

Apuntes sobre fisiología del crecimiento y desarrollo de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.)

Notes on the growth and development physiology of the oil palm (Elaeis guineensis Jacq.)

DANIEL GERARDO CAYÓN SALINAS¹

R E S U M E N

El crecimiento es un término aplicado a todas las variaciones cuantitativas que ocurren durante la vida de una planta. El desarrollo se caracteriza por el crecimiento y por los cambios de forma de una planta, los cuales ocurren por medio de patrones sucesivos de diferenciación y morfogénesis. La distribución de la materia seca durante el crecimiento de la palma de aceite depende de la radiación solar interceptada por las hojas, de la eficiencia para utilizar esa luz en la fotosíntesis y de la habilidad de transportar y almacenar los carbohidratos y otros compuestos en los diferentes órganos. El crecimiento de las palmas ocurre por la constante división celular en el meristemo de las raíces y del tronco. La palma de aceite posee una cantidad relativamente pequeña de raíces vivas activas en relación a la gran masa de raíces muertas en medio de las cuales se encuentran aquellas. Las partes vivas del sistema radical se renuevan constantemente, inclusive las raíces primarias que aparecen en el bulbo de las palmas viejas. El tronco requiere para su crecimiento de unos cuatro a seis años y se forma una vez ha ocurrido la mayor parte del crecimiento transversal del sistema de raíces. La hoja tarda cerca de dos años desde su desarrollo inicial hasta el estado de "flecha" y puede permanecer fotosintéticamente activa otros dos años antes de entrar en senescencia. Se hace una descripción detallada del crecimiento y desarrollo del tronco, hojas, inflorescencias y frutos. Se discuten las principales medidas e índices fisiológicos utilizados en el análisis de crecimiento de la palma.

S U M M A R Y

Growth is a term applied to all the quantitative variations that occur during the life of a plant. The development is characterized by the growth and by the changes in the form of a plant, which occur through successive differentiation and morphogenesis patterns. The distribution of the dry matter during the growth of the oil palm depends on the solar radiation intercepted by the leaves, on the efficiency with which that light is used in the photosynthesis and on the capacity of transporting and storing the carbohydrates and other components in the different organs. The growth of the palms occurs due to the constant cellular division in the meristem of the roots and the trunk. The oil palm possesses a relatively small quantity of live active roots in relation with the great mass of dead roots in the midst of which the former are found. The live parts of the radical system are constantly being renewed, including the primary roots which appear in the bulb of the old palms. The trunk requires from four to six years for its growth

¹ Ing. Agrónomo, M. Sc. Investigador C4. Corpoica. Apartado Aéreo 1807. Armenia, Colombia

and it is formed once the greater part of the transversal growth of the root system has occurred. The leaf takes close to two years from its initial development until the "arrow" state and it can remain photosynthetically active another two years before entering into senescence. A detailed description is made of the growth and development of the trunk, leaves, inflorescences and fruits. The main measures and physiological indexes used in the growth analysis of the palm are discussed.

Palabras claves: Palma de aceite, Crecimiento, Desarrollo biológico, Morfogénesis, Anatomía, Fisiología

INTRODUCCIÓN

Después de la fecundación del óvulo y la formación de un cigoto, los procesos de crecimiento, diferenciación y morfogénesis, operando conjuntamente, producirán una planta adulta. Las formas físicas de las plantas son el resultado de una serie de procesos fisiológicos que actúan armónicamente e influenciados, en mayor o menor grado, por los factores ambientales incidentes. Toda esta variedad de formas se debe a tres acontecimientos sencillos que ocurren en las células: 1) la división celular, en la cual una célula madura se divide en dos células separadas; 2) el crecimiento celular, en el que las células hijas aumentan de volumen y 3) la diferenciación celular, en la cual la célula que ha alcanzado su volumen definitivo se especializa en una de muchas formas posibles (Salisbury y Ross 1994). Las diversas maneras de división, aumento de tamaño y especialización de las células explica la existencia de los diversos tejidos y órganos de una planta.

Morfológicamente se puede separar el crecimiento de la diferenciación, mientras que metabólicamente es difícil saber donde termina el uno y comienza la otra; desde este punto de vista, el crecimiento es un aumento en tamaño y la diferenciación un aumento en complejidad. La definición de crecimiento como un aumento de tamaño, peso o volumen se basa exclusivamente en las expresiones morfológicas de las actividades propias del crecimiento. En las plantas autotróficas, el crecimiento consiste en la conversión de sustancias inorgánicas relativamente simples (agua, dióxido de carbono y minerales) en cantidades cada vez mayores de proteínas, carbohidratos y grasas, además de la ocurrencia de muchos cambios celulares. El

crecimiento es, por lo tanto, un término aplicado a todas las variaciones cuantitativas que ocurren durante la vida de una planta. El desarrollo se caracteriza por el crecimiento y por los cambios de forma de una planta, los cuales ocurren por medio de patrones sucesivos de diferenciación y morfogénesis. La diferenciación se refiere a todas las diferencias cualitativas que aparecen entre células, tejidos y órganos durante el crecimiento. Los dos procesos simultáneamente en la misma región de una planta, es decir, células, tejidos y órganos, se diferencian a medida que crecen. Como la morfogénesis es el estudio de la emergencia y de la forma de los nuevos órganos y su arreglo en el espacio, el desarrollo es alcanzado a través de los procesos de crecimiento, diferenciación y morfogénesis.

PATRONES DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO

En todas las plantas, el crecimiento se restringe a determinadas zonas que tienen células producidas recientemente por división celular en un meristemo. La sola división celular no causa aumento de tamaño, pero los productos celulares sí se incrementan y originan el crecimiento. Los ápices de las raíces y los tallos tienen meristemos, donde la actividad del crecimiento es particularmente activa. Otras zonas meristemáticas se encuentran en el cambium vascular y sobre los nudos de las monocotiledóneas (Salisbury y Ross 1994).

Raíces- Para el crecimiento continuo de la raíz primaria y de las ramificaciones radicales de las plantas se necesita la actividad de los meristemos apicales. La caliptra o cubierta de la raíz protege al meristemo cuando avanza por el terreno, y actúa

como sensor de la gravedad en las raíces; además, secreta una sustancia gelatinosa rica en polisacáridos (mucigel) sobre su superficie externa que lubrica la raíz a medida que penetra el suelo. A medida que la raíz crece y madura, el mucigel continúa cubriendo su superficie, alberga microorganismos y es probable que influyan en la formación de micorrizas, nódulos radicales y absorción de iones (Barlow 1975; Foster 1982). En posición próxima a la caliptra se encuentra una zona llamada "centro quiescente" donde casi no ocurren divisiones celulares, pero si el meristemo o la punta de la raíz se dañan, el centro quiescente se vuelve activo y puede regenerar cualquiera de esas partes. La frecuencia y distribución de las raíces laterales controla en parte la forma global del sistema radical y, por tanto, las

zonas del suelo que se exploran. Las raíces de las gimnospermas y de la mayoría de las dicotiledóneas desarrollan un cambium vascular a partir de células procambiales ubicadas entre el floema y xilema primarios, siendo responsable indirecto del engrosamiento de esas raíces. La mayoría de las monocotiledóneas no forman un cambium vascular y el engrosamiento que experimentan se debe principalmente al aumento en el diámetro de las células no meristemáticas (Salisbury y Ross 1994).

La palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) posee una cantidad relativamente pequeña de raíces vivas activas en relación a la gran masa de raíces muertas en medio de las cuales se encuentran aquellas. Las partes vivas del sistema radical se renuevan constantemente, incluyendo las raíces primarias que aparecen en el bulbo de las palmas viejas. Esta renovación es necesaria por cuanto la lignificación rápida de los tejidos y la ausencia de pelos absorbentes hacen que se reduzcan las posibilidades de absorción de agua y de sales minerales por parte de las raíces jóvenes, lo cual

afectaría severamente el crecimiento (Surre y Ziller 1969). La morfología y la biología del sistema radical de la palma de aceite han sido ampliamente estudiadas por muchos autores, pero existen pocos trabajos sobre la cantidad y evolución de la biomasa de las raíces.

Tronco - El meristemo apical de las partes aéreas se forma en el embrión y es donde se originan las nuevas hojas, ramas y partes florales. La estructura básica de este meristemo es semejante para la mayoría de las plantas superiores. En los tallos en crecimiento, la región de división celular está mucho más distante del ápice que en el caso de las raíces (Sachs 1965). Al igual que en otras palmáceas, el tronco de la palma de aceite está constituido por

Las formas físicas de las plantas son el resultado de una serie de procesos fisiológicos que actúan influenciados, por los factores ambientales incidentes.

una masa de haces vasculares inmersos en un tejido parenquimatoso. El meristemo apical de crecimiento, situado en una depresión en el ápice del tronco, contribuye poco para los tejidos de éste, pero produce los primordios de hojas e inflorescencias. El engrosamiento y elongación del tronco es producto de la actividad de un meristemo primario ubicado en forma continua bajo el meristemo apical y las bases de las hojas; la formación de la depresión del ápice se debe también a la actividad de este meristemo (Tomlinson 1961). El tronco requiere para su crecimiento de unos cuatro a seis

años y se forma una vez ha ocurrido la mayor parte del crecimiento transversal del sistema de raíces. En los primeros dos años de crecimiento, el engrosamiento del tronco parece ser predominante, dando lugar a una base amplia que puede tener más de 60 cm de diámetro; después, el tronco se vuelve un poco más estrecho, de unos 40 cm de diámetro y el crecimiento en altura es más rápido. Normalmente, el tronco crece 35 a 75 cm cada año, dependiendo de las condiciones ambientales y el origen genético del material (Corley y Gray 1982).

La materia seca producida por la palma se distribuye a las hojas, tronco, frutos, inflorescencias y raíces. Se ha demostrado que las hojas, tronco y racimos constituyen más del 96% de esta producción anual de materia seca (Corley et al. 1971b), contribuyendo el tronco con gran proporción de esta biomasa. Como se observa en la Tabla 1, el contenido de materia seca del tronco se incrementa con la edad de las palmas y varía considerablemente desde el ápice a la base y de la corteza al interior del mismo (Gray 1969).

Una característica del sistema vascular de las palmas es la longevidad de las células del floema, las cuales son responsables del movimiento descendente de los asimilados. Como en las palmas no existe crecimiento secundario del tronco, estas células deben permanecer funcionales a través de toda la vida de la planta para asegurar un suministro adecuado de los fotoasimilados para el crecimiento y el desarrollo de todo el organismo (Corley y Gray 1982).

Hojas- El primer signo del desarrollo foliar, tanto en gimnospermas como en angiospermas, consiste en divisiones de una de las tres capas externas de células cerca de la superficie del ápice del tallo, produciendo una protuberancia que es el primordio foliar (Salisbury y Ross 1994). Estos primordios foliares no se desarrollan al azar alrededor del ápice del brote y cada especie tiene un arreglo característico o filotaxia que hace que las hojas sean opuestas o alternas (Richards y Schwabe 1969).

En la palma de aceite, al igual que en otras palmáceas, el meristemo de crecimiento vegetativo está situado en una depresión en el ápice del

tronco (Rees 1964), el cual es activo permanentemente, produciendo, en una palma adulta, un nuevo primordio foliar cada dos semanas, aproximadamente. La hoja tarda cerca de dos años desde su desarrollo inicial hasta el estado de "flecha" (folíolos soldados y apretados en el centro de la corona) y puede permanecer fotosintéticamente activa otros dos años antes de entrar en senescencia (Corley y Gray 1982).

Durante cuatro años, desde la diferenciación foliar de las células del meristemo hasta la senescencia y muerte de una hoja de palma de aceite, ésta pasa por tres fases de duración diferente: 1) fase juvenil de unos 24 meses, en la cual la hoja presenta un desarrollo incipiente dentro del tronco; 2) fase de crecimiento rápido de unos cinco meses, caracterizada por el estado de "flecha"; 3) fase adulta, a partir del despliegue de los folíolos y que dura 20 meses. El meristemo vegetativo produce hojas a una tasa más o menos constate que, en una palma adulta, es de 20 a 25 por año. Sin embargo, esta actividad del meristemo puede variar con la edad y origen genético de las palmas y con las condiciones ecológicas en las que se desarrollan. Así, la tasa de emisión foliar aumenta rápidamente en palmas jóvenes hasta alcanzar su actividad máxima hacia los siete años (30 a 34 hojas por año), y las palmas Dura producen menos hojas que las Tenera y éstas menos que las Pisífera. Para un mismo origen genético se ha observado que la emisión de hojas es menor en las regiones de baja precipitación. Durante la fase de crecimiento rápido se requiere de una gran cantidad de agua y de elementos minerales, siendo la palma de aceite muy sensible a la sequía. La fase juvenil es menos influenciada por las condiciones externas, y durante la estación seca se producen las hojas que luego, al

Tabla 1. Materia seca (%) de secciones consecutivas del tronco en palmas de aceite de diferente edad (Gray 1969).

Edad palma (años)	Sección tronco	Ápice	2	3	4	5	6	Base
6,5	Interna	8,6	10,4	11,7	12,9	11,2	11,1	12,7
	Externa	10,3	14,9	17,5	15,1	14,8	14,2	15,1
17,5	Interna	10,2	17,1	19,6	19,4	21,7	21,2	21,1
	Externa	11,6	23,2	23,8	23,8	25,3	26,9	24,4

comenzar las lluvias, se expanden y crecen normalmente. Estas variaciones temporales son muy importantes porque se reflejan e inciden posteriormente en la producción de inflorescencias y en la producción (Surre y Ziller 1969).

Las hojas emergen en una secuencia regular, considerándose como hoja 1 la más joven con los folíolos completamente expandidos ("flecha") y como hoja cero la inmediatamente más joven que la hoja 1. El raquis está completamente elongado en la hoja cero, mientras que los folíolos de la hoja 1 han completado su crecimiento en área (Corley y Gray 1982). El pecíolo continúa su elongación por algún tiempo después de que el raquis está completamente elongado (Henry 1955).

El crecimiento de un cultivo como la palma de aceite depende, fundamentalmente, del desarrollo progresivo de su área foliar, lo cual le permite utilizar más eficientemente la energía solar para la fotosíntesis. La producción está influenciada por el tamaño, forma, edad, ángulo de inserción, separación vertical y arreglo horizontal de las hojas. Sin embargo, la producción final no depende sólo de la capacidad de realizar fotosíntesis que tienen las plantas, sino también de la habilidad de transportar y almacenar los carbohidratos y otros compuestos en los frutos, granos u otros recipientes de la producción. La producción de materia seca por cualquier órgano de una planta depende de la radiación solar interceptada por las hojas, de la eficiencia que la planta tenga para utilizar esa luz en la fotosíntesis y de la proporción de los fotoasimilados que sean distribuidos hacia el órgano considerado (índice de cosecha).

Teóricamente, la producción puede mejorarse incrementando alguno de estos factores, pero en la mayoría de programas de mejoramiento de

plantas, el aumento de la producción ha sido posible mediante alteraciones en la distribución de los fotoasimilados (Gifford y Evans 1981). Así, los programas de mejoramiento de la palma de aceite en Malasia y Zaire fueron orientados a incrementar el índice de cosecha o el índice de racimos, reduciendo la proporción de fotoasimilados que son distribuidos hacia el tronco, pecíolos y crecimiento de hojas o incrementando la relación aceite/racimo. El 60% de aumento de la producción por mejoramiento de las plantaciones de palmas Deli Dura durante 50 años se alcanzó sin cambios significativos en las características del crecimiento vegetativo, indicando que eso es producto de un incremento de la tasa de asimilación de CO₂, por palma o por unidad de área foliar (Smith 1989).

*El crecimiento
de un cultivo
como la palma
de aceite
depende,
fundamentalmente,
del desarrollo
progresivo de su
área foliar.*

Inflorescencias - La palma de aceite es monoica, presentando flores masculinas y femeninas separadas en la misma planta. Sin embargo, se ha demostrado que cada primordio floral es un productor potencial de flores masculinas y femeninas, aunque uno u otro casi siempre permanece rudimentario (Hartley 1988). Las plantas monoicas generalmente sufren alteración del sexo cuando son sometidas a algunas prácticas culturales o variaciones del medio ambiente. El

equilibrio entre las flores masculinas y femeninas determina los rendimientos de un cultivo como la palma de aceite. El proceso de inicio de la floración de las plantas y la regulación de la expresión sexual parece estar sujeta a un complejo sistema dentro de la planta, en el cual los reguladores de crecimiento deben asumir un papel importante. Aunque el crecimiento propio de las flores no sea muy grande, ellas tienen un enorme potencial de crecimiento en el ovario desde que reciba un estímulo para el desarrollo del fruto. El proceso de antesis (apertura de las flores para la polinización) ocurre como consecuencia del crecimiento más rápido de las partes internas que externas de los

pétalos, pero la apertura y cierre continuos probablemente son una respuesta a cambios temporales en la presión de turgencia entre estos dos lados.

Las inflorescencias requieren de un tiempo considerable para crecer y desarrollarse desde el primordio floral hasta la formación de un órgano tan complejo como la espádice. Las inflorescencias emergen de las axilas de las hojas, es decir, cada hoja es teóricamente portadora de una inflorescencia. El desarrollo inicial de la inflorescencia dura de 2,5 a 3 años, tiempo durante el cual la inflorescencia permanece completamente cubierta por las hojas, y un poco antes de la antesis emergen de la axila de éstas. En palmas jóvenes (de dos a cuatro años), la antesis se presenta en la axila de la hoja 20, mientras que en palmas adultas se presenta en un número de dos hojas de categoría inferior, hasta llegar a la hoja 15 en palmas de 12 años o más (Corley y Gray 1982). Teniendo en cuenta la secuencia de emergencia de las hojas, las inflorescencias comienzan a formarse muy temprano (hoja 4), las espigas comienzan a individualizarse a partir de la hoja 40 y la diferenciación sexual está terminada morfológicamente entre las hojas 45 y 50. La polaridad sexual al nivel de la hoja 50 corresponde al momento en que la hoja, después de haber terminado la formación de sus diferentes partes, aborda la fase de alargamiento rápido. Existe una diferencia de tiempo entre el crecimiento de la inflorescencia y el de la hoja, pues hasta que ésta ha terminado de crecer no empieza la fase de crecimiento rápido de la inflorescencia. El comienzo de la fase de crecimiento rápido de la inflorescencia corresponde al período en el que ésta se hace visible en la axila de la hoja.

Frutos - Durante los procesos de fructificación, el zigoto, saco embrionario y óvulo dan lugar a la

semilla, mientras que el ovario que los rodea da lugar al fruto, como consecuencia de una serie de transformaciones químicas que inducen numerosos cambios anatómicos del órgano en desarrollo. Con frecuencia se acumulan sacarosa, glucosa y fructosa en los óvulos hasta que los núcleos del endospermo se rodean de paredes celulares y, a partir de ahí, las concentraciones de esos azúcares disminuyen a medida que se utilizan en la formación de la pared celular y en la síntesis de almidón o grasas. Estos azúcares se forman, en su mayor parte, de la sacarosa y otros azúcares simples que se transportan por el floema del interior de la semilla y los frutos jóvenes (Salisbury y Ross 1994).

El desarrollo de los frutos normalmente depende de la germinación de los granos de polen en el estigma o de la polinización junto con la fecundación posterior. Después de la polinización, la función más importante en el control del desarrollo del fruto la desempeñan las semillas en formación. En muchos frutos, si algunas de las semillas jóvenes no se desarrollan bien, las partes del fruto próximas a ellas se desarrollan menos que las partes más cercanas a las semillas viables. Generalmente, el peso final del fruto es proporcional al número de semillas desarrolladas. Esto indica

que las semillas ejercen una gran influencia sobre el desarrollo del fruto y regulan su crecimiento a través de las fitohormonas que ellas poseen y que restringen el crecimiento del tejido de los frutos.

El fruto de la palma de aceite es una drupa sésil, compuesta por el pericarpio que consta del exocarpio exterior o piel, el mesocarpio o pulpa y el endocarpio o cuesco; el endocarpio junto con la almendra forman la semilla. La pulpa, cuyo espesor varía entre 2 y 10 mm, contiene de 45 a 50% de su peso fresco de aceite, y de 15 a 20% de fibras celulósicas y coloides solubilizados en el

Generalmente, el peso final del fruto es proporcional al número de semillas desarrolladas. Esto indica que las semillas ejercen una gran influencia sobre el desarrollo del fruto

agua de constitución, azúcares y sales liofilizadas (Surre y Ziller 1969; Corley y Gray 1982; Hartley 1986).

El crecimiento de las drupas se ajusta a un modelo sigmoidal doble en el que se identifican tres fases, durante las cuales los componentes del fruto no se desarrollan simultáneamente. Durante la Fase I, el pericarpio y las semillas aumentan de tamaño y peso, el endocarpio y el endospermo de las semillas alcanzan prácticamente su tamaño máximo; el nucelo y los integumentos crecen rápidamente y paran el crecimiento al mismo tiempo que el mesocarpio, pero el embrión se desarrolla muy poco durante esta fase. En la Fase II, la tasa de crecimiento total es muy reducida, iniciándose un endurecimiento rápido del endocarpio; esta reducción de la tasa de crecimiento total se debe, principalmente, a una disminución de crecimiento del mesocarpio; el embrión se desarrolla rápidamente y puede alcanzar su tamaño máximo. En la Fase III, el crecimiento alcanza las mismas tasas de la Fase I, ocurriendo un aumento en el volumen celular y espacios intercelulares en la pulpa; la maduración ocurre a partir del fin de este período. Las características bioquímicas de la pulpa de estos frutos pueden variar entre los diferentes períodos de crecimiento (Válio 1986).

El fruto normal de la palma de aceite crece constantemente en tamaño y peso desde los 15 hasta los 90 días después de la antesis (Fase I); durante este período, las grasas constituyen menos del 2% del peso seco del fruto; el endospermo de las semillas es líquido hasta los 60 ó 70 días y gelatinoso hasta los 100 días, aproximadamente; su contenido de grasa es muy pequeño y la composición es diferente de las almendras maduras. Cuando el crecimiento se

detiene, se inicia la acumulación de sustancias orgánicas por la lignificación de la cáscara, la cual continúa durante los siguientes dos meses (Fase II), aumentando constantemente el peso del aceite en la almendra, de los 70 a 140 días; en este período, el peso seco de la almendra también aumenta y el contenido de aceite es una proporción más o menos constante del peso seco; de los 110 días en adelante, el cuesco se endurece y el embrión se torna viable; la formación de las reservas de grasas en el mesocarpio comienza al terminar la acumulación de sustancias orgánicas en el endospermo. Luego prosigue la acumulación de grasas, proteínas y glúcidos en el endospermo y el mesocarpio (Fase III); la formación y acumulación rápidas de aceite en el mesocarpio y la almendra se realiza hacia el final del período de maduración (120 días después de la antesis), se inicia por la base del fruto, progresando rápidamente por zonas concéntricas, no está sujeta a porcentajes claramente definidos y sólo se detiene por la abscisión del fruto. La abscisión de los frutos comienza normalmente de los 150 a 155 días después de la antesis y todos los frutos se desprenden entre dos a cuatro semanas, tardando más tiempo en los racimos más grandes. Después de cosechados los racimos, la síntesis de aceite en los frutos es muy escasa (Crombie

1956; Surre y Ziller 1969; Corley y Gray 1982; Hartley 1986).

Cuando se estudia el crecimiento y desarrollo de diferentes frutos se debe tener en cuenta que la estructura y la composición de ese órgano han sido determinadas por la selección artificial a través de su cultivo y utilidad, y no han sido expuestas a los rigores de la selección natural, luego sus características predominantes son las preferidas por el hombre. Los frutos, dependiendo de la especie, crecen y se desarrollan a diferentes

El desarrollo de los frutos normalmente depende de la germinación de los granos de polen en el estigma o de la polinización junto con la fecundación posterior.

tasas y alcanzan tamaños finales diferentes. Estas diferencias de crecimiento pueden ocurrir entre frutos de la misma planta, entre estaciones climáticas y entre variedades del mismo fruto.

ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO

El crecimiento de una planta se puede medir de varias maneras. En algunos casos, la determinación de la altura es suficiente, pero a veces son necesarias mayores informaciones como, por ejemplo, el tamaño de las hojas, el peso seco de los órganos individuales y el peso seco total. El fundamento del análisis de crecimiento es la medida secuencial de la acumulación de materia orgánica, y su determinación se hace, normalmente, considerando el peso seco de la planta. La cantidad de tejido metabólicamente activo que compone una comunidad vegetal es denominado biomasa; aunque algunas partes de la planta no puedan ser estrictamente consideradas como tejidos vivos (xilema y parte de la corteza de tallos y raíces), no son generalmente separados para los cálculos de la materia seca.

El análisis del crecimiento es un método que describe las variaciones morfofisiológicas de una planta entre diferentes intervalos de tiempo. Es muy útil para la investigación e interpretación del efecto de los fenómenos ecológicos sobre el crecimiento, adaptabilidad de especies, competencia y capacidad productiva. La técnica de análisis de crecimiento se puede emplear más eficientemente en plantas de crecimiento rápido que poseen hojas de forma regular y que persisten por tiempo relativamente largo, pero en cultivos perennes esto no es fácil y ha sido necesario desarrollar algunos métodos no destructivos para las determinaciones de acumulación de materia seca. La característica de la palma de aceite de presentar el estípite y el

punto vegetativo de crecimiento simples y un arreglo regular de las hojas, ha facilitado el desarrollo de sistemas de medidas para evaluar la productividad y acumulación de materia seca del cultivo (Hardon et al. 1969; Corley et al. 1971b).

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

En las comunidades de plantas, la tasa de producción vegetal se puede definir como la acumulación de productos asimilados durante la fotosíntesis por unidad de área de terreno y por unidad de tiempo. Esta tasa, también denominada productividad primaria, puede expresarse en términos de peso seco, materia orgánica, carbono y CO₂ asimilado. Así, la producción será mayor cuanto más altas sean las tasas de asimilación de las especies que componen la comunidad, cuanto más completa sea la absorción de la luz que pasa a través del extenso sistema asimilatorio (IAF) y cuanto mayor sea el período de asimilación (Larcher 1984).

La palma de aceite es una de las especies que más aporte directo de materia orgánica hace a los suelos donde se le cultiva. La producción total de materia seca de hojas, estípites y racimos de la palma de aceite es del orden de 20 a 30 t/ha/año, lo cual representa casi el 96% de la acumulación total de biomasa por la palma (Rees y Tinker 1963; Corley et al. 1971b). Las hojas aportan el 56% del total de materia seca de la planta, incorporando anualmente al suelo de 11 a 16 t/ha de materia orgánica (Rees y Tinker 1963). Sin considerar la incorporación al suelo de racimos dañados, inflorescencias masculinas y raíces muertas, el suministro anual de materia orgánica al suelo de una plantación es de 21 a 30 t/ha, lo cual es considerablemente superior a lo necesario para compensar la tasa de descomposición de la materia orgánica que ocurre en los suelos tropicales cultivados con especies transitorias (Ferwerda 1977).

*La técnica de
análisis de
crecimiento se
puede emplear
más
eficientemente en
plantas de
crecimiento
rápido con hojas
de forma regular.*

MEDIDAS DE CRECIMIENTO EN PALMA DE ACEITE (CORLEY ET AL. 1971B)

Hojas

- *Número total de hojas producidas por año (B)*: al comienzo del año marcar la hoja más joven completamente expandida (hoja 1) y, al final del año, contar las hojas nuevas producidas a partir de la hoja marcada.
- *Área de la hoja (AF)*
 $AF = b (n \times lw) \text{ (cm}^2\text{)}$
 n = número de folíolos
 lw = promedio de la longitud x ancho medio en una muestra de los folíolos centrales
 b = 0,55 (factor de corrección), b fluctúa entre 0,55 y 0,57 según con la edad de las palmas, pero la mayoría de las comparaciones se emplea 0,55 (Hartley 1986).
- *Área foliar por palma*
 Área de la hoja x número de hojas por palma ($AF \times B$)
- *Peso seco de la hoja 17 (W)*
 $W = 0,1023 p + 0,2062 \text{ (kg)}$
 p = ancho x espesor (cm^2) de la sección transversal del pecíolo.
 El ancho y espesor del pecíolo se miden en la unión del raquis con el pecíolo, es decir, en el punto de inserción del folíolo más bajo.
- *Peso seco total de las hojas producidas por año*
 Número de hojas por año x peso seco hoja 17 ($B \times W$)

Tronco

- *Altura del tronco*
 Ubicar la hoja 41, remover las bases de las hojas adyacentes y medir la altura desde el suelo hasta el margen inferior de la base de la hoja.

- *Diámetro del tronco (E)*
 $E = (A \times 0,06) + 85/2 \text{ (cm)}$
 A = Altura del tronco

- *Peso seco del tronco*
 Como el crecimiento del tronco ocurre bajo el meristemo apical y no tiene engrosamiento secundario, el incremento anual de su crecimiento puede considerarse como el aumento de un cilindro en el ápice del tronco. El volumen de este cilindro se calcula con el diámetro del tronco y el incremento anual de su altura.

El peso seco puede calcularse si se conoce la densidad del tronco seco, la cual aumenta linealmente con la edad de la palma.

- $S = 0,0076 G + 0,083$
 S = Densidad del tronco seco (kg/dm^3)
 G = Edad después del transplante en años

Racimos

- *Peso seco del racimo (D)*
 $D = 0,5275 F \text{ (kg)}$
 F = Peso fresco del racimo (kg)
- *Producción de racimos (Y)*
 Es el peso seco total de los racimos producidos (kg/palma/año)

Producción de materia seca vegetativa EVDM)

Es el total de materia seca vegetativa (tronco y hojas) producida por año.

- $VDM = K + B \times W$
 K = Incremento anual del peso seco del tronco
 V = $p \times E^2 T/4 \text{ (cm}^3\text{/año)}$
 K = $V \times S/1000 \text{ (kg/año)}$
 B = Tasa de producción de hojas
 W = Peso seco de la hoja 17

índice de racimos (BI)

Es la proporción del peso seco de los racimos con respecto a la producción total anual de materia seca de la palma.

BI = $Y / (Y + VDM)$
 Y = Producción de racimos
 VDM = Materia seca vegetativa

Al multiplicar el índice de racimos (BI) por la relación aceite/peso seco racimo (usualmente 0,4), se obtiene el índice de cosecha (HI) (Donald 1962), el cual expresa el porcentaje de peso de los racimos en comparación con la biomasa total del cultivo en el campo, indicando la relación entre la producción económica y la producción biológica. Para el caso de la palma de aceite sería la relación entre el aceite del mesocarpio y la almendra y la producción total de materia seca (Corley et al. 1971).

índice de área foliar (LAI)

Indica el área foliar existente en una superficie de terreno determinada.

LAI = AF / St
 AF = Área foliar
 St = Superficie de terreno

Para la palma de aceite se calcula a partir del área de la hoja, número de hojas por palma y número de palmas por hectárea:

$LAI = AF \times \text{no. hojas/palma} \times \text{no. palmas/ha}$

En el estudio de crecimiento de una comunidad de plantas, el LAI es una medida que indica la eficiencia funcional de las partes productivas de las plantas, es decir, describe la dimensión del sistema asimilador de una comunidad vegetal. Larcher (1986) afirma que el LAI es óptimo para la producción cuando la radiación fotosintéticamente activa es absorbida lo más completamente posible durante su paso a través del dosel de las hojas. En las comunidades de plantas esto se logra casi siempre con un LAI de 4 a 8. Si la densidad del follaje fuera menor, la luz disponible para las plantas individuales sería mayor, lo mismo que su Tasa de Asimilación Neta (NAR). El LAI generalmente aumenta hasta un valor determinado durante el crecimiento y desarrollo de la comunidad y hasta que la mayoría de las plantas alcance la fase reproductiva, dependiendo del balance del agua, suministro de nutrimentos, luz y otros factores ambientales. Para mayor eficiencia, el LAI máximo debería ocurrir cuando la radiación solar es máxima, lo cual, desafortunadamente, no ocurre en la mayoría

Tabla 2. Parámetros de crecimiento de 11 progenies de palma de aceite.

Progenie	Y	VDM	CGR	BI	AF	Hojas/ palma	LAI	NAR
13	122,5	102,3	31,0	0,538	9,71	38,8	5,23	0,116
14	70,1	98,8	23,3	0,410	9,11	37,6	4,71	0,096
21	99,8	85,2	25,5	0,534	7,75	37,0	3,93	0,127
33	117,5	103,2	30,5	0,532	9,27	37,6	4,83	0,123
34	88,8	114,8	28,1	0,436	9,11	39,6	5,01	0,110
42	122,0	100,9	30,6	0,546	10,37	36,4	5,11	0,117
43	108,9	113,0	30,6	0,489	11,10	36,0	5,50	0,109
44	98,8	118,0	29,9	0,455	10,32	36,2	5,16	0,112
51	101,0	105,0	28,5	0,485	9,59	36,0	4,80	0,116
54	51,0	112,5	22,6	0,304	8,37	29,8	3,50	0,125
55	43,8	124,4	23,2	0,253	9,73	30,2	4,05	0,112
Promedio	93,1	107,1	27,6	0,453	9,49	35,9	4,71	0,115
Varianza	31,52***	6,02***	9,64***	42,22***	7,63***	27,02***	10,88***	5,63***

0,001

Y = producción de racimos (kg peso seco/palma/año)
 CGR = tasa de crecimiento del cultivo (ton/ha/año)
 BI = índice de racimos
 LAI = índice de área foliar

VDM = materia seca vegetativa (kg peso seco/palma/año)
 NAR = tasa de asimilación neta (g/dm²/semana)
 AF = área foliar (m²)

de los cultivos. Así, el LAI es el principal factor determinante de la productividad de un cultivo.

Tasa de Asimilación Neta (NAR)

Expresa la ganancia de materia seca por unidad de área foliar **en** un intervalo de tiempo determinado, es decir, refleja la dimensión del sistema asimilador que está envuelto en la producción de materia seca (fotosíntesis neta).

$$NAR = \frac{(W_2 - W_1)(\ln A_2 - \ln A_1)}{(A_2 - A_1)(t_2 - t_1)} \quad (\text{peso } \text{área}^{-1} \text{ tiempo}^{-1})$$

W_1 , W_2 y A_1 , A_2 representan el peso seco y el área foliar de toda la planta en el tiempo (t) 1 y 2, respectivamente.

La **NAR** depende de factores ambientales, principalmente de la radiación solar. Debido al efecto de autosombreamiento, ésta disminuye con el incremento del área foliar durante el proceso de crecimiento de la comunidad vegetal.

Tasa de Crecimiento del Cultivo (CGR)

Esta tasa representa la productividad total de materia seca de la comunidad por unidad de área de terreno durante un espacio de tiempo determinado.

$$\begin{aligned} CGR &= (Y + VDM) \times \text{no. palmas/ha} \\ Y &= \text{Peso seco total racimos} \\ VDM &= \text{materia seca vegetativa} \end{aligned}$$

La CGR también está relacionada directamente con el LAI y la NAR, indicando que la tasa de crecimiento de una comunidad de plantas puede alterarse por factores que afectan la eficiencia y dimensión del sistema asimilador.

$$CGR = NAR \times LAI$$

Se observa, entonces, que el aumento de la CGR será posible si la eficiencia de las hojas (NAR) o el tamaño de la superficie sintetizadora (LAI) fueran aumentadas.

No obstante que el método de análisis de crecimiento ha sido relativamente poco utilizado en el mejoramiento de plantas, es de gran valor en la evaluación de las diferencias intervarietales e interespecíficas de las diversas características que definen la capacidad productiva de las plantas. En un experimento de selección, utilizando 11 progenies con diferencias en producción de racimos y tamaño de la palma (Corley et al. 1971a), se calcularon los parámetros de crecimiento (Tabla 2) y se analizaron las correlaciones entre ellos (Tabla 3). La producción de racimos y la CGR presentaron alta correlación, mientras que CGR y VDM no correlacionaron, a pesar de que la palma de aceite utiliza casi igual proporción de su materia seca total en el crecimiento vegetativo y en la producción de racimos.

La alta correlación positiva del LAI con la CGR y la producción de racimos (Y) se debe a que un mayor desarrollo del área foliar garantiza más

Tabla 3. Correlación de los parámetros de crecimiento de progenies de palma de aceite.

	VDM	CGR	BI	AF	Hojas/ Palma	LAI	NAR
Y	-0,456	0,971***	0,966***	0,358	0,708*	0,722	0,285
VDM		-0,063	-0,650*	0,485	-0,472	0,079	-0,440
CGR			0,788**	0,614*	0,585	0,843**	0,102
BI				0,160	0,767**	0,604*	0,205
AF					0,048	0,777**	-0,746**
Hojas/palma						0,633*	-0,445
LAI							-0,806**

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

intercepción de luz por el dosel de la plantación y, como consecuencia, mayor CGR y producción. Esto sugiere que el crecimiento vegetativo de la palma es prioritario y sólo hasta que él alcance cierto nivel, el exceso de materia seca será utilizado para la producción de racimos; entonces, al aumentar la CGR se favorecería el rendimiento. La NAR se correlacionó negativamente con el número de hojas por palma y con el LAI, lo cual concuerda con los resultados de experimentos

de densidades de plantación donde se observó que la NAR disminuyó a medida que el LAI se incrementó (Rees 1963; Corley 1973) y en trabajos de defoliación, donde la NAR aumentó 14% cuando el LAI se redujo en 13% (Corley 1982). Al tener en cuenta que la NAR es afectada por muchos factores, las diferencias observadas son a menudo difíciles de explicar y no están siempre directamente relacionados con la diferencia en la tasa de fotosíntesis.

BIBLIOGRAFÍA

- BARLOW, P.W. 1975. The root cap. In: J.G. Torrey; D.T. Clarkson (Eds). The development and Function of Roots. Academic Press, New York, p.21-54.
- CORLEY R.V.H.; GRAY, B.S.; NG, S.K. 1971 a. Productivity of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) in Malaysia. Experimental Agriculture (Reino Unido) v.7, p.129-136.
- _____.; HARDON, J.J.; TANG, Y. 1971 b. Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). I. Estimation of growth parameters and application in breeding. Euphytica (Holanda) v.20, p.307-315.
- _____.; 1973. Effects of plant density on growth and yield of oil palm. Experimental Agriculture (Reino Unido) v.9, p. 169-180.
- _____.; GRAY, B.S. 1982. Growth and morphology. In: R.V.H. Corley; J.J. Hardon; B.J. Wood (Eds.). Oil Palm Research. Elsevier, Amsterdam. p.7-21.
- _____. 1982. Photosynthesis and Productivity. In: R.V.H. Corley; J.J. Hardon; B.J. Wood (Eds.). Oil Palm Research. Elsevier. Amsterdam. p.55-86
- CROMBIE, W. M. 1956. Fat metabolism in the West African oil palm (*Elaeis guineensis*). Part 1. Fatty acid formation in the maturing kernel. Journal of Experimental Botany (Reino Unido) v.7, p. 181 -193.
- DONALD, C. M. 1962. In search of Yield Australian Institute of Agricultural Science. Journal (Australia) v.28, p. 171 -178.
- FERWERDA, J. 1977. Oil palm. In: P. Alvim; T.K. Kozlowski (Eds.). Ecophysiology of Tropical Crops. Academic Press. New York, p.351 -382.
- FOSTER, R.C. 1982. The fine structure of epidermal cell mucilages of roots. New Phytologist v.91, p.727-740.
- GIFFORD, R.M.; EVANS, L.T. 1981. Photosynthesis, carbon partition, and yield. Annual Review of Plant Physiology (Estados Unidos) v.32, p.485-509
- GRAY, B.S. 1969. A study of the influence of genetic, agronomic and environmental factors of the growth, flowering and bunch production of the oil palm on the West coast of West Malaysia. University of Aberdeen. 947p. (Ph.D. Thesis).
- HARDON, J.J.; WILLIAMS, C.N.; WATSON, Y. 1969. Leaf area and yield in the oil palm in Malaysia. Experimental Agriculture (Reino Unido) v.5, p.25-32
- HARTLEY, C.W.S., 1986. La palma de aceite. Traducido por E. Maldonado. Compañía Editorial Continental S.A., México. 958p.
- _____. 1988. The oil palm. Longmans Green. New York. 761 p.
- HENRY, P. 1955. Sur le développement des feuilles chez le palmier à huile. Revue Generale Botanique (Francia) v.62, p.231 -237.
- LARCHER, W. 1986. Ecofisiología vegetal A de P Danesi; H.T Buckup (trads.). E.P.U..São Paulo.319p.
- REES, A.R. 1963. An analysis of growth of oil palms under nursery conditions. II. The effect of spacing and season on growth. Annals of Botany (Reino Unido) v.27, p.615-626.
- _____.; TINKER, P. B.H. 1963. Dry matter production and nutrient content of plantation oil palms in Nigeria. I. Growth and dry matter production. Plant and Soil (Holanda) v.19, p. 19-32.
- _____. 1964. The apical organisation and phyllotaxis of the oil palm. Annals of Botany (Reino Unido) v.28, p.57-69.
- RICHARDS, F.C.; SCHWABE, W.W. 1969. Analysis of growth: behavior of plants and their organs. In: F.C. Stewart (Ed.). Plant Physiology, vol. 5A. Academic Press. New York. p.79-116.
- SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. 1994. Fisiología Vegetal. Traducción de V. González. Grupo Editorial Iberoamérica, México. 759p.
- SACHS, R. M. 1965. Stem elongation. Annual Review Plant Physiology (Estados Unidos) v.16, p.73-96.
- SMITH, B.G. 1989. The effects of soil water and atmospheric vapor pressure deficit on stomatal behavior and photosynthesis in the oil palm. Journal of Experimental Botany (Reino Unido) v.40, p.647-651.
- SURRE, C.; ZILLER, R. 1969. La palma de aceite. Traducido por F. Palomeque. Editorial Blume, Barcelona. 231 p.
- TOMLINSON, P.B. 1961. Anatomy of the Monocotyledons. II Palmae. Oxford.
- VÁLIO, I.F.M. 1986. Frutificação. In: M.G. Ferry (Coord.). Fisiología Vegetal 2. EP U.. São Paulo, p.313-342.