

ASPECTOS FISIOLÓGICOS ASOCIADOS

a la marchitez letal de la palma de aceite

PHYSIOLOGICAL ASPECTS ASSOCIATED

with Oil Palm Lethal Wilt

AUTORES



Gerardo Cayón S.

Profesor Asociado,
Facultad de Agronomía,
Universidad Nacional de Colombia,
Sede Bogotá.
Apartado aéreo 14490.
dgcayons@unal.edu.co

César A. Avellaneda B.

Estudiante Universidad Nacional
de Colombia Sede Bogotá.
Calle 24 No. 35-48 Ap. 312,
Bogotá

Fernando Rodríguez N.

Subgerente Agronómico
Palmar del Oriente S.A.
Apartado aéreo 43906.

Palabras CLAVE

Enfermedades de las plantas,
fisiología, temperatura foliar,
transpiración, estomas.

Plant disease, physiology,
foliar temperature, transpiration,
stomata

RESUMEN



En las plantaciones de la Zona Oriental de producción de palma de aceite se ha venido presentando una enfermedad en palmas adultas, denominada “marchitez letal”, que causa su muerte rápida, y no se conoce el agente causal. El objetivo del estudio fue determinar las respuestas fisiológicas de las palmas frente al inicio de la infección. Para los tratamientos se escogieron palmas con síntomas iniciales de la enfermedad, sospechosas, sanas dentro de un foco y sanas fuera del foco. Se midió temperatura foliar, apertura estomática, transpiración y resistencia estomática en la hoja 17 de palmas afectadas, por medio de un porómetro Licor LI-1000® y un termómetro infrarrojo OAKTON INFRAPRO®. Se utilizó un diseño estadístico factorial completamente al azar, y se aplicaron cuatro tratamientos, con tres repeticiones y 12 palmas por repetición. Los resultados obtenidos muestran que las variables temperatura foliar, transpiración, resistencia estomática y apertura estomática son afectadas por la enfermedad en las horas evaluadas, presentando diferencias estadísticas en palmas con síntomas iniciales de la enfermedad con respecto a las otras palmas del estudio. Esto indica que la enfermedad afecta el desempeño fisiológico de las palmas, reduciendo la capacidad de utilizar la oferta ambiental para los procesos de intercambio gaseoso, mostrando efectos notorios principalmente en palmas con síntomas iniciales, sospechosas, sanas dentro del foco y sanas fuera del foco.

SUMMARY

There has been a disease in the plantation of adult palms, located at eastern zone of oil palm production, it is called “Lethal Wilt”, and it causes the quick death of the palms and the causal agent is not knowing. The aim of the study was to determine set the physiological answers of the palms when the infection appeared. For the treatment, a

series of palms were chosen with initial symptoms, suspicious, healthy inside focus and outside it. The study measured foliar temperature and stomata opening, transpiration and stomatal resistance in leaf number 17 of the affected palms, using a porometer Licor, Li-1000 ® and a infrared thermometer OAKTON INFRAPRO ®. The study used a factorial statistical design completely at random, four treatments, three repetitions and twelve palms by each repetition. The results show that the variables are affected by the disease within the evaluated hours, presenting statistical differences in palms with initial symptoms regarding to the other palms of the study, these show that the disease affect physiological performance of the palms, reducing the capacity to use the environmental offer for the process of gaseous exchange, this is notorious mainly in palms with initial symptoms, suspicious, healthy inside the focus and outside it.



INTRODUCCIÓN

En los cultivos de palma de aceite de la Zona Oriental, en el municipio de Villanueva (Casanare, Colombia), se ha venido presentando una nueva enfermedad denominada “Marchitez Letal” (ML), de acuerdo con la sintomatología y efecto degenerativo que produce en palmas de 11 a 18 años de edad. Se registró en 1994 en una plantación de la zona, y desde esa época ha venido presentándose de manera constante y persistente, primero en una plantación y, a partir de 1999, en las plantaciones vecinas. La incidencia de esta enfermedad es mayor en los meses de lluvia y se manifiesta en focos localizados, preferentemente en lotes con problemas de drenaje provenientes del cultivo de arroz (Calvache *et al.*, 2004). Los materiales afectados manifiestan una sintomatología de difícil detección en sus estadios tempranos, lo cual dificulta un diagnóstico acertado y acciones de manejo oportunas.

Las palmas enfermas expresan un complejo cuadro sintomático, que incluye clorosis en los tercios medio e inferior, y secamiento progresivo de las hojas medias y bajas, el cual empieza por las puntas de los folíolos, y pudrición de frutos y raíces. La enfermedad progresa rápidamente, y las palmas mueren en un lapso de pocos meses después de la detección de los síntomas (Torres y Tovar, 2004). Los síntomas de ML reportados originalmente incluyen amarillamiento de hojas, secamiento de ápices y márgenes de folíolos en las hojas de los tercios medio y superior, necrosis de haces vasculares, pudrición gradual de raíces, inflorescencias y racimos (Calvache *et al.*, 2004; Tovar, 2005). Se han realizado diversos estudios encaminados a determinar el agente causal, cuyos resultados descartan la presencia de hongos,

bacterias, virus, nemátodos y fitomonas, y se aproximan más a la detección de fitoplasmas como causantes de la enfermedad en los estadios inicial, intermedio y avanzado (Álvarez, 2004).

La ML es considerada una enfermedad drástica y peligrosa, porque además de dispersarse rápidamente y a distancias cortas, causa la muerte de las plantas en un período de cuatro a seis meses después de la aparición de los primeros síntomas, y hasta el momento no ha podido ser controlada. En la transmisión de la enfermedad está involucrado como vector un insecto chupador “saltahojas” del orden *Homoptera*, que se distribuye ampliamente en las plantaciones y puede dispersarse por el viento o con el movimiento de grama ornamental infestada, utilizada para cubiertas de suelo en plantaciones de palma (Álvarez, 2004).

La palma de aceite manifiesta respuestas fisiológicas frente a cambios de factores ambientales (humedad relativa, temperatura y contenido de humedad del suelo) y a la incidencia de organismos causantes de enfermedades, al afectarse el comportamiento de los mecanismos que regulan procesos fisiológicos, como la dinámica estomática que controla el intercambio gaseoso foliar. Trabajos exploratorios previos llevados a cabo en la plantación Palmar del Oriente sugieren que las palmas afectadas por la ML, al no poder regular su temperatura, comienzan un proceso de envejecimiento como causa de la carencia de nutrientes y la baja fotosíntesis, lo cual reduce la capacidad de producir los azúcares, el mantenimiento de las hojas y la producción de raíces nuevas. Durante este proceso la palma termina degradándose, evitando que las hojas abran los estomas para tomar el CO₂ y transpirar. En algunas palmas enfermas de la plan-



tación Palmar del Oriente se observó que las raíces fueron muy pocas, por lo cual las plantas no podían tomar el agua requerida para nutrirse y regular su temperatura foliar (Ramírez *et al.*, 2004). Los estudios sobre la fisiología foliar pueden ayudar a establecer alteraciones de procesos fisiológicos básicos como la transpiración, que es regulada por la temperatura ambiental y la radiación solar, que en su componente térmico influyen sobre el aumento de la temperatura de la hoja. El objetivo de este estudio fue determinar el comportamiento de algunas variables fisiológicas de intercambio gaseoso foliar en palmas afectadas por ML, como una contribución al conocimiento del daño fisiológico general causado por el patógeno implicado en la enfermedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la Zona Oriental de producción de palma de aceite, municipio de Villanueva (Casanare, Colombia), en un lote de palmas adultas material Costa Rica (Deli x Avros) de la plantación Palmar del Oriente S.A., situada a 250 m.s.n.m., con 34° C de temperatura máxima, 26° C de temperatura media mínima, 2.673 mm precipitación anual, 1.900 horas luz año⁻¹ y 88% de humedad relativa. Para tratamientos en lotes focos de la enfermedad, se seleccionaron palmas que presentaban los siguientes síntomas característicos asociados con la enfermedad: 1) palmas con síntomas iniciales de la enfermedad (INI), amarillamiento tenue de hojas superiores, con al menos una hoja inferior seca y/o secamiento apical de folíolos y pérdida de brillo de los racimos; 2) palmas sospechosas de tener la enfermedad (SOS), con clorosis de hojas superiores (1 a 4) y al menos un racimo con pérdida de brillo; 3) palmas sanas dentro del foco (SDF) y 4) palmas sanas fuera del foco (SFF). Se consideraron como palmas sanas las que no presentaban ningún tipo de clorosis de hojas en los estratos superior, medio e inferior, con flecha sana y tamaño normal, el racimo con brillo y, aunque el pericarpio de los frutos estuviera afectado por *Imatidium neivai* (insecto raspador), se encontraba en condiciones normales de color y textura. Se utilizó un diseño factorial completamente al azar, con cuatro tratamientos (palmas INI, SOS, SDF y SFF) y seis repeticiones, correspondientes a la unidad experimental.

Se tomaron registros de temperatura foliar, apertura estomática, resistencia estomática y transpiración. Los registros de temperatura foliar y apertura estomática se realizaron sobre la hoja 17, dos veces por semana, en intervalos de una hora entre las 9.00 y las 13.00 horas del día. La temperatura foliar se midió con un termómetro de emisión infrarroja tipo OAKTON INFRAPRO®, dirigiéndolo hacia los folíolos de la hoja y haciendo un barrido por toda la hoja. Para la apertura estomática se utilizó la metodología de toma de improntas con esmalte transparente en los folíolos de la parte central de la hoja, montados sobre láminas portaobjeto que se llevaron al laboratorio para su determinación con microscopio. La metodología consistió en aplicar una película de esmalte de uñas transparente por el envés del folíolo, con el objetivo de obtener la huella de los estomas; después de tres a cinco minutos, para el secado de la película, se desprendieron con ayuda de cinta pegante transparente para pegarlas sobre el portaobjetos, teniendo en cuenta que la parte que estuvo en contacto con la epidermis de la hoja quedara hacia arriba; posteriormente se observaron los montajes con microscopio en aumento de 40X y se cuantificó la apertura estomática como un cociente, mediante el conteo de estomas abiertos con respecto al total de estomas en el campo visual del microscopio, con lo cual se obtuvo el porcentaje de apertura. La transpiración y resistencia estomática de las hojas se registraron a las 8.00 a.m., 9.00 a.m. y 12.00 m, con un porómetro de difusión portátil LICOR LI-1000®, calibrado para las condiciones del lugar, sobre los folíolos centrales de la hoja 17, inmediatamente después de haber sido retirados del raquis con un cuchillo malayo. Para este procedimiento, previamente se hizo una prueba exploratoria del comportamiento de la transpiración estomática de los folíolos después de haber sido separados del raquis de la hoja, con lo cual se comprobó que la transpiración no se alteraba durante los tres minutos posteriores a la separación, permitiendo realizar las mediciones con el porómetro.

Los datos obtenidos de temperatura foliar, apertura estomática, resistencia estomática y transpiración se sometieron a análisis de varianza y regresión, y las medias se compararon mediante la prueba de rango múltiple de Tukey ($P < 0,05$). La variable transpiración

fue sometida a análisis de regresión para encontrar la curva de mejor ajuste a los datos disponibles, de acuerdo con el mayor coeficiente de determinación (R^2) de la ecuación y poder calcular la transpiración acumulada mediante integración de la ecuación de regresión obtenida. Los análisis se realizaron utilizando el programa estadístico SAS 9.1®.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura foliar

El comportamiento de la temperatura foliar en las palmas del estudio (Figura 1) presentó incrementos a medida que avanzó el día desde las 9.00 hasta 13.00 horas, ajustándose a una regresión lineal creciente en todas las condiciones asociadas con la enfermedad. En palmas INI la temperatura fue mayor en cada hora del día, mostrando una tendencia de incrementos por unidad de tiempo frente a palmas SOS, SDF y SFF. En todas las palmas la temperatura foliar se incrementó en función de la hora del día, pero su magnitud a las 13.00 horas fue mayor en palmas INI que en las palmas SOS, SDF y SFF. Este comportamiento de la temperatura foliar parece indicar que la incidencia y progreso de la enfermedad fueron responsables de afectar la actividad fisiológica de las palmas, lo cual sugiere un desbalance energético en

palmas donde la enfermedad existe, como consecuencia de la alteración en la funcionalidad transpiratoria de los estomas para regular la temperatura de la hoja. En el análisis de varianza, la temperatura foliar resultó altamente significativa ($P < 0,01$) para la condición de las palmas asociadas con la enfermedad y el factor hora del día, indicando que la variable depende estrechamente de estos factores y que los mismos actúan por separado, pues la interacción no resultó significativa.

El análisis de regresión para los tratamientos (palmas INI, SOS, SDF y SFF) y hora del día (Figura 1) mostró diferencias estadísticas significativas ($P < 0,01$), indicando que los incrementos de temperatura foliar en las diferentes condiciones asociadas se deben al comportamiento de la temperatura ambiental a medida que se acerca el mediodía; prueba de ello son los valores de las pendientes de las líneas de regresión, que fueron mayores para INI, seguidas de SOS, SDF y SFF. Se estableció que hay mayor temperatura foliar en palmas INI por incrementos unitarios de tiempo de una hora. Se observó que palmas con incidencia de la enfermedad tienden a presentar mayor temperatura que palmas sanas en función del tiempo a través de las horas del día, experimentando incrementos entre las 9.00 y las 13.00 horas del día. Estas diferencias cambian el funcionamiento del mecanismo

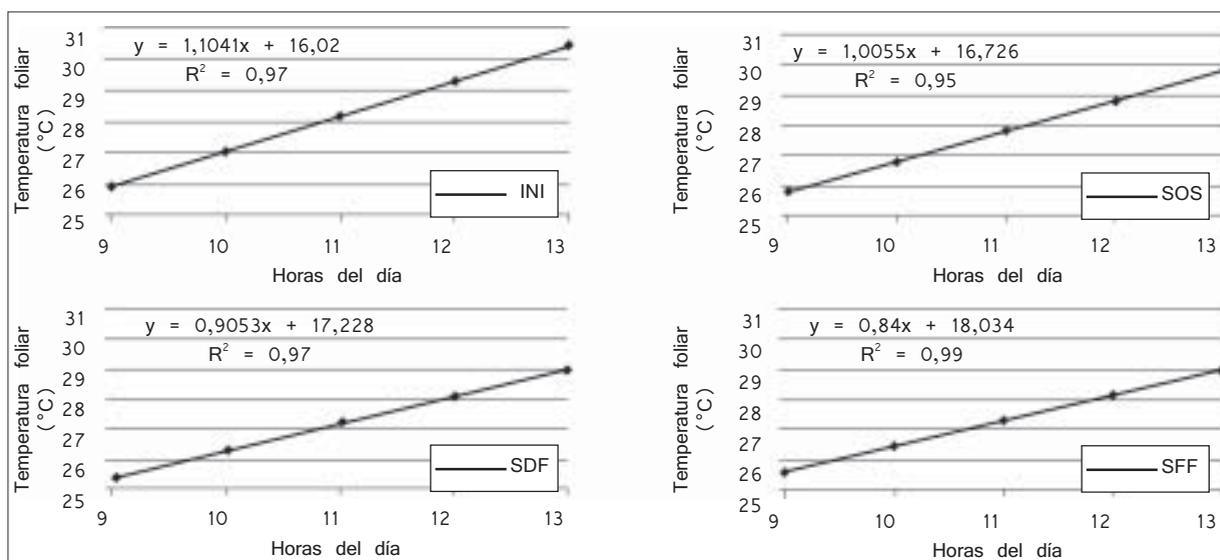


Figura 1. Regresión lineal del comportamiento de la temperatura foliar diaria en palmas asociadas con la marchitez letal. Palmas con síntomas iniciales (INI), palmas sospechosas (SOS), palmas sanas dentro del foco (SDF), palmas sanas fuera del foco (SFF).



refrigerante foliar al afectarse el balance hídrico y la transpiración, componentes reguladores del proceso de producción de fotoasimilados. También se puede afectar la cinética de absorción de CO_2 de la fotosíntesis, respuestas que manifiesta la palma a condiciones de estrés, como la presencia y desarrollo de un patógeno.

La temperatura es un factor determinante para el crecimiento y el desarrollo de la palma de aceite, debido a su efecto directo sobre la velocidad de la mayoría de procesos fisiológicos (Cayón, 1999). Kramer (1974) expresa que las hojas que están transpirando muy lentamente a causa del marchitamiento, cierre de estomas y otras causas suelen estar considerablemente más calientes que el aire. Parece que la reducción de la tasa fotosintética en condiciones de alta irradiación de los cultivos perennes, como la palma de aceite, se debe al aumento de la temperatura foliar que a su vez causa una elevación de la concentración interna de CO_2 en el mesófilo, dificultando el intercambio gaseoso en las hojas (Cayón, 1999).

El aumento de la temperatura ambiental calienta la superficie foliar a medida que avanza el día, por su relación directa con la mayor incidencia de la radiación solar causada por la ganancia de verticalidad de los rayos solares con respecto al dosel de la palma. Larcher (1977) manifiesta que las plantas son organismos poiquilotérmicos, es decir, su temperatura tiende a equilibrarse con la de su entorno, y que la temperatura foliar puede diferir sensiblemente de la temperatura atmosférica debido a cambios energéticos. Los estomas son los encargados de regular el estado hídrico de la hoja, mediante una dinámica que permite su apertura y cierre. Los estomas liberan vapor de agua al ambiente por el calentamiento de la superficie foliar por la incidencia de la radiación solar, lo cual cambia el potencial hídrico de la hoja y del aire que la rodea, acentuando el déficit de presión de vapor, condición que induce o propicia la transpiración para el enfriamiento de la superficie foliar.

El efecto del aumento de la temperatura sobre la presión de saturación de vapor de agua muestra que cambios pequeños en la temperatura de las hojas pueden afectar el coeficiente de pérdida de agua y la pérdida de calor, y que los cambios de temperatura de la hoja son, probablemente, los responsables de

la mayoría de cambios de transpiración a corto plazo cuando la resistencia de la hoja y de su capa de aire límite adyacente son más o menos constantes (Kramer, 1974). En palmas bien regadas este efecto de calentamiento es contrarrestado y la temperatura foliar es controlada mediante enfriamiento transpiratorio. Aunque varios estudios realizados en algunos cultivos han mostrado temperaturas foliares consistentemente por debajo de la temperatura del aire, (Hong y Corley, 1976) encontraron que la temperatura foliar de palmas de vivero bien regadas estuvo siempre 10°C por encima de la temperatura del aire, excepto cuando el nivel de radiación solar fue mayor de 350 W m^{-2} . Esto se atribuye a la ineficiencia del enfriamiento a bajas velocidades del viento, y a que la velocidad y la radiación responden por 80% de la variación en la diferencia de temperatura entre el aire y las hojas.

Al relacionar los síntomas de la ML con el comportamiento de la temperatura foliar y las alteraciones que experimentan las palmas cuando avanza la enfermedad, se puede inferir que el secamiento del tejido foliar es un efecto del proceso transpiratorio que afecta el balance hídrico de las palmas. Los síntomas de secamiento foliar también pueden asociarse al deterioro que causa la ML sobre las raíces, pues se considera que a medida que la enfermedad progresa, puede haber un mayor número de raíces afectadas, que finalmente pierden funcionalidad, disminuyendo la absorción de agua y nutrientes de la solución del suelo.

Los registros diarios de temperatura foliar indican que palmas sanas presentan temperaturas que no superan los 30°C para el intervalo de tiempo estudiado (9.00 – 13.00 horas), manifestación que indica la actividad transpiratoria de los estomas; en ese intervalo la temperatura del ambiente y de la hoja, aumentan considerablemente debido a la incidencia vertical de la radiación solar, horas durante las cuales la palma se protege de la pérdida de agua mediante el cierre de los estomas, que al parecer ocurre entre 31 y 33°C de temperatura del aire, cuando se pueden tener temperaturas foliares máximas de 36 a 38°C , siendo una prueba contundente del cierre estomático, dentro del balance energético de la planta. Al respecto, Rees (1961) mostró que los estomas de la palma de aceite se comienzan a cerrar cuando la temperatura del aire

asciende por encima de 32° C. Esto puede deberse a una respuesta indirecta al estrés hídrico o a un aumento en las tasas respiratorias, que pueden provocar un incremento de la concentración interna de CO₂ en el mesófilo de la hoja. En algunas plantas, sin embargo, las temperaturas elevadas provocan apertura de los estomas en vez de su cierre, lo que conduce a un aumento en la transpiración, que a su vez reduce la temperatura foliar (Salisbury y Ross, 1994).

Transpiración

La Figura 2 muestra las curvas de la tasa de transpiración diaria en hojas individuales de las palmas de los tratamientos, donde se observa que la tendencia es a aumentar progresivamente en palmas SFF, SDF y SOS. Aunque en palmas INI se observó un pequeño aumento de la tasa de transpiración a las 9.00 a.m., ésta prácticamente se mantuvo más baja hasta el mediodía. La mayor tasa de transpiración ocurrió a las 12.00 m, siendo más alta en las palmas SFF y SOS, mientras que la tasa fue mínima en las palmas INI. El comportamiento de la transpiración durante el día en palmas SFF y SOS fue similar mostrando aumentos hasta las 12.00 m., con mayor tasa en palmas SOS pero, en palmas SFF se registró mayor

transpiración a las 9.00 a.m. La transpiración en palmas SDF mostró un descenso a las 9.00 a.m. con respecto a palmas INI y un posterior ascenso hasta las 12.00 m, con menor tasa que palmas SFF a esa hora. Según el análisis de varianza, los factores tratamientos (palmas INI, SOS, SDF y SFF), hora del día y su interacción fueron altamente significativos ($P < 0,01$), indicando que ellos actuaron sobre la transpiración de manera simultánea, y que la pérdida de agua del tejido foliar depende de las condiciones ambientales predominantes en las horas registradas y la alteración estomática que produce la ML.

Tomando en cuenta que la tasa de transpiración es una medida puntual de la pérdida de vapor de agua de la hoja cuando los estomas están abiertos (Figura 2), se procedió a calcular la magnitud de la transpiración durante todo el período de mediciones (8.00 a.m. a 12.00 m.). La Figura 3 muestra la tasa de transpiración diaria acumulada en las palmas de los tratamientos, calculada como la integral de la función de regresión de transpiración entre las 9.00 a.m. y 12.00 m y definida como integral del día. La mayor transpiración diaria se observó en las palmas SFF, seguidas de las SOS, mientras que las palmas INI y SDF fueron las de menor tasa diaria acumulada, de

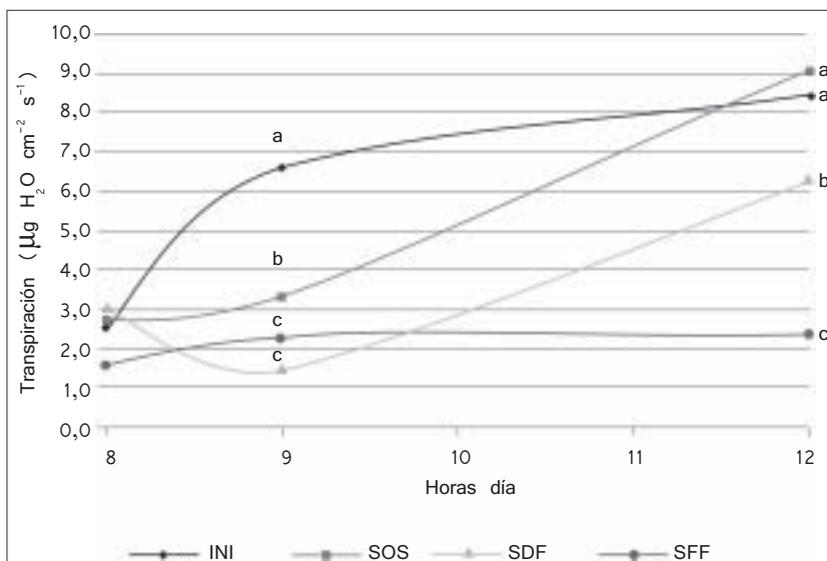


Figura 2. Comportamiento de la transpiración diaria en palmas asociadas con la marchitez letal. Palmas con síntomas iniciales (INI), palmas sospechosas (SOS), palmas sanas dentro del foco (SDF), palmas sanas fuera del foco (SDF). Letras distintas indican significancia según la prueba Tukey ($P < 0,05$).

acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0,05$). Las palmas INI, SOS y SDF presentaron alteraciones de la transpiración, lo cual sugiere que la ubicación en un lote foco incide de alguna forma en su comportamiento fisiológico, y puede considerarse como una respuesta previa al inicio del daño causado por la ML; además, pueden estar actuando factores adicionales, como el daño de raíces que limita la absorción de agua del suelo y el flujo transpiratorio. Los resultados indican que la transpiración diaria en palmas INI es alterada por el efecto de la ML sobre el mecanismo estomático, afectando el proceso de intercambio gaseoso de CO₂ y vapor de agua con el ambiente adyacente a la hoja.

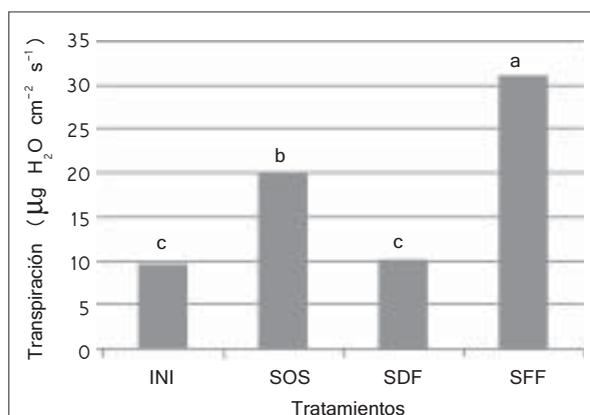


Figura 3. Transpiración acumulada promedio diaria en palmas asociadas con la marchitez letal. Palmas con síntomas iniciales (INI), palmas sospechosas (SOS), palmas sanas dentro del foco (SDF), palmas sanas fuera del foco (SDF). Barras con letras distintas son significativamente diferentes según la prueba Tukey ($P < 0,05$).

Agrios (2005) manifiesta que en plantas enfermas, en las cuales el patógeno infecta las hojas, la transpiración es afectada por las alteraciones que sufren los estomas, lo cual hace que la absorción y traslocación del agua en la hoja no sean normales debido a la pérdida excesiva de agua, por lo cual finalmente pierden turgencia y se marchitan.

Apertura y resistencia estomáticas

La Figura 4 muestra las curvas de apertura estomática diaria en las palmas de los tratamientos, donde se aprecia que en las primeras horas del día la apertura estomática fue mayor, reduciéndose hacia las horas del mediodía. En las palmas INI y SOS la apertura de los estomas fue muy baja durante todo el período estudiado, mientras que en las palmas SDF y SFF fue significativamente superior, especialmente de las 9.00 a

las 11.00 a.m. Esto demuestra que el comportamiento de los estomas es normal en las palmas sanas (SDF y SFF), porque al inicio del día las condiciones ambientales favorecen el intercambio gaseoso en las hojas mediante la apertura de los estomas, y hacia el mediodía estos comienzan a cerrarse por efecto de la temperatura ambiente. En las palmas enfermas (INI y SOS) este mecanismo estomático parece estar alterado porque la mayoría de los estomas permanecieron cerrados durante toda la mañana. Azcón-Bieto y Talón (2000) aseguran que el cierre estomático al mediodía parece estar controlado por el ambiente externo, principalmente la humedad relativa del aire y, en cierto grado, la temperatura foliar; y que la magnitud de esta respuesta depende de la especie, las condiciones de crecimiento, y especialmente el estado hídrico de la planta.

Los procesos fisiológicos de asimilación de CO₂ y transpiración en las palmas INI y SOS fueron limitados, probablemente por los efectos directos de la ML sobre el aparato estomático, porque los estomas tienen la capacidad de cerrarse para preservar el agua, pero, cuando esto ocurre, muchos de los procesos

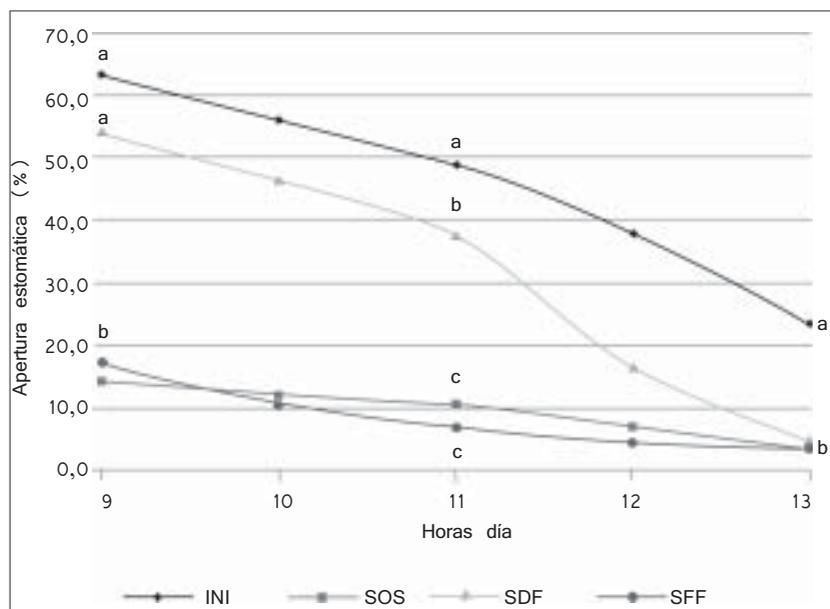


Figura 4. Comportamiento de la apertura estomática diaria en palmas asociadas con la marchitez letal. Palmas con síntomas iniciales (INI), palmas sospechosas (SOS), palmas sanas dentro del foco (SDF), palmas sanas fuera del foco (SDF). Letras distintas indican significancia según la prueba Tukey ($P < 0,05$).

vitales de las plantas pueden sufrir un retraso e incluso se pueden detener totalmente si los estomas están cerrados por períodos largos (Parker, 2000). En un estudio con árboles de naranja Valencia sometidos a estrés hídrico la apertura estomática presentó reducciones significativas (Cayón *et al.*, 1996), corroborando la importante función de los estomas como reguladores del intercambio de gases entre la hoja y la atmósfera bajo condiciones adversas para la planta (Losch y Tenhunen, 1981). La apertura estomática en palmas SDF fue menor que en palmas SFF, lo cual puede indicar la existencia de alteraciones fisiológicas en palmas que aún no muestran síntomas externos característicos de la enfermedad.

El comportamiento de los estomas permite entender las respuestas y relaciones entre la transpiración, conductancia estomática y fotosíntesis con los cambios ambientales y estreses bióticos que inciden directamente sobre la fisiología (Kaufmann y Levy, 1976; Ludlow, 1980), lo cual se puede explicar porque a valores menores de conductancia estomática, hay menor intercambio de gases entre la hoja y el medio (El-Sharkawy, 1990). La importancia fisiológica de los estomas radica en que son los principales reguladores del proceso de difusión de gases. Por medio de la modificación de la apertura de los estomas, la planta puede controlar el flujo de entrada de CO₂ a la hoja y la pérdida de vapor de agua por transpiración. La apertura del poro estomático y la resistencia de los estomas a la difusión, se rigen por las variaciones del medio ambiente y del interior de la planta. Entre los factores externos que tienen gran influencia en la apertura, se destacan la luz, temperatura, humedad del aire y el suministro de agua (Larcher, 1977). La dinámica de apertura y cierre estomáticos, a pesar de estar regulada por factores ambientales, mostró una relación directa con palmas INI, SOS y SDF, lo cual sugiere una alteración gradual de la apertura estomática en

función del progreso de la enfermedad. Estos resultados coinciden con las observaciones de campo en la plantación Palmar del Oriente sobre el secamiento foliar asociado con la ML, especialmente en los estadios avanzados (Ramírez *et al.*, 2004).

La resistencia estomática ($s \cdot cm^{-1}$) expresa la oposición que hacen los estomas de la superficie foliar a la transferencia de calor por convección, como respuesta a una diferencia de temperatura entre la hoja y la atmósfera durante la transpiración diaria (Salisbury y Ross, 1994). En la Figura 5 se observa que las palmas INI mostraron aumento progresivo de la resistencia estomática hasta las 12.00 m, mientras que en las palmas SFF, SDF y SOS la tendencia fue a disminuir. A las 12.00 m, cuando la temperatura foliar (Figura 1) y ambiental aumentaron y la apertura estomática fue reducida (Figura 4), las palmas INI, SOS y SDF fueron menos tolerantes a esas condiciones que las palmas SFF. Esto demuestra que en las palmas INI hubo mayor reducción del flujo de gases por una regulación estomática alterada reflejada por la disminución de la apertura de los estomas (Figura 4) siempre asociada a altas resistencias difusivas.

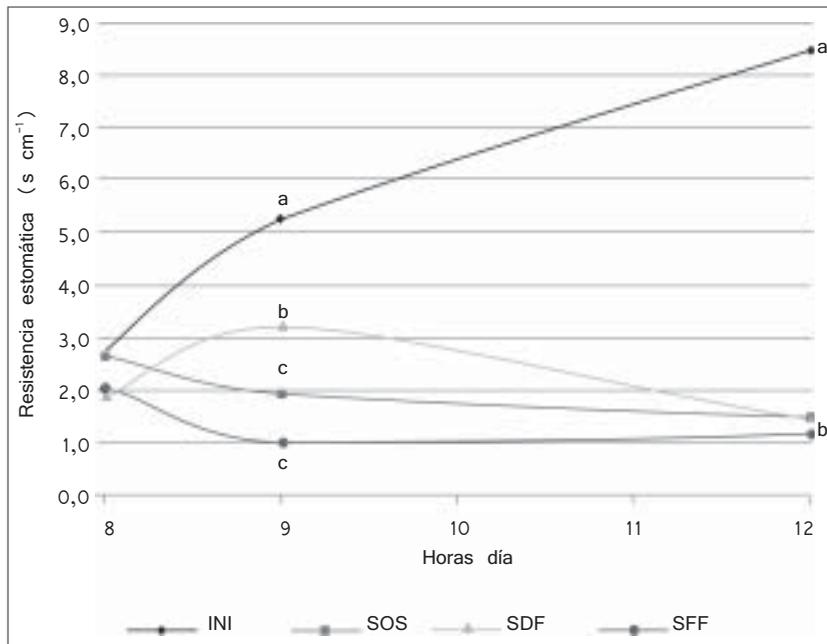


Figura 5. Comportamiento de la resistencia estomática diaria en palmas asociadas con la marchitez letal. Palmas con síntomas iniciales (INI), palmas sospechosas (SOS), palmas sanas dentro del foco (SDF), palmas sanas fuera del foco (SFF). Letras distintas son significativamente diferentes según la prueba Tukey ($P < 0,05$).



Existe una relación inversa entre la apertura y resistencia estomáticas (Azcón-Bieto y Talón, 2000), de modo que si los estomas están cerrados o casi cerrados, la resistencia puede ser más elevada, y si están abiertos, la resistencia es relativamente baja (Salisbury y Ross, 1994). La actividad estomática determina la tasa de difusión de CO₂ hacia el interior de los espacios intercelulares de la hoja y está estrechamente ligada a la actividad fotosintética (Henson, 1991), facilitando una mayor tasa de absorción de CO₂ con sustanciales pérdidas simultáneas de agua por transpiración por reducción de la resistencia estomática. En una mañana soleada se favorece una alta actividad fotosintética con una gran demanda de CO₂ al interior de la hoja, disminuyendo la resistencia estomática a la difusión del CO₂, situación ventajosa para la planta porque cambia agua por los productos de la fotosíntesis que son esenciales para el crecimiento y desarrollo (Taiz y Zeiger, 1998).

Los resultados de este estudio evidencian que la dinámica estomática es de importancia vital para la producción de fotoasimilados, al suministrar el carbono necesario para los procesos de crecimiento y acumulación de materia seca vegetativa (hojas) y reproductiva (racimos) los cuales resultan comprometidos por el progreso de la ML.

CONCLUSIONES

Palmas con síntomas iniciales (INI) y sospechosos (SOS) presentaron un comportamiento diferencial a las palmas sanas (SDF y SFF), lo cual sugiere que la incidencia de la ML produce algunos daños fisiológicos en palmas afectadas.

La temperatura foliar, transpiración, apertura y resistencia estomáticas se relacionaron con el progreso degenerativo de la ML, que conduce al colapso de los tejidos foliares y muerte de la palma, respuestas que podrían explicar el carácter letal de la enfermedad.

Como la ML altera el proceso fisiológico de absorción y translocación del agua en las palmas, donde también están involucradas las raíces, se recomienda realizar estudios de raíces para esclarecer este daño y relacionarlo con el progreso de la ML.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos a la Plantación Palmar del Oriente S.A. por el soporte técnico y financiero para la realización de este estudio, al ingeniero Rodrigo Bedoya López, Superintendente de Plantación, Rubén Darío Bedoya, Jefe de Sanidad vegetal y todo el personal de campo por la colaboración invaluable en el trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrios, G. 2005. *Plant Pathology*. 4ª ed. Edition. Editorial Elsevier Academia Press. USA. 922p.
- Álvarez, E. 2004. Identificación de un fitoplasma asociado con la marchitez letal en palma de aceite (*Elaeis guineensis*). Informe final. Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. 50p.
- Azcón-Bieto, J; Talón, M, 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Editorial Mc. Graw Hill-Interamericana, España. 522p.
- Calvache, H; Castilla, C; Sánchez, J; Tovar, J; Gutiérrez, D; Hernández, M; Berdugo, J; Ramírez, J. 2004. Avances en el estudio de la marchitez letal. *Palmas* (Colombia) 25(2):205-209.
- Cayón, M; El-Sharkawy, M; Tafur, S. 1996. Efectos fisiológicos del estrés hídrico sobre varias especies vegetales. Naranja y plátano. *Revista Comalfi* (Colombia) 24(3):69-77.
- Cayón, G. 1999. Ecofisiología de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). En: *Primer Curso Internacional de Palma de Aceite*. Memorias. Cenipalma, Bogotá, Colombia. pp. 38-54.
- Corley, R; Tinker, P. 2003. *The Oil Palm*. 4ª ed. Blackwell Science, USA. 562p.
- El-Sharkawy, M. 1990. Effect of humidity and wind on leaf conductance of field grown cassava. *Rev. Bras. Fisiol. Vegetal*. 2(2):17-22.
- Henson, I. 1991. Age related changes in stomatal and photosynthetic characteristics of leaves of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 3(2):336-348.
- Hong, TK; Corley, R.H.V. 1976. Leaf temperature and photosynthesis of a tropical C3 plant *Elaeis guineensis*. *Malay. Agric. Res. Dev. Inst. Bull.* 4 (1): 16-20.
- Kaufmann, M; Levy, Y. 1976. Stomatal responses of Citrus jambhiri to water stress and humidity. *Physiol. Plant*. 38:105-108.
- Kramer, P. 1974. *Relaciones hídricas de suelos y plantas*. Edutex, S.A., México. 538p.
- Larcher, W. 1977. *Ecofisiología Vegetal*. Ediciones Omega, Barcelona. 502p.



- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4^a ed. Editorial Springer, Germany. 513p.
- López, R. 2004. Comportamiento del intercambio gaseoso de *Coffea arabica* L. en tres altitudes de la zona cafetera central colombiana. *Cenicafé* (Colombia) 55(3):27-36.
- Losch, R; Tenhunen, J. 1981. Stomatal responses to humidity phenomenon and mechanism. pp. 137-161. *En: Stomatal physiology*. P.G. Jarvis; T.A. Mansfield (eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ludlow, M. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. pp. 123-138. *En: Adaptation of plants water at high temperature stress*. N.C. Turner; P.J. Kramer (eds). John Wiley y Sons Inc., New York.
- Parker, R. 2000. *La ciencia de las plantas*. 1^a ed. Editorial Thomson Publishing, España. 628p.
- Ramírez, J; Bedoya, R; Guerrero, J; Valero, W; Otero, S; Erazo, A; Bedoya, R. 2004. *Resumen de actividades realizadas sobre la marchitez letal 1994-2004*. Palmar del Oriente S.A. 28p.
- Rees, AR. 1961. Midday closure of stomata in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) *Exp. Bot.* 12:129-146.
- Salisbury, F; Ross, C. 1994. *Fisiología vegetal*. 4^a ed. Grupo Editorial Iberoamericana S.A., México. 760p.
- Taiz, L; Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2^a ed. Sinauer Associates Inc. 690p.
- Torres, E; Tovar, J. 2004. Estudio epidemiológico de la enfermedad marchitez letal de la palma de aceite en plantaciones de Villanueva, Casanare. *Palmas* (Colombia) 25(2):210-219.
- Tovar, J. 2005. *Informe final proyecto pruebas de patogenicidad con bacterias aisladas de palmas con marchitez letal*. Cenipalma. 24p.