntomas en vegetales y posibilidades de corrección. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 1(2), 246-256.
- Casierra, F., Cárdenas, J., & Roa, H. (2008). Efecto del aluminio sobre la germinación de semillas de trigo (*Triticum aestivum* L.) y de maíz (*Zea mays* L.). *Orinoquía*, 12(1), 45-56.

- Chaffai, R., Tekitek, A., & El Ferjani, E. (2005). Aluminum toxicity in maize seedling (*Zea mays* L.): Effects on growth and lipid content. *Journal of Agronomy*, 4(1), 67-74.
- Corley, R. H. V., & Tinker, P. B. H. (2003). *The Oil Palm. 4th Ed.* London, UK: Blackwell Science.
- Cristancho, J., Munévar, F., Acosta, A., Santacruz, L., & Torres, M. (2007). Relación de las características edáficas y el desarrollo del sistema de raíces de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq). *Palmas*, 28(1), 21-29.
- Cristancho, J., Hanafi, M., Syed, R., & Rafii, M. (2010). Variations in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) progeny response to high aluminum concentrations in solution culture. *Plant Biology*, 13(2): 33-42.
- Cristancho, J., Mohamed, M., Hanafi, R., Omar, M., Martínez, F., & Campos C. (2011). Allevation of aluminum in acidic soils and its effect on grown of hybrid and clonal oil palm seedlings. *Journal of Plant Nutrition*, 34(3), 387-401.
- Doncheva, S., Amenós, M., Poschenrieder, C., & Barceló J. (2005). Root cell patterning: a primary target for aluminum toxicity in maize. *Journal of Experimental Botany*, 56(414), 1213-1220.
- Feixa, X. (2001). *Poliaminas y tolerancia al aluminio en variedades tolerantes y sensibles de Zea mays*. Tesis presentada para optar el título de Doctor en Ciencias. Universidad de Barcelona, España.
- Garzón, T. (2003). *Estudio de la compartimentación celular en plantas modelo sometidas a estrés por aluminio*. Tesis presentada para optar el título de Doctora en Ciencias. Universidad de Barcelona. España.
- Giannakoula, A., Moustakas, M., Mylona, P., Papadakis, I., & Yupsanis, T. (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(4), 385-396.
- Gómez, M. (2005). *Guía técnica para el manejo nutricional de los cultivos: diagnóstico, interpretación y recomendación de planes de fertilización*. Bogotá: Microfertisa.
- Jansen, S., Watanabe, T., Dessen, S., Smets, E., & Robbrecht, E. (2003). A comparative study of metals level in leaves of some Al-accumulating Rubiaceae. *Annals of Botany*, 91(6), 657-663.
- Klug, B., Horst, W. (2010). Oxalate exudation into the root-tip water free space confers protection against aluminum toxicity and allows aluminum accumulation in the symplast in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *New Phytologist*, 187(2), 380-391.
- Kochian, L., Hoekenga, O., & Piñeros, M. (2004). How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 459-493.

- Kochian, L., Piñeros, M., & Hoekenga, O. (2005). The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant & Soil*, 274(1-2), 175-195.
- Liao, H., Wan, H., Shaff, J., Wang, X., Yan, X., & Kochian, L. (2006). Phosphorus and Aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance. Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system. *Plant Physiology*, 141, 674-684.
- Ma, J., Ryan, P., & Delhaize, E. (2001). Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*, 6(6), 273-278.
- Macêdo, C., Kinet, J., & Lutts, S. (2001). Aluminum effects on citric and malic acid excretion in roots and calli of rice cultivars. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(1), 13-23.
- Marín, T., Gómez, F., Trejo, L., Muñoz, A., Tavitas, L., Hernández, L., & Santacruz, A. (2010). Respuesta fisiológica y nutrimental de variedades de arroz a la concentración de aluminio. *Fitotecnia Mexicana*, 33(1), 37-44.
- Moreno, A., Camperos, J., Rivera, 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.
- Mosquera, M. (2007). Metodología para la definición de la agenda de investigación tecnológica del sector palmero colombiano. *Palmas*, 28(1), 11-18.
- Munévar, F. (2001). Fertilización de la palma de aceite para obtener altos rendimientos. *Palmas*, 22(4), 9-18.
- Munévar, F., & Acosta, A. (2002). Recomendaciones de manejo del cultivo de palma de aceite para minimizar el impacto de la Pudrición del cogollo. *Ceniavances*, 97, 1-4.
- Munévar, F. (2004). Relación entre la nutrición y las enfermedades de las plantas. *Palmas*, 25(4), 171-178.
- Ollagnier, M., Daniell, C., Fallavier, P., & Ochs, R. (1987). Influence du climat et du sol sur le niveau critique du potassium dans le diagnostic foliaire du palmier a huile. *Oleagineux*, 42(12): 435-449.
- Owen, B. (1995). Características físico-químicas del suelo y su incidencia en la absorción de nutrimentos, con énfasis en el cultivo de la palma de aceite. *Palmas*, 16(1), 31-39.
- Porta, J., López-Acevedo, M., & Roquero, C. (2003). *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. Madrid: Mundi-Prensa.
- Poschenrieder, C., Gunsé, B., Corrales, I., & Barceló, J. (2008). A glance into aluminum toxicity and resistance in plants. *Science of the total environment*, 400(1-3), 356-368.
- Rengel, Z., & Zhang, W. (2003). Role of dynamics of intracellular calcium in aluminum toxicity syndrome. *New Phytologist* 159(2), 295-314.

- Rivera, Y., Moreno, L., & Romero, H. M. (2014). Oil palm OxG interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) response to aluminum toxicity. *Australian Journal of Crop Science*, 8(11), 1526-1533.
- Rout, G., Samantara, S., & Das, P. (2001). Aluminum toxicity in plants: A review. *Agronomie*, 21(1), 3-21.
- Ryan, P., Tyerman, S., Sasaki, T., Furuichi, T., Yamamoto, Y., Zhang, W., & Delhaize, E. (2011). The identification of aluminum-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. *Journal of Experimental Botany*, 62(1), 9-20.
- Tang, Y., Garvin, D., Sorrells, M., & Carver, B. (2002). Physiological genetics of aluminum tolerance in the wheat cultivar Atlas 66. *Crop Science*, 42(5), 1541-1555.
- Torres, V., Munévar, F., Acosta, G., & Cristancho, A. (2002). Estudio *in situ* del sistema radical de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq) mediante el método de lavado de perfiles. *Ceniavances*, 90, 1-6.
- Watanabe, T., & Osaki, M. (2002). Mechanisms of adaptation to high aluminum conduction in native plants species growing in acids soils: A Review. *Plant Analysis*, 33(7-8), 1247-1260.
- Zheng, S., & Yang, J. (2005). Target sites of aluminum phytotoxicity. *Biologia Plantarum*, 49(3), 321-331.