

Caracterización morfofisiológica de palmas de aceite tolerantes y susceptibles a la Pudrición de Cogollo

Morphological and physiological characterization of oil palms tolerant and susceptible to bud rot

Marcelo Torres V. ¹; Líceth Ayala S. ¹; Pedro León Gómez C. ¹; Ricardo Martínez B. ²

RESUMEN

La pudrición de cogollo (PC) es tal vez la afección más grave que ha sufrido el cultivo de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.), en toda su historia en Latinoamérica. Cenipalma ha identificado a *Thielaviopsis paradoxa* como el principal agente causal. En la medida que se identifiquen patrones comunes en las palmas tolerantes o susceptibles a la enfermedad, se podrán seleccionar materiales y de esta manera agilizar los programas de mejoramiento. El experimento tuvo como objetivo determinar si existen diferencias morfofisiológicas que caractericen a plantas de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) identificadas en campo y laboratorio como tolerantes o susceptibles a la PC. El trabajo se realizó en la plantación Cuernavaca ubicada en el departamento del Meta (Colombia). Para la selección de las palmas se realizó un censo de PC y las palmas sanas fueron inoculadas con *Thielaviopsis paradoxa* para determinar su grado de tolerancia a la enfermedad. Se clasificaron las palmas como tolerantes o susceptibles para realizar la caracterización. En los dos grupos de palmas se registraron variables fisiológicas como transpiración, fotosíntesis, conductancia estomática y CO₂. Además se registraron variables en el sistema radical como la longitud de la raíz sana y muerta a diferentes distancias y profundidades, se evaluaron variables vegetativas como número de hojas, ángulos de inserción, grosor de los folíolos y cantidad de estomas. Los resultados mostraron una mayor cantidad de estomas, así como una mayor cantidad de raíces muertas en palmas tolerantes. En el aspecto fisiológico las palmas se comportan de manera particular dependiendo del grupo al que pertenezcan.

SUMMARY

Bud rot (BR) may possibly be the gravest affection that oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) crops have suffered in Latin American history. Cenipalma has identified three fungus pathogenous that cause BR: *Fusarium solani*, *Pythium sp* and *Thielaviopsis sp*. As common patterns in the palms that get or do not get sick are identified, it will be possible to select resistant materials to make breeding programs expeditious. The object of the experiment was to determine if there were morphological and physiological differences that characterize oil palms (*Elaeis guineensis* Jacq.) identified on the field and in the lab as tolerant or susceptible to BR. The experiment took place in the plantation Cuernavaca located in Meta, Colombia. For the experiment pieces of healthy palms were inoculated with *Thielaviopsis paradoxa* (identified as the main agent causing BR) labeling the palms as susceptible or tolerant to the disease. In both groups of palms physiological variables such as transpiration, photosynthesis, and stomatic conducting, root length at different depths and distances, and some vegetative measurements were registered. A higher quantity of stems was found, as well as a bigger number of death roots in tolerant palms. In the physiological aspect the palms behave in a particular way depending on the group to which they belong.

Palabras claves: Palma de aceite, Pudrición de Cogollo, *Thielaviopsis paradoxa*.

- 1 Inv. Auxiliar, Inv. Asistente y Director Ejecutivo, respectivamente. Cenipalma. Apartado Aéreo 252171. Bogotá, D.C, Colombia.
- 2 Profesor Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, .D.C, Colombia.

INTRODUCCIÓN

La Pudrición del Cogollo (PC) es tal vez la afección más grave que ha sufrido el cultivo de la palma de aceite en toda su historia en Latinoamérica. La PC apareció en Colombia por primera vez en 1964, en la plantación "La Arenosa" de Codelsa en Turbo (Ant.), afectando palmas de dos años de edad; en 1988 se presenta en los Llanos Orientales y en la zona Norte colombiana (Acosta 1991; Nieto y Gómez 1991).

En Colombia, se han venido desarrollando, por parte de las plantaciones y de los institutos nacionales e internacionales de investigación, múltiples trabajos enfocados a conocer la causa o establecer el manejo de la afección, sin que hasta el momento se tenga claridad al respecto (Acosta *et al.* 1996).

Resultados obtenidos por Cenipalma demostraron que los hongos *Thielaviopsis* sp. y *Pythium* sp., son agentes causales de la Pudrición de Cogollo y que *Fusarium solani* (Mart.) App. Et Wr. reproduce también la enfermedad, siendo la patogenicidad de *Thielaviopsis* sp mucho mayor que la de los otros hongos (Nieto *et al.* 1996); sin embargo, aún no existe claridad sobre el modo de acción o las condiciones que hacen que estos patógenos actúen sobre las plantas.

Una alternativa para el manejo de enfermedades es el mejoramiento genético. Actualmente es posible identificar, en campo y laboratorio, plantas con diferentes grados de tolerancia o susceptibilidad a una enfermedad (Ayala 1999). No obstante, los mecanismos por los cuales las palmas se comportan de esa manera no son claros, y esto dificulta la selección o identificación de individuos tolerantes; por lo tanto es importante estudiar la morfología y la fisiología de la palma de aceite con el fin de determinar si la naturaleza de la tolerancia depende de algunas de ellas, con lo cual se podría identificar características que permitan seleccionar materiales tolerantes desde etapas muy tempranas de desarrollo, para así agilizar los programas de mejoramiento.

El objetivo general del experimento fue determinar si existen diferencias morfofisiológicas que caractericen a plantas de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) identificadas en campo y laboratorio como tolerantes y susceptibles a la PC.

Los objetivos específicos fueron:

- Comparar aspectos morfológicos de las hojas y estípites de palmas susceptibles y tolerantes a PC.
- Comparar la longitud de la raíces primarias, secundarias, terciarias y cuaternarias, a diferentes distancias y profundidades en palmas tolerantes y susceptibles a PC.
- Analizar el comportamiento de la transpiración, la fotosíntesis y la conductancia estomática en palmas susceptibles y tolerantes a PC.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de investigación se realizó en la plantación Cuernavaca en el municipio de Paratebuena (Cund.), ubicada a 305 msnm, con temperatura media anual de 26 °C, precipitación media de 2.990 mm/año, 1.530 horas/año de brillo solar una humedad relativa de 78% y localizada en una zona perteneciente a la formación ecológica bosque húmedo tropical.

Durante los años 1985 y 1991 se plantaron en la hacienda Cuernavaca, de Unipalma de Los Llanos S. A. en los Llanos Orientales de Colombia, 17 ensayos de evaluación de progenies con semillas de diferentes orígenes, las cuales fueron producidas por Unifield en Inglaterra como parte del programa de mejoramiento, con el fin de buscar fuentes de resistencia a enfermedades, principalmente a la PC.

Las palmas que durante su ciclo de vida no habían presentado la PC, se inocularon en laboratorio con el principal agente causal de la enfermedad

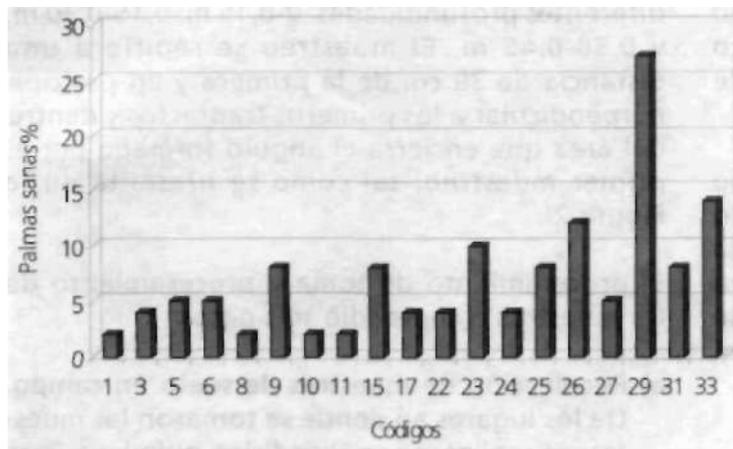


Figura 1. Porcentaje de palmas sanas en los diferentes códigos del ensayo de progenie CPT9.

el hongo *Thielaviopsis paradoxa* (De Seynes) von Hohn. Con esto se identificaron palmas tolerantes y susceptibles al patógeno en laboratorio (Ayala 1999). Para el estudio se seleccionaron dos palmas susceptibles y dos tolerantes dentro de dos accesiones (Códigos 29 y 15), para un total de ocho palmas de la siembra septiembre de 1988. En la Figura 1 se aprecia el porcentaje de palmas sanas y que el Código 29 tiene un mayor porcentaje de palmas sanas en relación con el Código 15. Estos dos códigos se eligieron por presentar extremos de susceptibilidad y tolerancia dentro de cada código.

El experimento consistió en caracterizar las palmas y comparar los grupos de palmas (tolerantes y susceptibles). Para la ejecución del experimento, éste se dividió en tres fases: aspectos vegetativos, distribución radical y comportamiento fisiológico.

Fase 1. Evaluación de variables vegetativas

El análisis de estas variables contempla el uso de algunas ecuaciones establecidas por Corley et al. (1971). A continuación se esboza la metodología seguida para la toma de muestras y la interpretación de las variables elegidas para el experimento.

Desarrollo foliar

- **Número total de hojas producidas por año.** Al comienzo del experimento la hoja más joven

completamente expandida (hoja 1) se marcó con tinta indeleble y, al final del experimento se contaron las hojas situadas antes de la hoja marcada.

- **Área de la hoja (AF):** Se utilizó la ecuación de Corley et al. (1971) $AF = b(n \times lw)$, en donde: n = número de folíolos, lw = promedio de la longitud x promedio del ancho en una muestra de los folíolos más grandes, b = 0,55 (factor de corrección) tomado en la hoja 17.
- **Área foliar por palma:** Área de la hoja X Número de hojas por palma

Peso seco de la hoja (kg) (W): $W = 0.1023P + 0.2062$ (kg) (Corley et al. 1971) En donde: P = ancho x espesor en 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 en la hoja 17.

Peso seco total de las hojas producidas por año. Número de hojas producidas por año X peso seco hoja 17

Grosor del folíolo: Esta medida se tomó en la parte media de la hoja y en la región apical de los folíolos (30 cm antes del ápice) de la hoja 17; se tomó una muestra de los folíolos izquierdos y una contramuestra de los derechos, muestras que se procesaron según los protocolos establecidos. Para el registro de esta variable se hicieron con un micrótomo cortes de 15 micras, los cuales se tiñeron con safranina "fast green"; las medidas se hicieron en microscopio y en cada muestra se registró el promedio de 10 medidas. Los datos corresponden al valor observado en la reglilla en un microscopio "Olympus" con objetivo 20X y ocular 10X.

Cantidad de estomas por campo 20X: Esta variable se tomó en la hoja 17 en el mismo punto de la anterior y se registraron los valores en folíolos izquierdos y derechos; para ello se aplicó una fina película de brillo para uñas al folíolo, y se retiró con ayuda de cinta adhesiva transparente que fue fijada a la

lámina portaobjetos para su posterior conteo al microscopio; se promedió la lectura de cinco campos y se cuantificó la cantidad de estomas.

- *Ángulos de inserción:* Esta variable se registró con la ayuda de material fotográfico. Para ello se fotografiaron la parte media frontal de la hoja 17 y la palma en todo su conjunto para establecer los ángulos de inserción, tanto de los folíolos a la hoja, como de la hoja al estípote.

Medidas de crecimiento en estípote

- *Altura del estípote.* Se ubicó la hoja 41, se removieron las bases de las hojas adyacentes y se midió la altura desde el suelo hasta el margen inferior de la base de la hoja.
- *Diámetro del estípote.* Para esta variable se utilizó un metro de madera.

Fase 2. Evaluación de variables del sistema radical.

Se tomaron muestras bajo los siguientes factores anidados. A lo largo de dos transectos a partir del estípote de la palma (palera y calle de cosecha) y formando un ángulo de 90 grados, se tomaron tres muestras por transecto a las distancias del estípote de 1,0, 2,0 y 3,0 m; cada una a tres

diferentes profundidades: 0-0,15 m, 0,15-0,30 m, y 0,30-0,45 m. El muestreo se repitió a una distancia de 30 cm de la primera y en posición perpendicular a los primeros transectos y dentro del área que encierra el ángulo formado por el primer muestreo, tal como se presenta en la Figura 2.

El procedimiento de toma y procesamiento de las muestras comprendió seis pasos:

- Recolección de muestras de suelo en campo. De los lugares en donde se tomaron las muestras se realizaron análisis físico-químicos. Para facilitar la labor de recolección de las muestras se construyó un implemento consistente en un cilindro metálico de un metro de longitud con un diámetro de 8 cm (Fig. 3). El implemento se introduce en el suelo con la ayuda de un martillo de 12 lb, de esta forma se extraen simultáneamente tres muestras a diferentes profundidades; el diseño permite abrir el cilindro y sacar las muestras del interior causando el menor disturbio a las raíces contenidas en cada muestra.
- Lavado de las muestras. Las muestras obtenidas se lavaron en un periodo inferior a dos días, utilizando el STRW (Sato root wash o separador hidráulico de raíz) con modificación hecha por el autor principal y Catalina Santana W. al diseño usado por

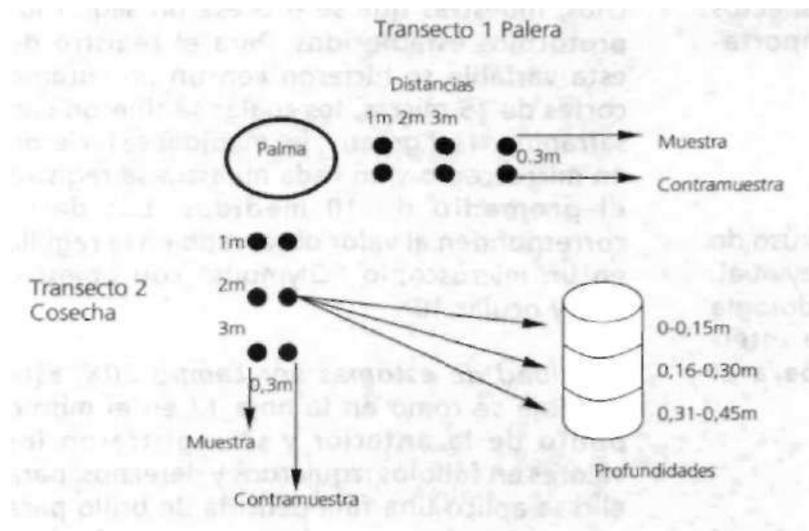


Figura 2. Sitios usados para tomar muestras para el análisis del sistema radical.



Figura 3. Troquel para extraer muestras del suelo.



Figura 4. STRW Sato Root Wash, un separador hidráulico de raíz.

CSIRO's Cunningham Laboratory in Brisbane, Australia (Delta T Co. 1994).

Como se aprecia en la Figura 4, el STRW consta de cuatro baldes a los cuales se les adaptaron cuatro microinyectores alimentados por mangueras de 1/4, de pulgada en la parte inferior, que parten de un tubo principal de 1/2 pulgada que conduce el agua desde el registro. La disminución del diámetro de la tubería hace que aumente la velocidad de salida del agua, generándose un remolino que separa las raíces, del suelo; las raíces flotan y caen dentro de un cilindro hueco sellado en su extremo inferior con una malla de 1 mm que impide la salida de las raíces y permite el paso del agua y de partículas finas disueltas en ella (limos y arcillas); estos cilindros están ubicados en la mitad de cada balde. La eficiencia de la máquina es de ocho muestras por hora utilizando un caudal de 26 l/min. Sin el uso del STRW, la eficiencia es de dos muestras por hora y no es posible garantizar la homogeneidad del lavado en las muestras que se procesen. Una vez lavadas las muestras se conservaron húmedas en una nevera a temperatura constante de 4°C.

c) Selección de raíces. En esta fase fue necesario separar las impurezas que quedaron en el lavado, así como los restos de raíces que no eran de palma; para ello se utilizaron pinzas y se seleccionaron dentro de agua. Una vez separadas las raíces de las impurezas fue necesario clasificar las raíces en dos grupos:

raíces sanas y raíces muertas. Como raíces sanas se tomaron aquellas que presentaron un color café o crema y un grado de dureza tal que impide que la raíz sea doblada con facilidad; generalmente, las raíces muertas son de color oscuro y se dejan doblar con facilidad. Cada grupo se almacena por separado para proceder luego a cuantificar su longitud.

d) Tinción de las raíces. Una vez separadas las raíces se tiñen sumergiéndolas por 5 minutos en una solución de metil violeta 2B en concentración de 0,125 gr/litro de agua destilada. Esto se hace con el fin de homogenizar el color de la muestra de raíces, ya que los diferentes tipos de raíces presentan tonos y colores diferentes, dificultando las lecturas en el escáner, ya que este es un equipo muy sensible y debe calibrarse para un determinado color. Si todas las raíces tienen el mismo color, la cuantificación se hace con mayor precisión.

e) Cuantificación de las raíces. Para esta fase se utilizó un procesador "Compaq Deskpro" y un escáner "Hewlet Pacard" 4C de alta resolución. Las raíces teñidas se colocan en una bandeja de vidrio y se llevan al escáner, y con ayuda del procesador, la muestra de raíces es digitalizada y almacenada en un archivo electrónico bajo la terminación TIFF 5.0 para su posterior cuantificación. Es necesario calibrar el escáner para que reconozca un color determinado. Para el experimento se utilizó un brillo de 182, resolución de 240 dpi, contraste fijo de 125 bajo la modalidad "Black white drawing", con un marco fijo de 18 x 31 cm. La modificación de cualquiera de estos valores aumenta el error en la cuantificación.

Las imágenes digitales son cuantificadas con el software de la Delta T Scan, diseñado por Kirchhof y Pendar en 1993, (Delta T Co. 1994) con base en las ecuaciones modificadas de Newman y Head en 1966 y con la adición de las ecuaciones de Harris Campbell de 1989 para el cálculo de la sobreposición o traslape de las raíces. (Delta T Co. 1994). El software hace barridos sobre la imagen digital y cuenta la cantidad de interceptos que hay en una reglilla cuadrículada; con la cantidad de interceptos, el sistema aplica automática-

mente las ecuaciones nombradas y guarda los resultados en un archivo de salida. El software clasifica por diámetro las muestras de raíz y cuantifica dentro de cada grupo la longitud. Para el trabajo las raíces se clasificaron en cuatro categorías: Cuaternarias < 0,4 mm, Terciarias < 1 mm > 0,4 mm, Secundarias < 5 mm > 1 mm, Primarias < 12 mm > 5 mm (Hartley 1983).

- f) Registro de peso seco. Una vez medidas, las raíces se secaron en un horno a 105 °C hasta peso constante (36 horas aprox.); en ese momento se sacaron del horno y se dejaron expuestas al ambiente con una humedad relativa del 80% y temperatura de 24 °C hasta que se estabilizó de nuevo su peso (8 horas) y se procedió a registrarlo.

Variables de respuesta para la Fase 2

- Longitud total de raíces (sanas y muertas) en palmas tolerantes y susceptibles a PC.
- Longitud total de raíces en calle de cosecha y palera en palmas tolerantes y susceptibles a PC.
- Longitud total de raíces por distancia en palmas tolerantes y susceptibles a PC.
- Longitud total de raíces por profundidad en palmas tolerantes y susceptibles a PC.
- Peso seco de las raíces sanas y muertas.

Fase 3. Medición de variables fisiológicas

Las variables fisiológicas se registraron con un LCA-4 (Leaf Chamber Analyser) un analizador portátil de intercambio de gases, equipo producido por ADC (Analytical Development Co. Ltd.). También se utilizó un equipo de simulación "Microclimate control system".

El LCA4 analiza los cambios producidos en el aire dentro de una cámara cerrada, en la que se ubica la lámina foliar de la hoja que se desea analizar. Para efectos de cuantificación, el ambiente en dicha cámara es controlado por la máquina que

constantemente filtra y registra, por medio de sensores, las variaciones en la pequeña atmósfera que controla; estos datos pueden ser grabados en un procesador para su interpretación. También se utilizó la unidad de simulación para lograr condiciones permanentes dentro de un rango de temperatura y humedad relativa. Para el cultivo de palma de aceite se considera como óptima una temperatura entre 22 y 33 °C. Por esta razón, los cultivos comerciales de palma de aceite se establecen en regiones ecuatoriales (Hartley 1983). Para el experimento, las palmas se evaluaron bajo dos ambientes: 28-33 °C y humedad relativa de 80-85% y 34-38 °C con una humedad de 75-80% lo que representan una condición buena y una extrema respectivamente, estos rangos se seleccionaron teniendo en cuenta las variaciones de temperatura que se presentaron durante el mes anterior al registro de las variables fisiológicas. En ambos casos se simuló un PAR (radiación fotosintéticamente activa) de 1200; pues se considera que las palmas de aceite alcanzan el punto de saturación de luz con un PAR de 1.000 en adelante (Henson 1993).

El procedimiento consiste en estabilizar la estación simuladora en las condiciones específicas de temperatura, humedad relativa y luz, luego se corta un folíolo del tercio medio de la hoja 17 y se procede a registrar el comportamiento de ese folíolo a las condiciones artificiales en un lapso de tiempo inferior a 4 minutos con la ayuda del LCA4. Este procedimiento se repite varias veces con diferentes folíolos. Los datos que se obtienen son analizados y archivados por el software del LCA4. Estos datos pueden manipularse en EXCFL para proceder luego a su análisis estadístico.

Variables de respuesta de la fase 3

- Tasa fotosintética de intercambio de gas.
- Conductancia estomática.
- Tasa de transpiración.
- Temperatura hoja.
- CO₂ Interno.

Análisis estadístico. El análisis se hizo para cada fase por presentar cada una de ellas características especiales que requirieron un manejo particular.

Fase 1. Medidas vegetativas: se utilizó un diseño completamente aleatorizado con arreglo factorial 2x2. Factor A: Códigos (Código 29 y 15) y Factor B: Tolerancia (susceptibles y tolerantes).

Fase 2. Variables del sistema radical: se utilizó un diseño completamente aleatorizado con siete factores, dos factores cruzados (Códigos y Tolerancia) y cinco factores anidados (condición, distancia, profundidad, clase de raíz y tipo de raíz). Código, Tolerancia y Código x Tolerancia se consideraron factores aleatorios y los demás fueron considerados como factores fijos. La condición tiene dos niveles (Palera y Cosecha), la distancia con tres niveles (1, 2 y 3 metros del estípite), la profundidad tres niveles (0-15, 16-30, 31-45 cm), la clase de raíz dos niveles (sana y muerta), el tipo de raíz tiene cuatro niveles (1, 2, 3, 4) para un total de 2.304 registros de longitud.

Fase 3. Variables fisiológicas: Para el análisis se usó un diseño completamente al azar con arreglo factorial 2 x 2 x 2. Los factores fueron Código, Tolerancia y Simulación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fase 1: Medidas vegetativas

De las variables vegetativas medidas sólo se presetan aquellas en las que se encontraron diferencias altamente significativas, en las demás variables no se encontraron diferencias.

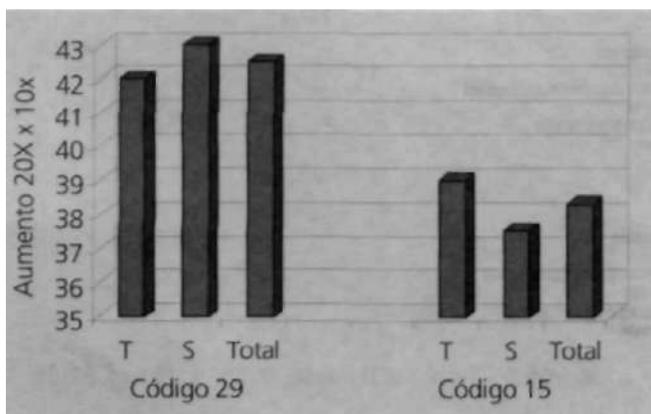


Figura 5. Promedio del grosor relativo de los folíolos en palmas tolerantes (T) y susceptibles (S), dentro de los códigos 29 y 15.

Grosor del foliolo. Estudios realizados en soya, por Shibles et al. (1987), muestran que existen diferencias en las tasas de fotosíntesis entre cultivares, que están ligadas a la conductancia estomática y a factores internos de la hoja. Pero cuando los relacionaron con el peso específico de la hoja, su grosor y su contenido de clorofila, concluyeron que el peso específico era el de mayor correlación y podía ser el de mejor criterio de selección. Posteriormente observaron que el peso seco foliar y su grosor estaban altamente relacionados con las tasas fotosintéticas, concluyendo que en algunos genotipos con hojas pequeñas y gruesas tendrían más cloroplastos y mayores tasas de fotosíntesis por área foliar que genotipos con hojas grandes y delgadas. Lo encontrado por Shibles et al. (1987) se confirma en este experimento ya, que el Código 29 presenta un mayor peso seco y un mayor grosor en sus folíolos. Para el grosor, las diferencias son altamente significativas entre códigos. En la Figura 5 se aprecia la diferencia existente, el análisis no muestra diferencias en Tolerancia y muestra diferencias para la interacción Código x Tolerancia ($p=0,07$) Los códigos pueden comportarse de manera diferente a las condiciones ambientales y es posible que esto les permita una mayor tolerancia. El coeficiente de variación para los datos no transformados fue de 8,63%.

Cantidad de estomas por área. La cantidad de estomas por área ejerce una influencia directa en procesos fisiológicos como la evaporación, la transpiración, la fotosíntesis y el intercambio de

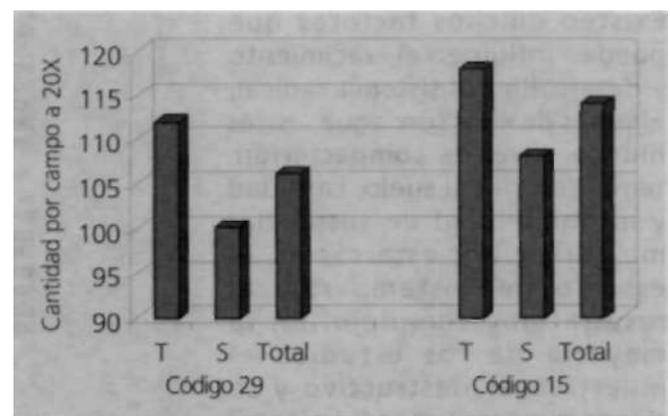


Figura 6. Promedio de estomas por campo 20X x 10X en palmas tolerantes (T) y susceptibles (S) dentro de los códigos 29 y 15.

CO₂, y todo esto regulado por la humedad del suelo y del ambiente, la intensidad de la luz y la temperatura.

Esta variable muestra la existencia de diferencias significativas ($P=0,043$) entre los grupos de palmas tolerantes y susceptibles dentro de los dos códigos estudiados. El coeficiente de variación para los datos no transformados fue de 12,61%. En la figura 6 se puede observar un mayor número de estomas en el grupo de palmas tolerantes, independientemente del código al que pertenezcan, lo cual tiene implicaciones directas en el comportamiento fisiológico de este grupo de palmas. Además se puede observar una mayor cantidad de estomas en el Código 15 en relación con el 29. El análisis estadístico muestra un valor de $p=0,0688$ para Código, en la interacción Código x Tolerancia no existen diferencias significativas. Esto indica la existencia de un comportamiento común en el grupo de palmas tolerantes. La cantidad de estomas establece la existencia de diferencias entre los grupos de palmas tolerantes y susceptibles.

Fase 2. Sistema radical

Existen muchos factores que pueden influir en el crecimiento y desarrollo del sistema radical, algunos de ellos son: agua, estrés hídrico, nivel de compactación, temperatura del suelo, cantidad y disponibilidad de sustancias minerales. Por esta razón, el estudio del sistema radical resulta muy complejo. En la mayoría de los estudios el muestreo es destructivo y se tienen que sacrificar a las plantas elegidas, pero para este experimento se adoptó el muestreo

con cilindro como una metodología de muestreo no destructivo que está en proceso de validación.

En la Figura 7 se presenta el promedio de la longitud de las raíces sanas de las ocho palmas de las que se tomaron muestras como una referencia para el análisis, y en ella se puede apreciar el comportamiento de cada tipo de raíz

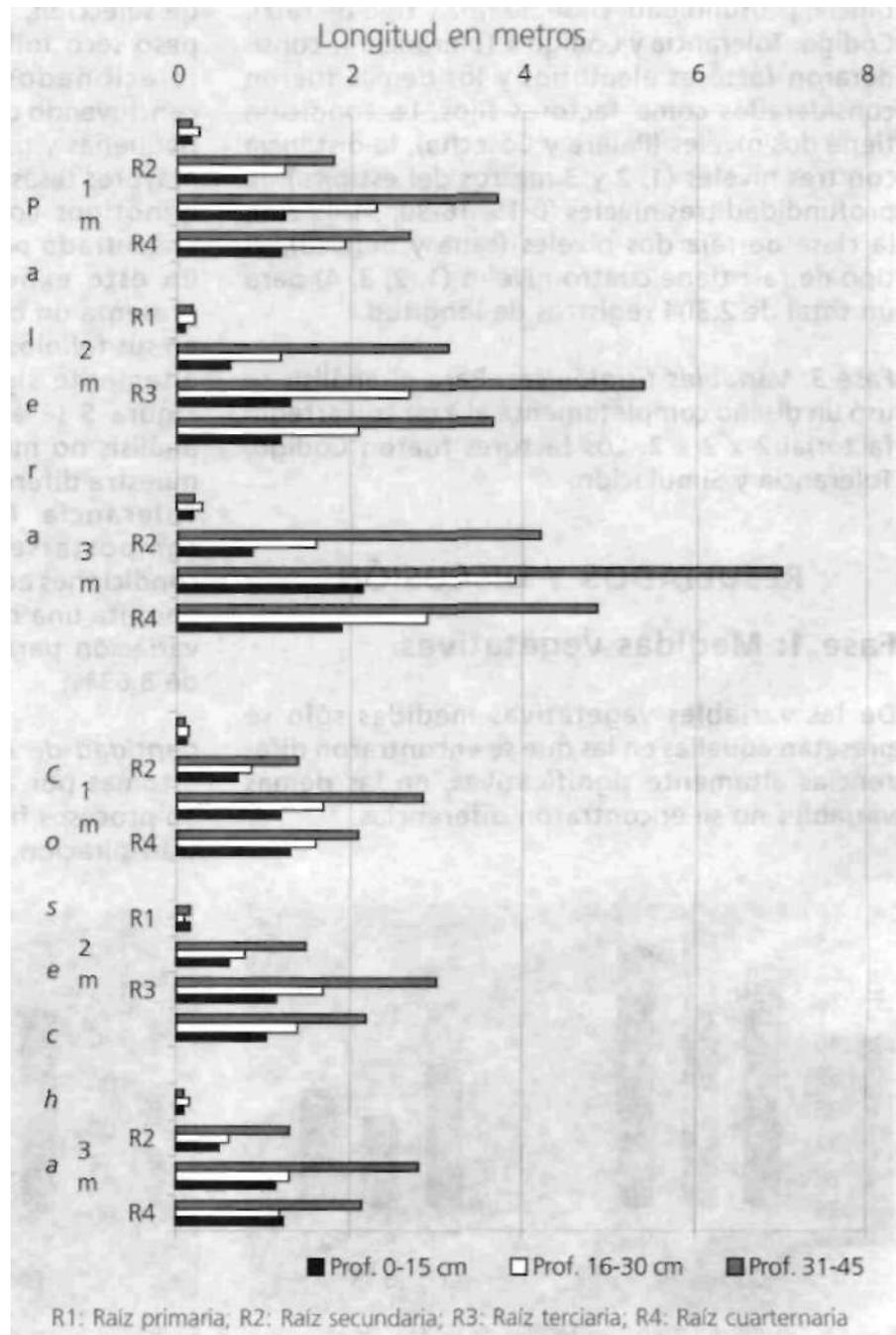


Figura 7. Longitud promedio de raíces sanas del total de palmas en palera y en cosecha y a tres diferentes distancias del estípite.

en los diferentes puntos de muestreo. Los resultados muestran una mayor longitud de raíz en palera. Esto se explica por la gran cantidad de materia orgánica producto de las podadas, existencia de un aporte continuo de material vegetal en descomposición y una mayor humedad durante las épocas de verano; además, como práctica agronómica, el fertilizante se aplica al voleo sobre la palera.

En las distancias, la mayor longitud de raíces se encuentra en palera a 3 m del estípote, en segundo lugar está la distancia de 2 m y por último la de 1 m. Este resultado se debe a que la mayor cantidad de materia orgánica se encuentra a 3 m del estípote; además, el plato de la palma tiene de 4 a 5 m de diámetro y se mantiene libre de materia orgánica y malezas para facilitar la cosecha de los racimos, lo cual al parecer incide en la cantidad de raíces, en especial en la calle de cosecha en donde la cantidad de raíces es similar en todas las distancias. No debe olvidarse que el suelo del plato presenta características diferentes por las labores del cultivo, el aporte de materia es menor y en él no se aplica fertilizante.

En las diferentes profundidades, la longitud de raíces disminuye a medida que aumenta la profundidad en el suelo. La mayor longitud está en los primeros 15 cm, lo cual coincide con lo reportado por Hartley (1983), quien afirma que la mayor cantidad de raíces se encuentra en los primeros 15 a 30 cm del suelo.

Como patrón general se puede observar la mayor longitud de las raíces terciarias, seguido de las cuaternarias, secundarias y, por último, las primarias. A medida que la profundidad aumenta, las diferencias en longitud entre los tipos de raíz se hacen menos evidentes. Debe prestarse atención a estas proporciones, porque en un momento dado pueden aportar criterios para la selección de materiales adaptados a condiciones específicas. El análisis estadístico muestra diferencias altamente significativas entre distancias, profundidades, tipos de raíz, y en la interacción Código x Tolerancia. La interacción significa que la expresión de la tolerancia guarda relación directa con el código y que en los

resultados encontrados interviene la tolerancia, manifestándose de manera particular en cada código. El coeficiente de variación para los datos transformados a raíz de y fue de 24,16% para raíces sanas y de 39,29% para raíces muertas.

Longitud total de raíces (sanas y muertas) en palmas tolerantes y susceptibles

La dinámica de crecimiento y la proporción de raíces muertas depende de una gran cantidad de factores. Jourdan (1995) considera que la longitud de las raíces puede aumentar a razón de 0,3 cm/día en las raíces primarias y de 0,1 cm/día para las raíces terciarias y cuaternarias, y para la cantidad de raíces muertas establece que ésta aumenta a medida que las raíces crecen.

El análisis estadístico no muestra diferencias significativas entre Códigos ni entre Tolerancia, pero si muestra diferencias altamente significativas para la interacción Código x Tolerancia, lo que significa que la expresión de la tolerancia guarda una relación directa con el código y que en los resultados encontrados interviene la tolerancia.

Los datos que se presentan en la Figura 8 corresponden al promedio de la longitud total de las raíces dentro de cada grupo (tolerantes y susceptibles) para cada Código (29 ó 15). El resultado evidencia una menor cantidad de raíces muertas en las palmas susceptibles en comparación con lo encontrado en las palmas tolerantes, lo cual implica la existencia de algún fac-

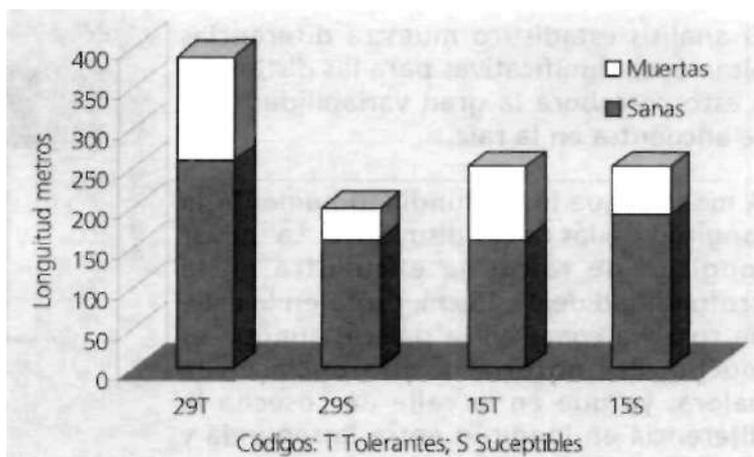


Figura 8. Longitud total de raíces en palmas tolerantes y susceptibles dentro de los códigos.

tor que hace que las plantas tolerantes se comporten de manera diferente.

En la Figura 9 se observa una mayor longitud de la raíz en la calle de palera en relación con la calle de cosecha. Sin embargo, los valores observados en la calle cosecha son muy parecidos dentro de los códigos.

Para la longitud, el análisis estadístico muestra diferencias altamente significativas entre palera y cosecha. Indudablemente, las condiciones ofrecidas por el suelo en la palera favorecen el crecimiento de la raíz, y las condiciones en la calle de cosecha lo restringen; no debe olvidarse que la fertilización se dirige a la palera, lo que hace que en este suelo el contenido mineral sea mayor. Las raíces de todas las clases presentan un tropismo positivo hacia las mejores condiciones de abastecimiento de agua y nutrientes (Hartley 1983).

Al analizar las raíces muertas sobre el total, se evidencia un mayor porcentaje de raíces muertas en la calle de cosecha. En la Figura 9 pueden apreciarse estas diferencias, así como las existentes en los grupos de palmas tolerantes y susceptibles, e indudablemente, las condiciones adversas en que deben crecer las raíces en la calle de cosecha repercuten en el porcentaje de raíces muertas.

El análisis estadístico para la longitud de las raíces muertas muestra diferencias altamente significativas entre cosecha y palera. Esto indica que las raíces muertas son consecuencia de factores adversos encontrados en la calle de cosecha.

El análisis estadístico muestra diferencias altamente significativas para las distancias y esto corrobora la gran variabilidad que se encuentra en la raíz.

A medida que la profundidad aumenta la longitud de las raíces disminuye. La mayor longitud de raíces se encuentra en la profundidad de 0 - 15 cm, tanto en la calle de cosecha como en la palera, aunque es mucho más notoria la diferencia en la palera, ya que en la calle de cosecha la diferencia en longitud entre la segunda y la tercera profundidad es apenas perceptible. Este comportamiento se aprecia en

todas las palmas y a pesar de las diferencias altamente significativas encontradas en el análisis estadístico para la profundidad, no se puede establecer un comportamiento que caracterice claramente a los grupos de palmas susceptibles o tolerantes en cuanto a la distribución del sistema radical por profundidades.

Fase 3. Variables fisiológicas

Las condiciones ambientales particulares del sitio donde se encuentra una planta determinan las características relativas a su crecimiento, desarrollo y producción. En palma de aceite, como en todas las especies vegetales, la acción de un factor climático es variable y su influencia va a depender de la magnitud del fenómeno ambiental y del estado de desarrollo del cultivo.

Las condiciones geográficas y ambientales del lugar donde se desarrollan las plantas oleaginosas influyen sobre la cantidad y la calidad de los aceites que producen. La variación que se observa en los rendimientos de palma de aceite en diferentes años es un buen ejemplo de la relación existente entre la producción y las condiciones ambientales,

En los Llanos Orientales de Colombia, la temperatura media anual tiene unas características reguladas principalmente por su situación geográfica y el relieve uniforme, sin existir variaciones significativas de la temperatura media mensual a través del año, y oscila entre 18 y 21 °C, lo cual concuerda con otras

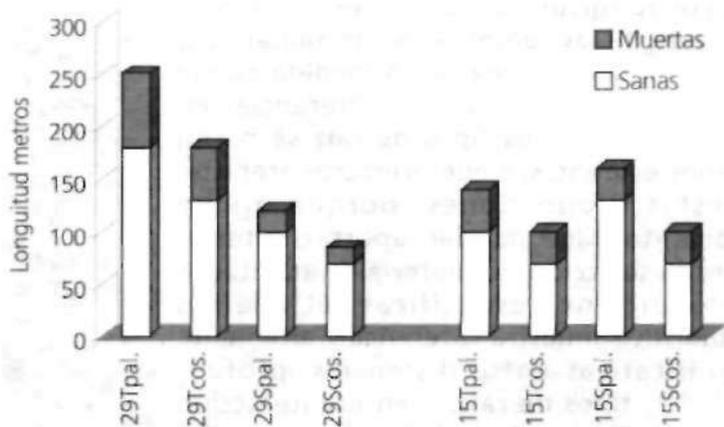


Figura 9. Longitud total de las raíces en palmas tolerantes y susceptibles dentro de los códigos 29 y 15, en calles de palera y de cosecha.

regiones palmeras del mundo. Aunque en la mayor parte de estas regiones el rango de variación de la temperatura media diaria es de 8 a 10 °C, en los Llanos Orientales es muy notable la diferencia entre las temperaturas máximas y mínimas diarias, llegando a ser de 15,9 °C en el verano y de 12,8 °C durante el invierno. Esta situación puede tener importancia desde el punto de vista epidemiológico, ya que puede estar influyendo sobre las variaciones de incidencia y sintomatología de la PC que se observa en los Llanos durante los meses de verano e invierno (Cayón 1996).

En la Figura 10 se puede observar el comportamiento general de las palmas tolerantes y susceptibles dentro de los dos códigos, y se evidencia una respuesta similar de las palmas susceptibles comparadas con las tolerantes en todas las variables registradas, lo que significa

que existe un comportamiento fisiológico particular en cada grupo de palmas.

Para el análisis estadístico los datos originales fueron transformados a \ln y con la transformación, el coeficiente de variación llegó a ser del 35,17% para conductancia, 39,44% para transpiración, 43,49% para CO_2 interno y 25,80% para fotosíntesis.

Conductancia estomática. En esta variable resulta interesante el contraste que se observa en palmas tolerantes y susceptibles. El análisis estadístico muestra diferencias altamente significativas para la interacción Código x Simulación, al igual que para la interacción Código x Tolerancia x Simulación. Esto significa que en la respuesta observada intervienen tanto el código como la tolerancia. Los códigos exhiben un comportamiento opuesto en las palmas tolerantes. En

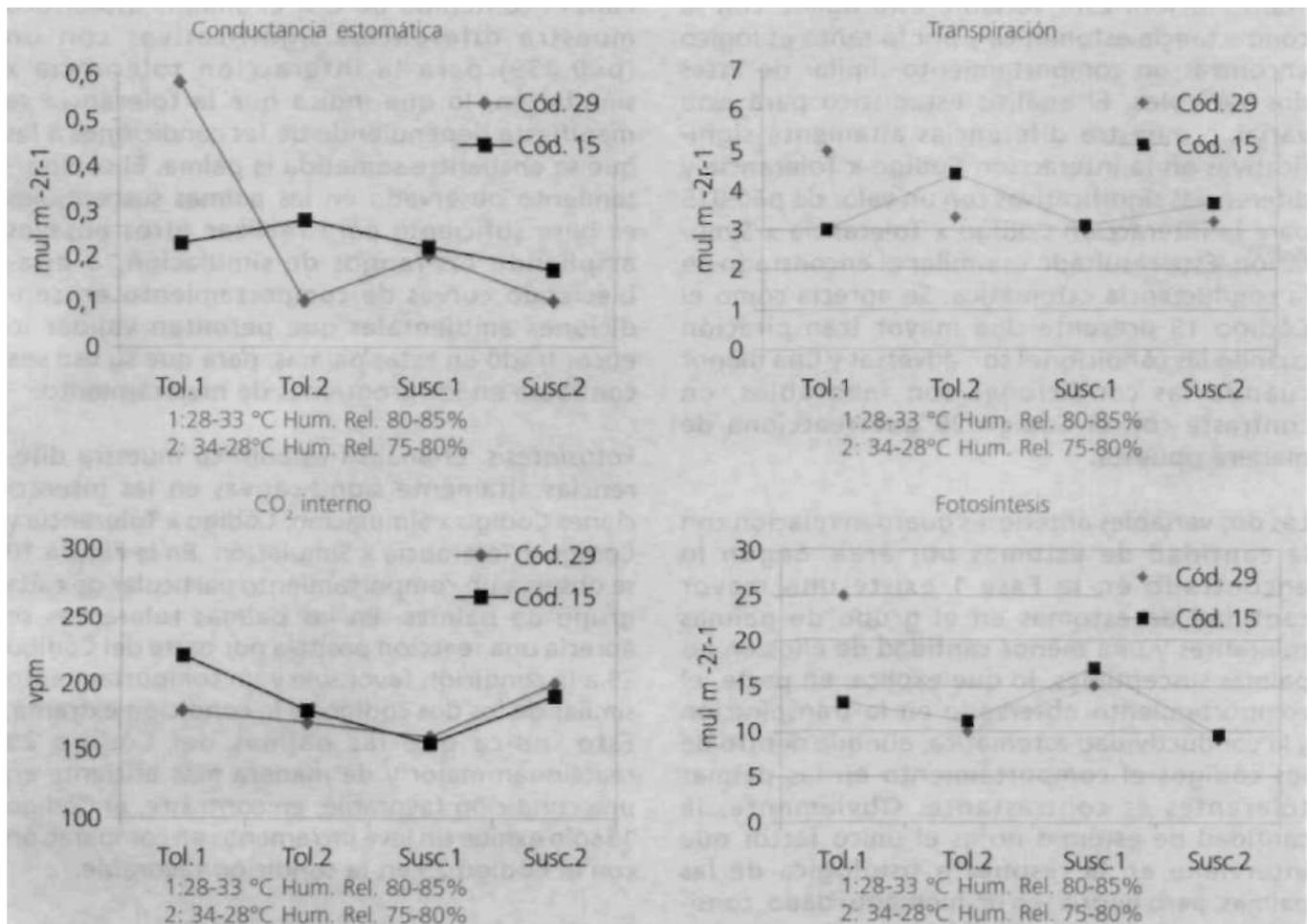


Figura 10. Comportamiento fisiológico promedio de palmas tolerantes (Tol.) y susceptibles (Susc.) dentro de los códigos bajo dos condiciones de simulación

el grupo de palmas susceptibles se evidencia un comportamiento similar en ambos códigos, y tanto en las condiciones favorables como en las adversas no se aprecian sobresaltos o picos abruptos como los observados en las palmas tolerantes. Este hecho puede significar que las palmas sean susceptibles por no presentar una reacción rápida a los estímulos externos, condición que puede hacer a la palma más adecuada para el ataque de los patógenos.

Es importante tener en cuenta que el Código 29 presenta un mayor grosor de los folíolos, y esta característica hace que el comportamiento fisiológico de ese código sea particular, lo cual podría explicar, en parte, que las palmas tolerantes de este código muestren los valores más altos en la primera condición de simulación, y un comportamiento opuesto al observado en el Código 15.

Transpiración. Esta variable está ligada con la conductancia estomática y por lo tanto es lógico encontrar un comportamiento similar de estas dos variables. El análisis estadístico para esta variable muestra diferencias altamente significativas en la interacción Código x Tolerancia y diferencias significativas con un valor de $p=0,015$ para la interacción Código x Tolerancia x Simulación. Este resultado es similar al encontrado en la conductancia estomática. Se aprecia cómo el Código 15 presenta una mayor transpiración cuando las condiciones son adversas y una menor cuando las condiciones son favorables, en contraste con el Código 29 que reacciona de manera opuesta.

Las dos variables anteriores guardan relación con la cantidad de estomas por área. Según lo encontrado en la Fase 1 existe una mayor cantidad de estomas en el grupo de palmas tolerantes y una menor cantidad de ellos en las palmas susceptibles, lo que explica, en parte, el comportamiento observado en la transpiración y la conductividad estomática, aunque dentro de los códigos el comportamiento en las palmas tolerantes es contrastante. Obviamente, la cantidad de estomas no es el único factor que interviene en la respuesta fisiológica de las palmas, pero podría, en un momento dado, considerarse como una posibilidad para la selección de materiales tolerantes.

El CO₂ Según Rena y Maestri (citados por Cayón 1996), el CO₂ guarda estrecha relación con la fotosíntesis así, la reducción de la tasa fotosintética de los cultivos perennes, como la palma de aceite, en condiciones de alta irradiación, se debe al aumento de la temperatura foliar que a su vez causa una elevación de la concentración interna de CO₂ en el mesófilo, dificultando el intercambio gaseoso en las hojas. Esto se evidencia claramente en el grupo de palmas susceptibles, pero no en grupo de palmas tolerantes en donde el comportamiento es contrario a lo expuesto por Rena y Maestri. Esto resulta muy importante para la investigación porque muestra que las palmas tolerantes no se comportan igual que las demás. Es posible que en esta respuesta tenga mucho que ver la cantidad de estomas, que le permiten a la planta ese comportamiento particular.

Para el contenido de CO₂ el análisis estadístico muestra diferencias significativas con un ($p=0.059$) para la interacción tolerancia x simulación, lo que indica que la tolerancia se manifiesta dependiendo de las condiciones a las que se encuentre sometida la palma. El comportamiento observado en las palmas susceptibles es base suficiente para realizar otros ensayos ampliando los rangos de simulación, o estableciendo curvas de comportamiento en condiciones ambientales que permitan validar lo encontrado en estas palmas, para que su uso sea confiable en los programas de mejoramiento.

Fotosíntesis. El análisis estadístico muestra diferencias altamente significativas en las interacciones Código x Simulación, Código x Tolerancia y Código x Tolerancia x Simulación. En la Figura 10 se observa un comportamiento particular de cada grupo de palmas. En las palmas tolerantes se aprecia una reacción positiva por parte del Código 29 a la condición favorable y un comportamiento similar de los dos códigos a la condición extrema. Esto indica que las palmas del Código 29 reaccionan mejor y de manera más eficiente en una condición favorable; en contraste, el Código 15 sólo exhibe un leve incremento en comparación con el Código 29 en la condición favorable.

En el grupo de palmas susceptibles se observa un mejor comportamiento del Código 15 en la

condición favorable y en la condición extrema ambos códigos se comportan de manera similar. Teniendo en cuenta el contenido de CO₂, debe considerarse la forma diferente en que reaccionan los dos grupos de palmas; en el caso de las palmas tolerantes se observa que a medida que aumenta el contenido de CO₂ la fotosíntesis también lo hace, mientras que en el grupo de palmas susceptibles el comportamiento no es el mismo, es decir a medida que aumenta el CO₂ la cantidad de fotosíntesis disminuye, lo cual abre la posibilidad de utilizar los parámetros fisiológicos en la selección de materiales tolerantes.

Para la temperatura de la hoja, los resultados muestran diferencias significativas en la interacción Código x Tolerancia. Indiscutiblemente, al aumentar la temperatura del ambiente aumenta la temperatura de la hoja. En la Figura 10 sorprende la similitud de la temperatura en las hojas de las plantas susceptibles independientemente del código al que pertenezcan.

Lo encontrado en las variables fisiológicas sirve como base para el planteamiento de nuevos ensayos con el fin de validar las conclusiones. Las variables fisiológicas muestran diferencias entre el grupo de palmas tolerantes en relación con el de palmas susceptibles. Sería de mucha utilidad ampliar el rango de las condiciones, así como usar un mayor número de palmas para conocer mejor los factores que pueden influir en la manifestación de la tolerancia.

CONCLUSIONES

- Las palmas tolerantes presentan una mayor cantidad de estomas en relación con las palmas susceptibles.
- En palmas tolerantes se observó una mayor longitud en las raíces muertas.
- Tanto en raíz como en fisiología se presentan interacciones Código x Tolerancia, lo que indica que la tolerancia esta ligada al material y se manifiesta de manera diferente.
- El comportamiento fisiológico de las palmas susceptibles es similar en los dos códigos.

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, A. 1991. Pudrición de cogollo en palma de aceite observaciones y manejo. Palmas (Colombia) v.12 no.1, p.9-23.
- ACOSTA, A.; GÓMEZ, P. L.; VARGAS, J. R. 1996. Factores físicos de los suelos y su influencia en la predisposición a la Pudrición de Cogollo de la palma aceitera. Palmas (Colombia) v. 1 no. 1, p.71-79.
- ANALYTICAL DEVELOPMENT CO. Ltd. 1994. Manual de operación para, Leaf chamber analyser type LCA4.
- AYALA, L. 1999. Metodología para la selección de progenitores de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) resistentes a pudrición de cogollo. Ceniavances no.63 Cenipalma, Santafé de Bogotá, 4p.
- CAYÓN SALINAS, G. 1999. Ecofisiología de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). En: Primer Curso Internacional de Palma de Aceite, Oct. 13-Nov. 9, 1996. Memorias. Cenipalma. Santafé de Bogotá, p.38-54.
- CORLEY R.H.V.; HARDON, J.J. TANG, Y. 1971. Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) Estimation of growth parameters and application in breeding. Euphytica (Holanda) v.20, p.30-37.
- DELTA T CO. 1993. Manual de operación para Delta T sean.
- HARTLEY, C.W.S. 1983. La palma de aceite. Traducción de la ed. Inglesa por Eduardo Maldonado P Compañía Editorial Continental, S.A., México, D.F. 958p.
- HENSON, I. 1995. Photosynthesis, dry matter production and yield of oil palm under light-limiting conditions. In: 1993 PORIM International Palm Oil Congress "Update and Visión" (Agriculture). Proceedings. PORIM, Kuala Lumpur. p.525 - 541.
- JOURDAN, C. 1995. Modélisation de l'architecture et du développement du système racinaire du palmier à huile. Université Montpellier II, France. (These de doctorat).
- HEWLETT PACKARD. 1996. Manual de operación para Scanner de plancha 4C.
- NIETO, LE.; GÓMEZ, PL. 1991. Estado actual de la investigación sobre el Complejo de Cogollo de la palma de aceite en Colombia. Palmas (Colombia) v.12 no.2, p.57-67.
- NIETO, L. E.; GÓMEZ, P.L.; LOZANO, C. 1996. Identificación y reproducción del Complejo Pudrición de cogollo de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). Palmas (Colombia) v.17 no. 1, p.63-67.
- SHIBLES, R.H.; ANDERSON, I.C.; GIBSON, A.H. 1987. Soybean. In: I. T. Evans (Ed.). Crop Physiology. Cambridge University Press, Cambridge, p.151-189.