

Fisiología comparada de palmas africana (*Elaeis guineensis* Jacq.), americana (*Elaeis oleifera* HBK Cortes) e híbridos (*E. oleifera* x *E. guineensis*) en Hacienda La Cabaña

Comparative Physiology of African Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.), American Oil Palm (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes) and Hybrids (*E. oleifera* x *E. guineensis*) in Hacienda La Cabaña

AUTORES

Eduard E. Peláez R.

Ingeniero Agrónomo,
Universidad Nacional de Colombia
Sede Bogotá
eepelaezr@unal.edu.co

Diego P. Ramírez M.

Ingeniero Agrónomo,
Hacienda La Cabaña S.A.
lacabana@andinet.net.co

Gerardo Cayón S.

Profesor Asociado,
Universidad Nacional de Colombia
Sede Bogotá
dgcayons@unal.edu.co

Palabras CLAVE

Fisiología de plantas, fotosíntesis,
estomas, medidas vegetativas

Plant physiology, photosynthesis,
stomata, vegetative measures

Recibido: 3 marzo 2010
Aceptado: 3 junio 2010

Resumen

El estudio se realizó en la Hacienda La Cabaña (Cumaral, Meta), con el objetivo de comparar las características fisiológicas de palmas africana y americana de aceite y cuatro híbridos interespecíficos. Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con seis genotipos, tres repeticiones y doce plantas por repetición. Se hicieron determinaciones de fotosíntesis, concentración interna de CO₂, contenido de clorofila y densidad estomática de las hojas, altura, diámetro del estúpite, pesos secos de hoja y racimo, área foliar y área foliar específica. Las curvas diarias de fotosíntesis mostraron que los híbridos sostienen la tasa fotosintética máxima por más tiempo y tienen puntos de saturación lumínica de la fotosíntesis más altos que los dos progenitores. La palma americana y los híbridos presentaron tasas fotosintéticas más altas, indicando mayor capacidad de fijación de CO₂ que la palma africana de aceite. Los híbridos también mostraron mayor densidad estomática que sus parentales. Los genotipos se diferenciaron en área y peso seco foliar, diámetro del estúpite, peso seco del racimo y producción. Las tasas fotosintéticas individuales se correlacionaron positivamente con el rendimiento de cada material.

Abstract

The study was carry out in Hacienda "La Cabaña" (Cumaral, Meta), with the objective of compare the physiological characteristics of african and american oil palms parents and its interespecific hybrids. A complete randomized blocks design was utilized, with three repetitions and 12 plants for replication. Photosynthesis, intercellular CO₂ concentration, stomata density and content of chlorophyll of the leaves, plant height, diameter of the trunk, dry weight of leaf and bunch, leaf area, and specific leaf area determinations



were made. Photosynthesis daily curves showed that hybrids holds the maximum photosynthetic rate more time, has higher light saturation point of photosynthesis, indicating higher CO₂ fixation capacity than african oil palm. The hybrids showed greater estomatal density that african and american oil palm. The genotypes differed in leaf area, leaf dry weight, diameter of the trunk dry weight bunch, and yield The individual photosynthetic rates was correlated positively with the yield of each material.



Introducción

La base biológica para aumentar la producción del cultivo de palma de aceite comprende la maximización de los procesos fisiológicos que regulan e intervienen directamente en la actividad productiva (Cayón, 1998). Con este enfoque, se considera prioritario el incremento de la capacidad fisiológica de las palmas para el proceso de crecimiento que involucra la fijación de CO₂ por fotosíntesis para formar materia seca que, a su vez, depende de la cantidad total de energía solar disponible, de la proporción de esta energía interceptada y absorbida por las hojas y de la eficiencia de conversión de la energía química a carbohidratos y la distribución eficiente de estos fotoasimilados hacia los racimos (Corley y Tinker, 2009).

El área foliar es uno de los determinantes de la capacidad fisiológica de la planta y puede ser utilizada para evaluar la eficiencia fotosintética y predecir el desempeño productivo de los cultivos (Turner, 1980; Swennen y De Langhe, 1985). No obstante, estos procesos fisiológicos básicos de la palma de aceite han sido objeto de poca atención durante los trabajos de selección y obtención de genotipos de alto rendimiento dedicándose mucho esfuerzo a los aspectos fitosanitarios con el fin de aumentar la producción del cultivo.

En las zonas palmeras de Colombia, donde existe gran diversidad de ambientes y condiciones de crecimiento muy particulares para el cultivo, el análisis fisiológico de su adaptación se ha hecho en muy pocos materiales genéticos, limitando el desempeño productivo de muchas plantaciones y la adopción de los nuevos y promisorios materiales de siembra. El análisis del comportamiento diario de la fotosíntesis permite evaluar la capacidad de varios genotipos para autorregular sus procesos como respuesta a los

estímulos ambientales y, en algunos casos, predecir el desempeño productivo de estos.

La palma americana de aceite (*Elaeis oleifera* HBK Cortes), por sus características de aceite con alto contenido de ácidos grasos insaturados (oleico mayor de 60% y linoleico mayor de 18%), crecimiento lento del estúpide (5 a 10 cm/año), resistencia a enfermedades y plagas comúnmente registradas para la palma africana, y su compatibilidad de producir híbridos fértiles con la palma africana de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.), se constituye en una fuente de variabilidad genética muy valiosa en los programas de mejoramiento para la producción de híbridos interespecíficos (O×G) comerciales (Meunier, 1991). Estos híbridos se han constituido en recursos genéticos valiosos como alternativas de resistencia a enfermedades y plagas, aumentos en producción de racimos y mejor calidad del aceite –características influenciadas directamente por el comportamiento fisiológico de cada material–, pero no hay suficiente información sobre sus características morfológicas y fisiológicas.

El conocimiento de las respuestas fisiológicas de las plantas al ambiente facilita el desarrollo de técnicas de producción eficientes y sostenibles que permitan la selección de genotipos más adaptados a las condiciones agroecológicas de las zonas de producción. El objetivo de este estudio fue caracterizar y comparar algunos atributos fisiológicos de los materiales parentales de palmas africana y americana de aceite y cuatro híbridos interespecíficos (O×G) desarrollados por el programa de producción de semillas de Hacienda La Cabaña S.A.

Materiales y métodos

El estudio se realizó entre febrero de 2004 y enero de 2005 en la plantación La Cabaña, localizada en



el municipio de Cumaral (Meta, Colombia), situada a 4° 16' N, 73° 16' W, 305 msnm, temperatura media 27 °C, humedad relativa 78%, precipitación de 3.374 mm/año, 1.500 horas sol/año (4,1 h/día), condiciones agroecológicas correspondientes al bosque húmedo tropical (Bh-T, Holdridge). La tendencia general de la zona es la de presentar durante el año un período lluvioso de ocho meses (abril a noviembre) donde cae el 90% de la lluvias y otro seco de cuatro meses (diciembre a marzo) donde solo cae el 10% de estas.

Se utilizó el diseño experimental completamente al azar, con seis genotipos, tres repeticiones y doce palmas por repetición. Se compararon materiales de palma africana Ténera IRHO (2805) de siete años, palma americana material Coarí de seis años y cuatro códigos (A, B, C, D) de híbridos O×G de siete años, del programa de producción de semillas de Hacienda La Cabaña S.A., sembrados en el lote 10 de la plantación a 9,0 m en triángulo (143 palmas/ha). Por los registros históricos de producción, los híbridos B (18 t ha⁻¹) y C (22 t ha⁻¹) son considerados de alta producción de racimos, mientras que los híbridos A (15 t ha⁻¹) y D (17 t ha⁻¹) son de baja producción (Zambrano, 2004). El lote experimental recibió todas las labores convencionales de manejo agronómico, incluyendo el riego por gravedad durante el período seco (diciembre a marzo).

Se hicieron tres mediciones de fotosíntesis entre abril de 2004 y enero de 2005: (a) durante el período de lluvias (abril a noviembre), (b) durante el período corto seco (agosto), y (c) durante el período seco normal (enero de 2005). Las tasas de fotosíntesis se tomaron en tres palmas individuales de cada material, bajo condiciones de exposición solar plena, en el sector central de los folíolos de la parte media de la hoja 17, desde las 7.00 hasta las 17.00 horas, a intervalos de una hora, con el analizador portátil de fotosíntesis LI-6200 (Li-cor, Nebraska) que registra fotosíntesis, concentración interna de CO₂, transpiración, conductancia estomática, resistencia estomática y temperatura de las hojas colocadas dentro de una cámara de flujo cerrado de aire. Con los datos puntuales de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente durante las mediciones horarias, se simuló las curvas diarias de fotosíntesis para analizar la respuesta de la fotosíntesis de los materiales de palma a la intensidad solar registrada durante las mediciones.

Para determinar el contenido de clorofila total (mg g ms⁻¹) se empleó el método de extracción con etanol (Wintermans y De Mots, 1965), en discos foliares de 1,3 cm² extraídos del centro de los folíolos usados para las mediciones de fotosíntesis. La densidad estomática se determinó tomando muestras del sector central de los folíolos de la parte media de la hoja 17 con esmalte transparente, fijadas en placas portaobjeto y llevadas al laboratorio.

Para determinar la densidad estomática (estomas mm⁻²) de las hojas, las placas con las huellas de epidermis tomadas con el esmalte transparente se observaron al microscopio; en el campo visible del microscopio, se determinó la cantidad de estomas, repitiendo esta operación en diferentes partes de la muestra, y se tomó el promedio; luego se determinó el área del campo visible (A) del microscopio con la ayuda del micrómetro por la fórmula: $A = \pi r^2$. Con el micrómetro objetivo se midió el campo visible del microscopio, para lo cual se puso este en la platina del microscopio y su escala se hizo coincidir con el diámetro del campo visible; conociendo el diámetro, se midió el radio y se calculó el área del campo visual.

Para calcular la densidad estomática se dividió el número promedio de estomas del campo visible entre el área del mismo. Para la toma de datos con destino a la elaboración de las curvas diarias del comportamiento estomático, se consideró que los muestreos a todos los materiales no garantizaba la uniformidad de los mismos en un tiempo relativamente corto, lo cual afectaría la validez de los mismos por no garantizarse la toma de las improntas de los estomas en el mismo tiempo. Por esta razón se determinó hacer una comparación general de la apertura estomática horaria entre la palma africana, la palma americana y un material híbrido (Código 7954), escogido por sus características agronómicas intermedias entre los materiales híbridos estudiados. Se estimó el porcentaje de estomas abiertos y se hicieron las curvas diarias (de la 8.00 a las 17.00 horas) por medio de análisis de regresión para comparar los materiales.

La altura, diámetro del estípite y pesos secos de la hoja y racimo se calcularon con las fórmulas propuestas por Corley, Hardon y Tang (1971). El área foliar de la hoja 17 (AF17) se determinó por medio del modelo estadístico desarrollado por Contreras et ál. (1999) para palma africana, americana e híbridos:

Palma africana: AF17 = 0,944(C₄)
 Palma americana: AF17 = 0,540(C₃)
 Híbridos: AF17 = 0,639(C₈),

donde C representa el promedio del iésimo folíolo más largo por su respectivo ancho, multiplicado por el número de folíolos de la hoja. El área total por palma se estimó multiplicando el área de la hoja 17 × número de hojas presentes.

Para determinar el área foliar específica (AFE) se tomaron dos folíolos centrales de cada lado de la hoja 17, en cada uno se cortó un sector central de 10 cm de largo, se midió su ancho en la parte media y se calculó el área de cada sector; luego los sectores se secaron en un horno de circulación forzada a 85 °C durante 24 horas hasta que el peso seco fuera constante y se midió el peso seco de cada sector central en una balanza analítica. El AFE se calculó con la siguiente fórmula:

$$AFE = \frac{\text{área promedia sectores centrales}}{\text{peso seco promedio sectores centrales}} (\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}).$$

Los datos generados fueron sometidos a un análisis de varianza y la comparación de medias se hizo mediante la prueba de rango múltiple de Tukey ($P < 0,05$). Con los datos históricos de rendimiento de los materiales de palma africana, palma americana y cada uno de los híbridos, se hicieron análisis individuales de correlación para observar la asociación del rendimiento con la tasa de fotosíntesis y área foliar, y como estos mostraron la misma respuesta y significancia individual, se hizo el análisis de correlación global. Para los análisis estadísticos se utilizó el programa estadístico SAS[®] 9.0.

Resultados y discusión

Fotosíntesis, clorofila y estomas

La Figura 1 muestra que las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en los seis materiales estudiados tuvieron una tendencia asintótica, siendo bajas las tasas fotosintéticas a intensidades menores de RFA, aumentaron gradualmente con el incremento progresivo de la RFA, hasta alcanzar valores máximos a intensidades diferentes de RFA en cada material.

Aunque las palmas americana y africana lograron las mayores tasas de fotosíntesis (12,7 y 10,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a una intensidad de RFA relativamente baja (850 y 875 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$), sus tasas mostraron una tendencia más drástica a bajar con el incremento progresivo de la RFA, mientras que los híbridos alcanzaron la mayor tasa de fotosíntesis a intensidades superiores a 1.000 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$, pero la sostuvieron en un amplio rango de RFA; es decir, en palma africana y americana el aumento de la RFA da lugar a una rápida respuesta inicial de la fotosíntesis alcanzándose la saturación del proceso a intensidades menores de RFA que los híbridos.

La tasa de fotosíntesis de las hojas individuales de los cultivos C3 muestra una relación curvilínea con la intensidad de la luz (Corley y Tinker, 2009), aumentando gradualmente con el incremento de la RFA disponible hasta un valor máximo y luego disminuye en forma drástica como consecuencia del bloqueo del aparato fotosintético por la elevación de la temperatura foliar. En condiciones de luz débil, la tasa fotosintética incrementa linealmente con un incremento de la intensidad de luz porque la energía radiante es el principal factor limitante, mientras que en condiciones de luz fuerte, con un incremento de la intensidad de luz la tasa incrementa gradualmente y luego se satura porque el factor que la limita pasa a ser la capacidad energética del aparato fotosintético (Xu y Shen, 2002).

Al analizar el valor de los interceptos de las respectivas ecuaciones –que indican una tasa fotosintética más alta con la menor intensidad de RFA incidente– se puede afirmar que, en su orden, la palma americana (5,629), palma africana (3,134), híbrido D (3,353) e híbrido B (1,632) podrían ser fotosintéticamente más eficientes bajo condiciones de baja radiación solar. Esto, probablemente, indica que el aparato fotosintético de estos híbridos sea más resistente a la elevación de la temperatura ambiental, lo cual les permite asimilar CO_2 durante mayores períodos en lugares soleados y, en consecuencia, una mayor producción de materia seca total y la mejor distribución de esta hacia los racimos (Corley, 1976; Squire, 1990; Smith, 1993; Corley y Tinker, 2009). Desde el punto de vista productivo, es más importante que las hojas mantengan la tasa de fotosíntesis moderada y constante durante períodos más prolongados del ciclo vegetativo (Cayón, 2001). Varios estudios afir-

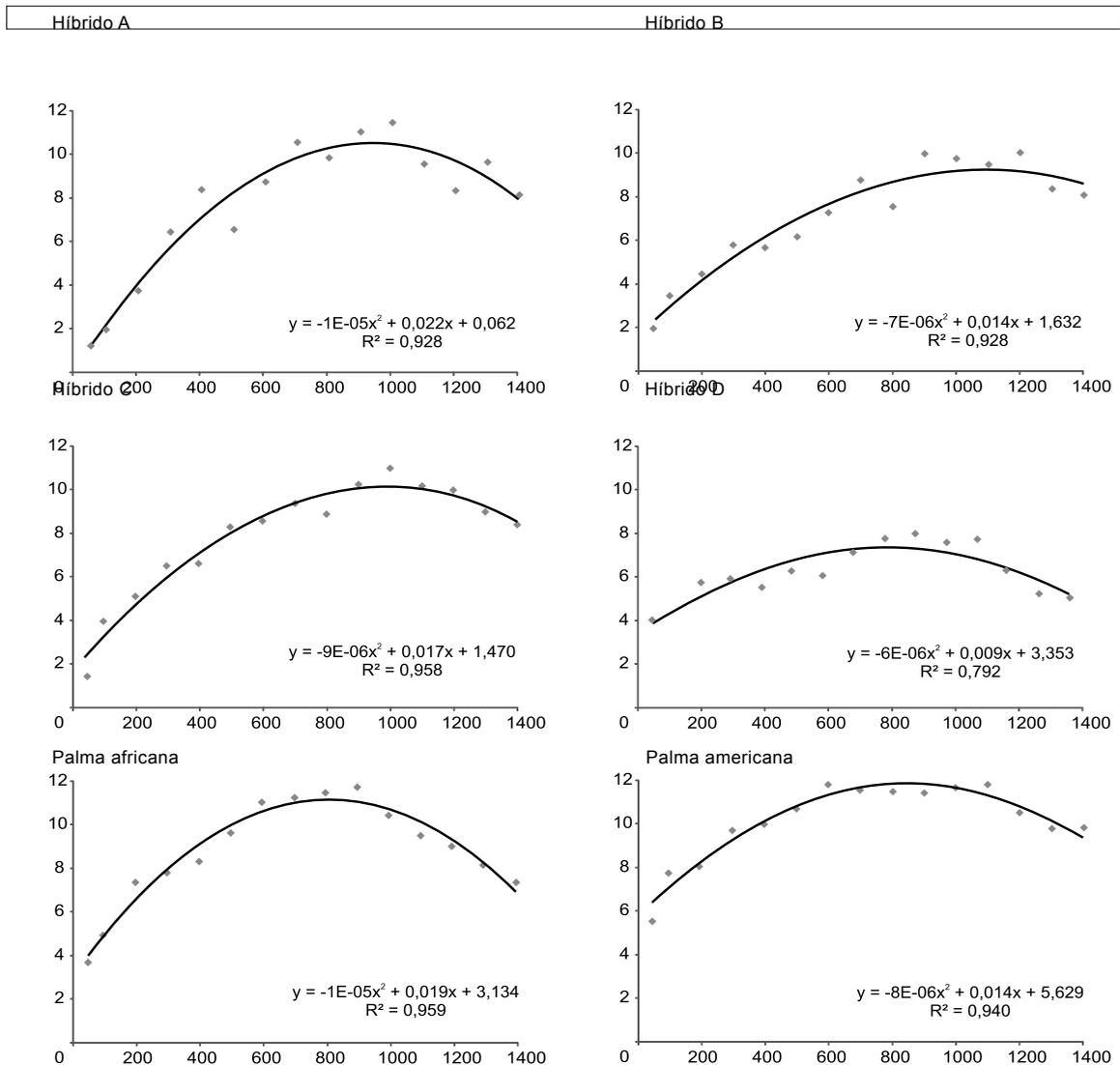


Figura 1. Respuesta de la fotosíntesis a la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en palmas africana, americana y cuatro híbridos interespecíficos (O×G).

man que la saturación de la fotosíntesis en palma de aceite ocurre a intensidades de RFA incidente de 460 y 920 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (Gerrisma, 1988), de 400 $\mu\text{moles s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (Hong, 1979), y de 800 $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (Dufrene y Saugier, 1993; Henson, 1995).

Los materiales híbridos mostraron valores diferenciales de las variables fisiológicas analizadas con respecto a la palma africana y americana (Tabla 1). El punto de saturación lumínica (donde la fotosíntesis es máxima) fue superior en los híbridos, pero las palmas americana y africana presentaron valores significativamente mayores de la tasa máxima de fotosíntesis, bajo esas condiciones de luz saturante, que los híbridos, de los cuales el híbrido D exhibió la tasa menor. Para

la concentración interna de CO_2 (C_i) en las hojas no hubo diferencias estadísticas significativas entre los materiales, aunque fue ligeramente menor en palma americana (218 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Un descenso de la C_i indica que la causa principal de la reducción de la tasa fotosintética es la reducción de la conductancia estomática, mientras que un incremento de la C_i sugiere que una disminución de la actividad fotosintética de las células del mesófilo (factor no estomático) es la causa principal de la reducción de la tasa fotosintética (Farquhar y Sharkey, 1982; Xu y Shen, 2002).

El contenido de clorofila en la hoja fue significativamente superior en el híbrido B y en la palma africana y menor en el híbrido C, hecho que llama la atención

Tabla 1. Punto de saturación lumínica, fotosíntesis máxima, contenido de clorofila y densidad estomática en hojas de palmas africana, americana y cuatro híbridos interespecíficos (O×G).

Material	Punto saturación lumínica ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO ₂ interno ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Clorofila total (mg g ⁻¹)	Densidad estomas (estomas/mm ²)
Híbrido A	1.000 c	9,1 b	281	73,6 c	381
Híbrido B	1.375 a	10,1 b	273	103,7 a	424
Híbrido C	1.375 a	9,8 b	285	55,0 d	394
Híbrido D	1.250 b	8,6 c	241	74,7 c	402
Palma africana	850 d	10,3 b	273	80,8 b	349
Palma americana	875 d	12,7 a	218	70,6 c	391
F (Materiales)	*	*	n.s.	*	n.s.

Promedios con letras distintas son significativamente diferentes según la prueba de Tukey (P<0,05)

* Prueba F significativa (P<0,05)

n.s. Prueba F no significativa

ya que las tasas de fotosíntesis máxima en la palma africana y en el híbrido B fueron también las más altas y la del híbrido C la más baja. Sin embargo, esta correspondencia no se cumplió en la palma americana que, con la mayor fotosíntesis, sus hojas tuvieron bajo contenido de clorofila. Varios estudios en plantas sin condiciones de cierre estomático han demostrado que la fotosíntesis está correlacionada positivamente con el contenido de clorofila en cualquier estado de desarrollo de la hoja, demostrando que el proceso fotosintético depende de la concentración de clorofila de la lámina foliar y de la ontogenia de la hoja (Friedrich y Huffaker, 1980; Holloway, Maclean y Scott, 1983; Kura-Hotta, Satoh y Katoh, 1987; Makino, Mae y Ohi-ira, 1983; Cayón, Lozada y Belalcázar, 1994; Cayón, 2001; Arenas, Cayón y Agudelo, 2004).

La densidad estomática de los cuatro híbridos fue mayor que la palma africana y similar a la palma americana, destacándose los híbridos B y D con las mayores densidades (424 y 402 estomas/mm²). La densidad estomática de la palma africana encontrada en este estudio es mayor a la de 175 mm⁻² reportada por Henson (1991), lo cual podría deberse a una adaptación de los genotipos a las condiciones ambientales de la Zona Oriental palmera, caracterizada por períodos relativamente amplios de lluvia y sequía. En la palma de aceite los estomas están localizados en el envés de la hoja (hoja hipoestomática) en una densidad promedio de 146/mm² y son semixeromórficos, es decir, tienen una estructura adaptada para prevenir la desecación durante largos periodos, lo cual apoya la teoría que la palma se originó en una región de clima fuertemente estacional (Cayón, 1998).

La Figura 2 muestra la curva del comportamiento diario de los estomas en las hojas de las palmas africana, americana e híbrido. En las primeras horas de la mañana (5:00 a 6:00 a.m.) la mayoría de los estomas estaban cerrados, iniciándose lentamente el proceso de apertura desde las 6:00 a.m. hasta las 8:00 a.m. y, a partir de ahí, fue muy rápida, hasta alcanzar los mayores porcentajes de estomas abiertos entre las 10:00 a.m. y 12:00 del mediodía.

A partir del mediodía, con el aumento de la temperatura ambiente y foliar, comenzó a presentarse el cierre estomático, que progresó rápidamente hasta cerrarse la mayoría a las 15:00 p.m.; luego, comenzaron a abrirse nuevamente hasta las 17:00 p.m., cuando las temperaturas ambiental y foliar descendieron ligeramente. Los híbridos mantuvieron más estomas abiertos que la palma africana en horas de la mañana, incluso en el momento de mayor cierre estomático (15:00 p.m.), pero la reapertura de los estomas de la palma africana fue más rápida a partir de esa hora, mientras que los híbridos y la palma americana la reiniciaron un poco más tarde (16:00 p.m.).

El porcentaje de estomas abiertos en la palma americana fue menor durante todo el día. Este mismo comportamiento estomático ha sido reportado por varios autores (Hartley, 1988; Burgos et ál., 1998; Cayón, 1998; Dufrene, 1989; Smith, 1993) y se debe a que el aumento de la temperatura ambiente, la disminución de la humedad del suelo y de la humedad relativa provocan el cierre de los estomas (Salisbury y Ross, 2000; Sánchez-Díaz y Aquirreola, 2000; Taiz y Zeiger, 2002), condiciones estas que son características al mediodía de un día soleado durante las

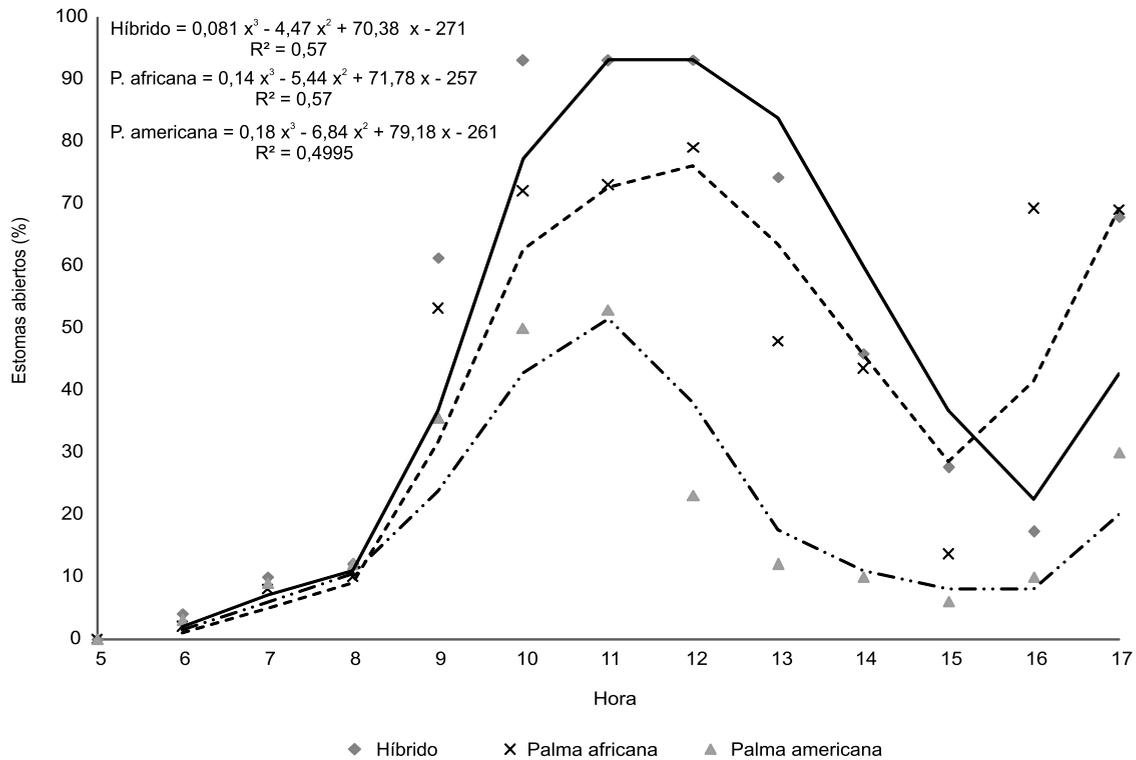


Figura 2. Curva diaria de la apertura estomática (%) en palma africana, palma americana e híbrido interespecífico (OxG).

épocas de lluvias y durante las de sequía en la Zona Oriental palmera.

Con base en lo anterior, se podría afirmar que los híbridos tienen un comportamiento estomático que les permiten un proceso fotosintético más prolongado durante el día y disminuir las pérdidas de agua por transpiración en condiciones de sequía moderada, lo cual podría contribuir a que estos materiales logaran una mayor producción de racimos y aceite.

Área foliar y área foliar específica

En la Tabla 2 se presenta la comparación de los parámetros fisiológicos de crecimiento de los materiales. Los cuatro híbridos presentaron mayor área foliar (hoja 17 y total) que la palma africana y americana. El área foliar es un excelente indicativo de la capacidad fotosintética de las plantas y está relacionada con el crecimiento y rendimiento de la palma de aceite y otros cultivos (Xu y Shen, 2002; Awal et ál., 2004; Burstall y Harris, 2004) sin embargo, Vallejo (1976) realizó estimaciones del área foliar en palmas americanas noli encontrando que al aumentar esta se incrementa en forma significativa el peso de los racimos, pero a su

vez disminuye la proporción de frutos en el mismo, indicando que no siempre una mayor área foliar específica (AFE) refleja un buen rendimiento.

El AFE expresa el grosor relativo de las hojas (área foliar por unidad de materia seca) y es un parámetro fisiológico muy sensible a factores ambientales y externos (Santos et ál., 2005). Aunque el análisis estadístico no mostró diferencias significativas, se puede apreciar que el AFE de los cuatro híbridos y la palma americana fue ligeramente menor al de la palma africana, y el híbrido A presentó el menor valor de AFE (Tabla 2). Una reducción del AFE se atribuye a las alteraciones estructurales anatómicas y morfológicas de la hoja por el aumento en la concentración de nutrimentos y el peso seco de esta (Ayala, 2000; Santamaría et ál., 2000; Pérez et ál., 2004).

Peso seco de hoja y racimo

El peso seco de la hoja 17 fue menor en la palma africana que en los otros materiales, confirmando la mayor acumulación de biomasa de la palma americana y la expresión del vigor híbrido para este carácter. El peso seco del racimo de la palma americana fue

Tabla 2. Parámetros de crecimiento, área foliar, área foliar específica (AFE) y peso seco en palmas africana, americana y cuatro híbridos interespecíficos (O×G)

Material	Edad (años)	Altura (m)	Diámetro estípote (m)	Área foliar (m ²)		Peso seco (kg)		AFE (cm ² g ⁻¹)
				Hoja 17	Total	Hoja 17	Racimo	
Híbrido A	7	0,91 a	0,48	13,2 a	346,9 a	1,7 a	6,9 c	6,5
Híbrido B	7	0,64 b	0,46	12,2 b	312,1 c	1,5 a	5,4 c	7,2
Híbrido C	7	0,88 a	0,48	11,9 b	297,2 c	1,6 a	6,5 c	7,3
Híbrido D	7	0,67 b	0,47	13,5 a	329,3 a	1,7 a	9,6 b	8,0
Palma africana	7	0,97 a	0,48	10,0 c	280,8 c	1,2 b	5,8 c	9,2
Palma americana	6	0,45 c	0,45	9,0 d	236,8 d	1,7 a	14,6 a	6,9
F (Materiales)		*	n.s.	*	*	*	*	n.s.

Promedios con letras distintas son significativamente diferentes según la prueba de Tukey (P<0,05)

* Prueba F significativa (P<0,05)

n.s. Prueba F no significativa

mayor, mientras en todos los híbridos fue intermedio entre los de sus parentales.

Altura, diámetro del estípote

Los híbridos A y C fueron de mayor altura que los híbridos B y D lo cual, aparentemente, sugiere que estos últimos dos híbridos poseen factores genéticos más eficientes para el control de la tasa de crecimiento anual del estípote provenientes del genoma materno en comparación con los híbridos A y C. Los materiales no se diferenciaron en cuanto al diámetro del estípote.

Correlación fotosíntesis-rendimiento

Con base en los datos históricos del rendimiento de los materiales, se hizo un análisis de correlación con algunos de los parámetros fisiológicos (Tabla 3). Se observa que la fotosíntesis tuvo correlación positiva con el rendimiento y el peso seco del racimo, y correlación negativa con el área total y de la hoja 17, lo cual demuestra la asociación del proceso fotosintético

Tabla 3. Correlación entre área foliar total, fotosíntesis, clorofila y el rendimiento de palmas africana, americana y cuatro híbridos interespecíficos (O×G)

	Área foliar total	Área hoja 17	Fotosíntesis	Rendimiento
Área foliar total	1			
Área hoja 17	0,958	1		
Fotosíntesis	-0,916	-0,916	1	
Rendimiento	-0,656	-0,01	0,866	1
Peso seco racimo	-0,601	-0,473	0,646	0,556

con el área foliar y que el peso del racimo depende de la actividad fisiológica de las hojas.

La asociación estrecha entre área foliar y rendimiento es observada frecuentemente y muchas especies tienen una significativa correlación negativa entre el tamaño de la hoja y la tasa fotosintética calculada por unidad de área foliar (Curtis, Ogren y Hageman, 1969; Xu y Shen, 2002). Según Corley (1976) y Smith (1993), en palma de aceite se pueden encontrar relaciones entre la producción de racimos y las tasas fotosintéticas de las hojas porque, bajo la mayoría de circunstancias, la producción parece estar limitada a la demanda de los racimos.

La correlación positiva entre rendimiento y peso seco del racimo señala la relación directa de las dos variables pero, aunque esta fue significativa, su bajo coeficiente (0,556) podría indicar que las dos variables no explican toda la variabilidad observada; de hecho, el solo peso de los racimos no determina el rendimiento porque este expresa la producción total de racimos por año. Las correlaciones negativas encontradas para el rendimiento y peso seco del racimo con el área foliar se explican debido a que la producción del cultivo depende más de la duración del área foliar que de su tamaño y no siempre hojas grandes garantizan producciones mayores. La ausencia de correlación entre el área de la hoja 17 con el rendimiento y peso del racimo sugiere que el área de la hoja 17 no es confiable para estimar el rendimiento de las palmas.

Por lo general se espera que tasas fotosintéticas altas estén asociadas con altos rendimiento o que exista una correlación positiva entre fotosíntesis y



rendimiento pero, a menudo esto no se observa y, en la mayoría de los casos, no hay esta asociación o, inclusive en algunos casos, esta correlación es negativa (Nelson, 1988), paradoja que ha desconcertado a muchos fisiólogos y agrónomos por mucho tiempo (Elmore, 1980). Sin embargo, esta falta de correlación no debe sorprender porque es un problema fisiológico muy complejo y, aunque la tasa de fotosíntesis es muy importante, no es el único factor determinante de la producción de los cultivos. Aunque el análisis de correlación es un método utilizado con frecuencia en los estudios biológicos, una correlación positiva o negativa entre estas dos variables es solo la explicación del fenómeno fisiológico y no necesariamente un reflejo correcto de la relación intrínseca causa-efecto entre ellas. La correlación significativa encontrada

entre la tasa fotosintética y el rendimiento indica que la selección genética por mayores tasas de fotosíntesis puede ayudar a la identificación de híbridos comerciales (O×G) más eficientes. La caracterización fisiológica es una herramienta muy valiosa que puede ayudar a los fitomejoradores en la identificación de variables que permitan seleccionar materiales con características superiores.

Agradecimientos

Al personal directivo y operativo de Hacienda la Cabaña S.A., Mauricio Herrera Vélez, Camilo Colmenares por permitir el desarrollo de esa investigación, al ingeniero Jorge Zambrano por su orientación técnica, a Rafael Cruz y Guillermo Corredor por la colaboración incondicional en el desarrollo de la investigación.



Referencias bibliográficas

- Arenas, J.; Cayón, G.; Agudelo, O. 2004. Respuestas fisiológicas y acumulación de materia seca de genotipos de soya en el Valle del Cauca. *Fitotecnía Colombiana* 4 (2): 20-26.
- Awal, M.; Wan, I.; Endan, J.; Haniff, M.; 2004. Regression model for computing leaf area and assessment of total leaf area variation with frond ages in oil palm. *Asian J. of Plant Sc.* (Malaysia) 3 (5): 642-646.
- Ayala, I. 2000. Identificación de variables morfológicas y fisiológica asociadas con el rendimiento en materiales de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Palmas*. 21 (número especial Tomo II): 10-21.
- Burgos, C.; Perdomo, R.; Morales, CT.; Cayón, G. 1998. Efecto de niveles de agua en el suelo sobre la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). II. Estado hídrico diario de palmas en etapa de vivero. *Palmas* 19 (2): 37-44.
- Burstall, L.; Harries, PM. 1983. The estimation of percentage light interception from leaf area index and predicted from percentage ground cover in potatoes. *J. Agric. Sc.* (Malaysia) 100: 241-244.
- Cayón, G.; Lozada, JE.; Belalcázar, S. 1994. Estudios comparativos sobre la actividad fotosintética de clones de plátano (*Musa* AAB, ABB Simmonds) en Colombia. En: *Memorias X Reunión de la Asociación para la Cooperación en Investigaciones de Banano en el Caribe y en América Tropical*. Contreras, MA.; Guzmán, JA.; Carrasco, LR. (eds.), Corbana, San José (Costa Rica): 549-558.
- Cayón, G. 1998. *Ecofisiología de la palma de aceite (Elaeis guineensis Jacq.)*. En: *Primer Curso Internacional de Palma de Aceite* (1999, Santafé de Bogotá, Colombia). Memorias. Cenipalma: 38-54.
- Cayón, G. 2001. Evolución de la fotosíntesis, transpiración y clorofila durante el desarrollo de la hoja de plátano (*Musa* AAB Simmonds). *InfoMusa* (Francia) 10 (1): 12-15.
- Contreras, AP.; Corchuelo, G.; Martínez, O.; Cayón, G. 1999. Estimación del área y del peso seco foliar en *Elaeis guineensis*, *Elaeis oleifera* y el híbrido interespecífico *E. Guineensis* x *E. Oleifera*. *Agronomía Colombiana* 16 (1-3): 24-29.
- Corley, RVH.; Hardon, JJ.; Tang, Y. 1971. Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). I. Estimation of growth parameters and application in breeding. *Euphytica* 20: 307-315.
- Corley, RVH. 1976. Photosynthesis and productivity. En: Corley, RVH.; Hardon, JJ.; Wood, BJ.(eds.). *Oil palm research*. Elsevier, Amsterdam : 55-76.
- Corley, RVH.; Tinker, PB. 2009. *La palma de aceite*. Maldonado, E.; Maldonado, F. (trad.) cuarta edición. Fedepalma, Bogotá, Colombia: 604 p.
- Curtis, PE.; Ogren, WL.; Hageman, RH. 1969. Varietal effect of soybean photosynthesis and photorespiration. *Crop Sci.* 9: 323-327.
- Dufrene, E. 1989. Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez, le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Ph.D. Thesis, Univ. of Paris-Sud, Orsay.
- Dufrene, E.; Saugier, B. 1993. Gas Exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.*, 7: 97-104.
- Elmore, CD. 1980. The paradox of no correlation between leaf photosynthesis rates and crop yields. En: Hesketh, J.D.; Jones, J.W. (eds.). *Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models*. Vol II. CRC Press, Boca Raton: 155-167.
- Farquhar, GD.; Sharkey, TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.
- Flórez, V.; Cruz, R. 2004. *Guías de laboratorio de fisiología vegetal*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Agronomía. Bogotá: 64 p.

- Friederich, JW.; Huffaker, RC. 1980. Photosynthesis, leaf resistances and ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiol.* 86:108-111.
- Gerrisma, W. 1988. *Light Interception, leaf photosynthesis and sink-source relations in oil palm*. Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- Hartley, CWS., 1988. *The oil palm*. Longmans Green. Nueva York: 761 p.
- Henson, IE. 1991. Age-related changes in stomatal and photosynthetic characteristics of leaves of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 3: 336-348.
- Henson, IE. 1995. Photosynthesis, dry matter production and yield of oil palm under light-limiting conditions. En: Proc. 1993 Porim Int. Palm Oil Congr. - Agriculture. Porim, Kuala Lumpur (Malasia): 525-541.
- Holloway, P.J.; Maclean, D.J.; Scott, K.J. 1983. Rate-limiting steps of electron transport in chloroplasts during ontogeny and senescence of barley. *Plant Physiol.* 72: 795-801.
- Hong, TK. 1979. Effects of some environmental factors on photosynthesis and productivity of oil palm seedlings. Thesis of University of Malaysia, Kuala Lumpur.
- Kura-Hottam, M.; Satoh, K.; Katoh, S. 1987. Relationship between photosynthesis and chlorophyll content during leaf senescence of rice seedlings. *Plant Cell Physiol.* 28: 1321-1329.
- Makino, A.; Mae, T.; Ohira, K. 1983. Photosynthesis and ribulose 1,5 bisphosphate-carboxylase in rice leaves. Changes in photosynthesis and enzymes involved in carbon assimilation from leaf development through senescence. *Plant Physiol.* 1002-1007.
- Meunier, J. 1991. Una posible solución genética para el control de la Pudrición del cogollo en la palma aceitera: Híbrido interespecífico *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*, 154 MPOB TT (137).
- Nelson, C.J. 1988. Genetic associations between photosynthetic characteristics and yield: review of the evidence. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 543-554.
- Pérez, J.; García, E.; Enríquez, J.; Quero, A.; Pérez, J.; Hernández, A. 2004. Análisis de crecimiento, área foliar específica y concentración de nitrógeno en hojas de *Brachiaria* Híbrido. *Tec. Pecu. Mex.* 42 (3): 447-458.
- Salisbury, F.; Ross, C. 2000. Fisiología de las plantas 2. *Bioquímica vegetal*. International Thomson Editores, Madrid (España).
- Sánchez-Díaz, M.; Aquirreola, J. 2000. Movimientos estomáticos y transpiración: 31-43. En: Azcon-Bieto y Talon *Fundamentos de fisiología vegetal* (2000). Primera edición, Ed. McGraw Hill: 522 p.
- Santamaría, M.; Villegas, A.; Colinas, M.; Calderón, G. 2000. Peso específico, contenido de proteína y clorofila en hojas de naranjo y tangerino. *Agrociencia* 34: 49-55.
- Smith, BG. 1993. Correlations between vegetative and yield characteristics and photosynthetic rate and stomatal conductance in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 5 (1): 12-26.
- Squire, R.G. 1990. *The physiology of tropical crop production*. CAB International, Wallingford.
- Swennen, R.; De Langhe, E. 1985. Growth parameters of yield of plantain (*Musa* cv. AAB). *Ann. Bot.* 56: 197-204.
- Turner, DW. 1980. Some factors related to yield components of banana in relation to sampling assess nutrient status. *Fruits* 35: 19-23.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Third edition. Editorial Sinauer Associates (Estados Unidos): 690 p.
- Vallejo, G. 1976. Estudio de poblaciones espontáneas de la palma Nolí *Elaeis oleifera* en Colombia. Tesis de Maestría. Programa de Estudios para Graduados PEG - Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 84 p.
- Wintermans, JFGM.; De Mots, A. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochem. Biophys. Acta* 109: 448-453.
- Xu, D-Q; Shen Y-G. 2002. Photosynthetic efficiency and crop yield. En: Pessarakli, M (ed.). Handbook of Plant and Crop Physiology. Marcel Dekker Inc., Nueva York: 821-834.
- Zambrano R., Jorge. 2004. Híbridos interespecíficos *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* Jacq. Una alternativa de renovación para la Zona Oriental de Colombia. *Palmas* 25 (2): 339-349.