



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**EVALUACIÓN DE MATERIALES
DE PALMA DE ACEITE
POTENCIALMENTE UTILIZABLES EN
REGIONES CON LIMITACIONES DE AGUA**

CRISTIHIAN JARRI BAYONA RODRÍGUEZ

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Instituto de Biotecnología
Bogotá, Colombia

2019

**EVALUACIÓN DE MATERIALES
DE PALMA DE ACEITE
POTENCIALMENTE UTILIZABLES EN
REGIONES CON LIMITACIONES DE AGUA**

CRISTIHIAN JARRI BAYONA RODRÍGUEZ

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctor en Biotecnología área Agrícola

Director:

Ph.D. Hernán Mauricio Romero Angulo

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Instituto de Biotecnología
Bogotá, Colombia

2019

AGRADECIMIENTOS

A Dios y la memoria de mi Madre Aurora.

A mi familia, por darme su amor, apoyo y tolerar mis altibajos en este largo camino.

A la Universidad Nacional de Colombia y al Instituto de Biotecnología por haberme brindado la oportunidad de esta formación profesional.

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, por su financiación para el desarrollo de esta tesis.

A Cenipalma, a todo su personal administrativo, al grupo de investigadores, estudiantes y auxiliares de campo que me acompañaron en toda la fase de investigación.

A los profesores Hernán Mauricio y Luz Marina por brindarme su apoyo, comprensión y acompañamiento durante el desarrollo de esta investigación.

A todos aquellos que me aportaron no solamente desde la parte técnico-científica, sino como soporte emocional, social y económico, mis hermanos y mis amigos.

“Incluso un camino sinuoso, difícil, nos puede conducir a la meta si no lo abandonamos hasta el final.”

Paulo Coelho

Contenido

Resumen	7
Abstract	9
Capítulo 1. Introducción general	11
1.1 Generalidades de la palma de aceite	12
1.2 El cultivo de palma de aceite en Colombia	13
1.3 Objetivos del trabajo	16
1.4 Hipótesis.....	16
1.5 Contribución del trabajo	17
1.6 Descripción general de las publicaciones	18
1.7 Desarrollo de la tesis.....	19
1.8 Referencias.....	19
Capítulo 2. Mecanismos asociados a la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite	22
2.1 Mecanismos asociados a la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite, una	
revisión de literatura.....	23
2.1.1 Resumen.....	23
2.1.2 Introducción	23
2.1.3 Estrés hídrico	24
2.1.4 Respuestas al estrés hídrico.....	25
2.1.5 Respuesta fisiológica	27
2.1.6 Respuesta Bioquímica	28
2.1.7 Respuesta molecular	30
2.2 Conclusiones	31
2.3 Referencias.....	31
Capítulo 3. Estimación de la transpiración en palma de aceite	40
3.1 Estimación del consumo de agua en palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.)	
mediante el método de pulso de calor “Heat Ratio Method”	41
3.1.1 Resumen.....	41
3.1.2 Introducción.	41
3.1.3 Métodos	43
3.1.4 Resultados y discusión	44
3.1.5 Conclusiones	48
3.1.6 Referencias.....	49
Capítulo 4. Respuesta ecofisiológica de la palma de aceite en dos regiones de	
Colombia con limitaciones hídricas	52
4.1 Impacto de la época seca sobre el intercambio de gases en palma de aceite	
(<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.) y del híbrido (<i>Elaeis oleifera</i> H.B.K. x <i>Elaeis guineensis</i> Jacq.)	
bajo condiciones de campo en la zona oriental de Colombia.....	53
4.1.1 Resumen.....	53

4.1.2	Introducción	53
4.1.3	Metodología	55
4.1.4	Resultados	56
4.1.5	Discusión	60
4.1.6	Conclusiones	63
4.1.7	Agradecimientos	63
4.1.8	Referencias.....	63
4.2	Respuesta fisiológica, rendimiento y calidad de aceite de cultivares comerciales de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.) y del híbrido OxG (<i>Elaeis oleifera</i> H.B.K. x <i>Elaeis guineensis</i> Jacq.) a condiciones climáticas contrastantes en la zona central de Colombia	66
4.2.1	Resumen.....	66
4.2.2	Introducción	67
4.2.3	Metodología	69
4.2.4	Resultados	71
4.2.5	Discusión	76
4.2.6	Conclusiones	80
4.2.7	Agradecimientos	81
4.2.8	Referencias.....	81
Capítulo 5.	Comportamiento fisiológico y bioquímico de cultivares de palma de aceite bajo déficit hídrico en condiciones controladas	90
5.1	Evaluación de variables diagnósticas para determinar la tolerancia al déficit hídrico de cultivares de palma de aceite	91
5.1.1	Resumen.....	91
5.1.2	Introducción	92
5.1.3	Metodología	93
5.1.4	Resultados	96
5.1.5	Discusión	106
5.1.6	Conclusiones	110
5.1.7	Agradecimientos	111
5.1.8	Referencias.....	111
Capítulo 6.	Conclusiones y recomendaciones	120
6.1	Corolario general	120
6.2	Conclusiones	122
6.3	Recomendaciones	123

Lista de figuras

Figura 2-1. Mecanismos que las plantas utilizan para resistir condiciones adversas de estrés por sequía.....	26
Figura 3-1. Esquema del método del pulso de calor utilizado en los medidores de flujo de savia	44
Figura 3-2. Flujo diario de savia en 3 hojas de palma de aceite durante 12 días de muestreo.....	45
Figura 3-3. Volumen acumulado de agua transportado por 3 hojas de palma de aceite durante 12 días de muestreo.....	46
Figura 3-4. Relación del flujo de savia diario de 3 hojas de palma de aceite con variables climáticas	47
Figura 3-5. Regresión múltiple para 3 hojas de palma de aceite teniendo en cuenta el VPD, PPFD y la HR.....	48
Figura 4-1. Potencial hídrico de la hoja en palma de aceite <i>E. guineensis</i> y el híbrido (<i>E. oleífera</i> x <i>E. guineensis</i>), en <i>pre-alba</i> en épocas contrastantes.....	57
Figura 4-2. Respuesta del intercambio de gases, fotosíntesis máxima, tasa de transpiración y uso eficiente del agua para la fotosíntesis en palma de aceite <i>E. guineensis</i> y el híbrido (<i>E. oleífera</i> x <i>E. guineensis</i>) en épocas contrastantes.	58
Figura 4-3. Respuesta de componentes de la fluorescencia en palma de aceite <i>E. guineensis</i> y el híbrido (<i>E. oleífera</i> x <i>E. guineensis</i>) en dos épocas contrastantes.....	60
Figura 4-4. Potencial hídrico foliar en 11 cultivares de palma de aceite, bajo condiciones de campo en época seca y en época húmeda.....	72
Figura 4-5. Tasa fotosintética, tasa de transpiración, Uso eficiente del agua para la fotosíntesis, máxima eficiencia cuántica del PSII en 11 cultivares de palma de aceite, bajo condiciones de campo en época seca y en época húmeda.....	73
Figura 4-6. Concentración foliar de prolina y azúcares reductores en 11 materiales de palma de aceite, en época seca y en época húmeda	74
Figura 4-7. Comportamiento de la precipitación y el peso promedio de racimo (PPR) de 11 cultivares comerciales, a través de 3 años de evaluación.	75
Figura 4-8. Composición de ácidos grasos en frutos de 11 cultivares comerciales cosechados en época seca y en época húmeda.	75

Figura 4-9. Dendrograma realizado bajo el método de Ward de 11 cultivares de palma de aceite mediante los datos fisiológicos y bioquímicos.	79
Figura 5-1. Aspecto de dos cultivares después de 60 días sometidos a 4 tensiones hídricas del suelo.....	97
Figura 5-3. PCA para 24 variables y 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días..	104
Figura 5-4. Análisis del componente principal biplot de los parámetros de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos de 11 cultivares de palma de aceite sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días.....	105
Figura 5-5. Análisis del componente principal biplot de los parámetros de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos de 11 cultivares de palma de aceite para cada una de las tensiones hídricas	106

Lista de tablas

Tabla 4-1. Condiciones de precipitación, temperatura y humedad en el lote de trabajo durante los años de seguimiento.....	69
Tabla 5-1. Parentales (madre y padre) de 11 cultivares comerciales	94
Tabla 5-2. Variables de crecimiento en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento.....	100
Tabla 5-3. Potencial hídrico foliar en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento.....	101
Tabla 5-4. Variables de fluorescencia en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento.....	101
Tabla 5-5. Variables fisiológicas en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento.....	102
Tabla 5-6. Variables bioquímicas en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (<i>Elaeis guineensis</i>) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento.....	103

Resumen

Colombia es el cuarto productor a nivel mundial de aceite de palma con una participación del 2,4% de la producción global y se espera llegar a un 9% a mediano plazo, motivo que ha llevado al gremio palmicultor colombiano a impulsar el incremento de la productividad mediante estrategias que permitan superar las problemáticas del cultivo. Las limitaciones ambientales, como el déficit hídrico, tienen un efecto marcado en la productividad, que sumadas al cambio climático y al aumento de zonas en proceso de desertificación vislumbran un escenario crítico para la agricultura, razón por la cual es necesario determinar si existen cultivares comerciales con tolerancia al déficit hídrico que puedan ser sembrados en zonas con condiciones limitantes de agua. Solucionar preguntas como ¿cuál es el consumo de agua por parte de la palma?, ¿Cuál es el impacto de la época seca sobre el cultivo de palma de aceite? ¿Cómo discriminar cultivares de palma de aceite con tolerancia al déficit hídrico? permiten tener un camino de desarrollo sostenible para el gremio palmicultor sorteando la incertidumbre que genera el cambio climático. En esta tesis se desarrollaron 4 trabajos para responder a estas preguntas con el fin de encontrar cultivares comerciales de palma de aceite sembrados en Colombia con tolerancia al déficit hídrico. Se desarrolló un trabajo en la zona oriental de Colombia donde se determinó, mediante la evaluación ecofisiológica, el impacto que tiene la época seca en el cultivo de palma de aceite. En la zona central se desarrollaron 3 trabajos: i) Mediante la técnica de medición de flujo de savia se determinó el consumo de agua por parte de la palma de aceite. ii) Se evaluó la respuesta ecofisiológica a épocas contrastantes en palmas adultas de 11 cultivares comerciales de palma de aceite. iii) En casa de mallas se evaluó la respuesta de variables fisiológicas y bioquímicas de 11 cultivares comerciales de palma en estado juvenil sometidos a cuatro tensiones hídricas del suelo. De acuerdo a estos experimentos se encontró que: i) La palma de aceite tiene una transpiración promedio de $1,15 \text{ mmdía}^{-1}$ bajo las condiciones de estudio. ii) se evidenció que la época seca afecta significativamente a la palma

de aceite ocasionando una reducción en la tasa fotosintética y en la tasa transpiratoria de la palma hasta de un 70%. iii) La variabilidad genética de los cultivares comerciales de palma de aceite evaluados muestra una respuesta ecofisiológica diferencial respecto a la época de medición, siendo los cultivares IRHO 1001, IRHO 1401, Corpoica, Unilever y el híbrido OxG 2783 los que mostraron un alto potencial para afrontar periodos secos. iv) Mediante la evaluación en casa de mallas se logró determinar que los cultivares IRHO 7001 e IRHO1001 presentaron el mayor grado de tolerancia al déficit hídrico, motivo por el cual son los cultivares que mayor uso potencial tienen para ser sembrados en las zonas del país con limitaciones hídricas. Adicionalmente, se generó una metodología¹ de selección temprana de cultivares con tolerancia al déficit hídrico, herramienta que puede llegar a disminuir significativamente los tiempos en los procesos de mejoramiento genético de palma de aceite.

Palabras clave: palma de aceite, ecofisiología, estrés hídrico, productividad, fitomejoramiento, cambio climático.

¹ Desarrollo de una metodología para la selección temprana de cultivares de *Elaeis guineensis* Jacq., según su respuesta al estrés por déficit hídrico (2017). *Ceniavances*, 186, 1–8 - Anexo 1.

Abstract

Colombia is the fourth-largest producer of palm oil in the world with a share of 2.4% of global production and is expected to reach 9% in the medium term. That has led the Colombian palm sector to promote productivity through strategies that overcome crop limitations. Environmental limitations to the crop, such as water deficit, have a marked effect on yield, which added to climate change and the increase in desertification process zones envision a critical scenario for agriculture. Which is why it is necessary to determine whether there are commercial cultivars of oil palm with tolerance to water deficit; mainly to promote its use in areas with limiting water conditions. Solving questions such as: What is the water consumption of the palm? What is the impact of the dry season on the cultivation of oil palm? How to discriminate cultivars of oil palm with tolerance to water deficit? Allow us to have a sustainable development path for the palm growers in such a way that they can overcome the uncertainty created by climate change. In this thesis, four studies were developed to answer these questions with the aim of finding commercial cultivars of oil palm with tolerance to the water deficit; with focus on cultivars already planted in Colombia. The initial work was carried out in the eastern of Colombia, where the impact of the dry season on oil palm crops was determined through an ecophysiological evaluation. Later, in the central zone, three works were developed. i) By using a method of sap flow measurement, the water intake by oil palms was defined. ii) The ecophysiological response to contrasting epochs in adult palms of 11 commercial oil palm cultivars was evaluated. iii) The response of physiological and biochemical variables was evaluated on 11 seedling commercial palm cultivars subjected to four soil water tensions. According to these experiments, it was found that: i) The oil palm has an averaged transpiration of 1.15 mm.day⁻¹ under the study conditions. ii) It was evidenced that the dry season significantly affects the oil palm causing a reduction in the photosynthetic rate and the transpiratory rate of the palm up to 70%. iii) The genetic variability of the commercial oil palm cultivars evaluated shows a differential ecophysiological

response concerning the time of measurement, the cultivars IRHO 1001, IRHO 1401, Corpoica, Unilever, and the hybrid OxG 2783 are the ones that showed a high potential to face dry seasons. iv) through an evaluation in the mesh house, it was possible to determine that the cultivars IRHO 7001 and IRHO1001 had the highest degree of tolerance to water deficit. Thus, its use is recommended in areas of the country with water limitations. Additionally, a methodology of early selection of cultivars with tolerance was generated; this tool will significantly diminish the time of the breeding processes of oil palm.

Keywords: oil palm, ecophysiology, water stress, productivity, plant breeding, climate change

Capítulo 1. Introducción general

La palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq) es la especie oleaginosa que mayor cantidad de aceite produce por unidad de superficie, alcanzando rendimientos de 3 a 10 toneladas de aceite por hectárea/año (potencial de $18 \text{ t.ha}^{-1}.\text{año}^{-1}$), razón por la cual se ha catalogado como el cultivo económicamente más promisorio para América (zona tropical). Colombia participa con el 2,4% de la producción global de aceite de palma, ubicándose en el cuarto lugar de productores a nivel mundial, condición que ha permitido considerarlo como un cultivo estratégico a nivel social y económico en el país.

Los beneficios socioeconómicos del cultivo de palma de aceite en Colombia han sido el principal motor para establecer políticas gremiales, las cuales proyectan un desarrollo en el sector palmicultor colombiano capaz de lograr una participación del 9% de la producción mundial en un mediano plazo. Por esta razón, la política del gobierno nacional ha sido promover el incremento en las siembras del cultivo de palma de aceite como estrategia para el desarrollo de zonas deprimidas, con problemas de violencia o de sustitución de cultivos ilícitos.

Para lograr exitosamente el crecimiento proyectado, el sector palmicultor de Colombia ha venido invirtiendo en investigación, desarrollo e implementación de nuevas tecnologías que conduzcan a solucionar las problemáticas asociadas al cultivo tales como el manejo de plagas y enfermedades, incremento en la producción, generación de cultivares tolerantes a factores bióticos y abióticos, entre otros. Esta tarea ha sido delegada a la Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite -Cenipalma-, actuando como el brazo científico del gremio palmero colombiano junto con instituciones educativas superiores, centros de investigación como Agrosavia y palmicultores como aliados estratégicos.

Uno de los grandes retos que tiene Cenipalma es reducir la brecha de productividad que se presenta en el país. Si bien es cierto que aumentar el área de siembra, con apoyo de políticas

nacionales, es un camino para incrementar la producción, no es el único para alcanzar niveles altos de rentabilidad, toda vez que se puede potencializar la productividad encontrando la mejor relación genotipo-ambiente de los diferentes cultivares de palma que se siembran actualmente en Colombia. En consecuencia, es necesario avanzar en el mejoramiento de cultivares que respondan eficientemente a cada una de las regiones donde se siembra la palma, todo esto siempre acompañado de un buen manejo agronómico que establezca las mejores condiciones para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Dentro de los factores abióticos que más limitan la productividad de la palma de aceite en Colombia está el recurso hídrico. Eventos prolongados de déficit hídrico llegan a generar reducciones de hasta el 40% en la producción de aceite de palma. Es así como en Colombia existen zonas que pueden presentar, en un año, hasta 8 meses de bajas a escasas precipitaciones. Además, en estos casos acceder a distritos de riego o a sistemas de riego eficientes para suplir esta carencia no es posible, pues son elevadamente costosos. El uso de esas herramientas es poco viable, especialmente para los productores a pequeña escala que representan el 63% a nivel nacional, por lo que el déficit hídrico es un enorme problema para la palmicultura en Colombia.

1.1 Generalidades de la palma de aceite

La palma de aceite o palma africana (*E. guineensis*) es una planta tropical propia de climas cálidos. Es una monocotiledónea que pertenece a la familia Arecaceae, género *Elaeis*, de acuerdo con el *Missouri Botanical Garden e Index Kewensis*, en este género se encuentran dos especies: *E. guineensis*, y *E. oleífera*. Este tipo de palmeras son monoicas, con tronco solitario de 10 – 20 m de altura y 30 – 60 cm de diámetro cubierto de cicatrices de las hojas viejas. Las hojas son pinnadas de 4 – 5 m de longitud, con 100-150 pares de folíolos de 50 – 100 cm de longitud, y cuenta con su nervio central marcado. En el caso de *E. guineensis* los folíolos se insertan en el raquis en varios planos, dándole a la hoja aspecto plumoso; sin embargo, para *E. oleífera* la inserción es en un solo plano. En ambas especies las hojas son de color verde oscuro. Sumado a lo anterior, el pecíolo es de 1 – 1,5 m de longitud y los folíolos de la base son convertidos en espinas con fibras. La palma presenta una organización foliar (filotaxia) en espiral con las hojas a la derecha o hacia la izquierda. Existen ocho espirales y los números de los rangos de las hojas de un mismo espiral van de ocho en ocho de esta forma, las hojas números 1, 9, 17 y 25 están en una misma línea curva llamada espiral. Por otra parte, la inflorescencia es corta pero muy densa, tiene una longitud de 10 – 30 cm y nace de las axilas

de las hojas inferiores. Los frutos son ovoides, muy abundantes, dispuestos en racimos con brácteas puntiagudas y dependiendo la especie varía el color de un matiz rojizo a verde oscuro. Sus frutos alimentan muchas aves, mamíferos arborícolas, voladores y rastreros, así como gran variedad de entomofauna.

1.2 El cultivo de palma de aceite en Colombia

La palma de aceite alcanzó a nivel mundial un área de siembra cercana a las 17,32 millones de hectáreas (Khatun *et al.*, 2017), de las cuales Colombia participa con 0,530 millones de hectáreas, que se encuentran distribuidas en cuatro regiones productoras (Fedepalma, 2018) de la siguiente manera: I. Zona Oriental: ubicada en los departamentos del Meta, Cundinamarca, Casanare, Vichada y Arauca, con presencia en 36 municipios y comprendiendo un área de 207.335 ha; II. Zona Norte: ubicada en los departamentos de Antioquia (región norte), Atlántico, Bolívar (región norte), Cesar, Chocó, Córdoba, La Guajira, Sucre y Magdalena, con presencia en 59 municipios y comprendiendo un área de 126.100 ha; III. Zona Central: ubicada en los departamentos de Antioquia (región sur), Bolívar (región sur), Caldas, Cesar, Cundinamarca, Norte de Santander y Santander, con presencia en 37 municipios y comprendiendo un área de 163.412 ha; IV. Zona Sur Occidental: ubicada en los departamentos de Nariño, Caquetá y Cauca, con presencia en 3 municipios y comprendiendo un área de 20.113 ha.

Colombia es el primer productor latinoamericano de aceite de palma y de palmiste y es el cuarto a nivel mundial. En lo referente a las variaciones interanuales (2016 – 2017) de áreas utilizadas para el cultivo de palma, el área total creció el 1%, el área en desarrollo se contrajo en 5% y el área en producción creció 5%. Por otra parte, el rendimiento promedio nacional de aceite de palma crudo fue de 3,8 t.ha⁻¹ en 2017 y en lo que respecta a la comercialización nacional del aceite de palma colombiano, durante 2017 se registraron ventas en el mercado local de 813.350 toneladas. Estimaciones de Fedepalma a partir de cifras del DANE muestran que en 2017 el sector de la palma de aceite tuvo una participación del 11% en el PIB agrícola nacional y del 7% en el referente agropecuario (Fedepalma, 2018)

La agroindustria de la palma generó, para el año 2016, alrededor de 64.000 empleos directos y se estima que los indirectos correspondieron a 128.000 (Agronet, 2017). Generalmente las plantaciones de palma de aceite están ubicadas en zonas de muy baja densidad demográfica, en promedio un habitante por cada 3,7 hectáreas y estas generan alrededor de un empleo

directo por cada 8,67 hectáreas. En consecuencia, el crecimiento sostenido de cultivos, como la palma de aceite, se erige como una alternativa lícita que brinda buenas condiciones de vida al personal vinculado. Se ha reportado, (Pirker, Mosnier, Kraxner, Havlík, y Obersteiner, 2016), que los cultivos permanentes, como la palma de aceite, otorgan mejores condiciones al trabajador rural, además que su desarrollo sostenible busca cumplir con necesidades del presente sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades. Sumado a lo anterior, las empresas palmeras en Colombia tienden a beneficiar a los habitantes de sus áreas de influencia mediante: I. Inversiones en salud y educación, II. Apoyo a la organización de cooperativas de trabajadores rurales, que prestan servicios a las empresas palmeras y III. Desarrollo de alianzas productivas (Mosquera y García, 2005).

Colombia ha utilizado semillas de palma de aceite predominantemente importadas de Malasia, Zaire, Nigeria, Costa Rica, Costa de Marfil, Indonesia y Papua Nueva Guinea, las cuales han sido desarrolladas para las condiciones ambientales de esas zonas productoras (Rey *et al.*, 2004) y de las cuales no se saben los requerimientos ambientales específicos, ni se ha caracterizado su respuesta a los factores limitantes del crecimiento, desarrollo y productividad que pudieran presentarse en Colombia. El resultado de su uso en el país son variaciones significativas en el rendimiento, debido a las condiciones ambientales de las diferentes zonas palmeras y por el desconocimiento respecto a la relación genotipo-ambiente, y de los óptimos ecofisiológicos de cada cultivar. De otro lado, y en respuesta a la necesidad de tener cultivares adaptados a las condiciones del país, Cenipalma inició un programa de mejoramiento genético que va a permitir la obtención, evaluación y conservación de nuevos cultivares bajo las condiciones ambientales y edáficas de Colombia (Rey *et al.*, 2003). Dentro de las actividades que ha desarrollado Cenipalma en su programa de mejoramiento, el Centro ha colectado semillas silvestres, es decir, ha prospectado palmas en estado no cultivado. Las plantas germinadas y sembradas constituyen colecciones de trabajo de *E. guineensis* procedentes de Angola y Camerún, como también de la especie *E. oleifera* procedentes del Amazonas, las cuales serán usadas para la obtención de cultivares que sean apropiados para las zonas palmeras de Colombia (Arias *et al.*, 2013; Arias *et al.*, 2012; Montoya *et al.*, 2005; Rey *et al.*, 2004)

Frente a la expansión del área sembrada y ante la necesidad de mejorar el rendimiento del cultivo, se presenta una limitación en el conocimiento, respecto a la ausencia de caracterizaciones ecofisiológicas de cultivares importados, nacionales, de las accesiones de las colecciones de trabajo y de los cultivares que espera liberar Cenipalma. Al sembrar la palma de

aceite bajo ambientes tan diversos a los que se pueden encontrar en las diferentes zonas palmeras de Colombia, algunos genotipos, incluyendo los cultivares comerciales, tienen mejor crecimiento y productividad en unas zonas, pero en otras no. Cuando se siembran las plantas sin tener un conocimiento previo de la forma cómo responden a las variaciones hídricas y edáficas, es muy probable que no se presente la relación eficiente entre el genotipo y el ambiente, ni se logre el máximo de productividad, debido a que la planta no está bajo las condiciones óptimas para su desarrollo. Por el contrario, si los genotipos han sido caracterizados respecto a su respuesta a los cambios ambientales y se conocen sus óptimos ecofisiológicos y su respuesta a las limitaciones hídricas y edáficas, se pueden tomar decisiones acertadas acerca de los cultivares más indicados para cada zona, dependiendo de los límites que imponen las condiciones agroambientales y de la forma cómo la planta es capaz de responder a esas variaciones.

El resultado de siembras programadas basadas en el conocimiento de los óptimos ecofisiológicos que permitan un manejo varietal de las limitaciones hídricas y edáficas será un mejor comportamiento fisiológico de la planta traducido en una mayor productividad y en incrementos en los rendimientos con menores costos de producción.

En la mayoría de las regiones donde se cultiva la palma de aceite se presentan periodos secos a través del año, los cuales pueden durar de 3 a 8 meses, dependiendo de las condiciones climáticas propias de cada región (Mejía, 2000). A excepción de la Zona Sur Occidental, estos periodos secos influyen sobre la producción de la palma de aceite reduciéndose significativamente, debido a que uno de los efectos del déficit hídrico es producir una variación en la proporción de inflorescencias masculinas y femeninas, provocando una mayor emisión de inflorescencias masculinas y reduciendo la emisión de inflorescencias femeninas (Corley *et al.*, 1973).

Las alternativas de manejo relacionadas con sistemas de riego para reducir el impacto a la sequía, teniendo en cuenta que son grandes extensiones sembradas, implican una alta inversión económica, además de una exigencia de los criterios técnicos para la selección de estos sistemas (Hoffmann *et al.*, 2017; Khatun *et al.*, 2017). Lo anterior se convierte en una debilidad para el pequeño palmicultor, sumado a que se presenta deficiencia en la disponibilidad del recurso hídrico debido al deterioro de las cuencas hidrográficas (Domínguez *et al.*, 2008).

1.3 Objetivos del trabajo

El estudio se centró en determinar cultivares comerciales de palma de aceite usados en Colombia con tolerancia al déficit hídrico que sean los más adecuados para zonas con condiciones limitantes de agua. Los objetivos específicos fueron:

1. Caracterizar la respuesta ecofisiológica de cultivares de palma de aceite bajo diferentes niveles de déficit hídrico en condiciones de campo y casas de mallas.
2. Determinar la respuesta de osmolitos (prolina y azúcares reductores) en cultivares comerciales de palma bajo diferentes niveles de déficit hídrico en condiciones de campo y casas de mallas.
3. Determinar la respuesta de enzimas antioxidantes (SOD, APX y CAT) en cultivares comerciales de palma bajo diferentes niveles de déficit hídrico en condiciones de casas de mallas.

1.4 Hipótesis

Esta investigación, desarrollada en Cenipalma, con la financiación del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) y el apoyo del Fondo de Fomento Palmero (FFP), partió de la siguiente hipótesis:

“La variabilidad genética de los cultivares comerciales usados en Colombia permite que las palmas desarrollen una reprogramación metabólica para su supervivencia, crecimiento y producción bajo condiciones de déficit hídrico”.

A partir de la visión en **Biotecnología verde** aplicada a procesos agrícolas se abordaron las siguientes preguntas de investigación:

- ¿Cuál es el consumo de agua por parte de la palma?
- ¿Cuál es el impacto de la época seca sobre el cultivo de palma de aceite?
- ¿Cómo discriminar cultivares de palma de aceite con tolerancia al déficit hídrico?

1.5 Contribución del trabajo

Los resultados de este trabajo, enmarcados en un proceso de generación de conocimiento, enfocados en la innovación y materializados en una metodología de selección, son las claves de la contribución del trabajo desarrollado. En cuanto a la generación de conocimiento se reconoce la publicación de 3 artículos en revistas indexadas presentados como capítulos de esta tesis, de igual manera se tienen dos documentos completos para ser sometidos a revistas indexadas. Adicional y transversalmente, el doctorando fungió como asesor de trabajos derivados de su tesis, razón por la cual se produjeron 3 artículos complementarios publicados y varias presentaciones en congresos nacionales e internacionales realizando una divulgación de los resultados. De igual manera, el desarrollo de este trabajo fue la partida de una tesis de maestría (Aproximación proteómica del material IRHO 7001 de palma de aceite *Elaeis guineensis* Jacq. en condiciones de déficit hídrico (2013), Pérez Mora, Walter Hernando) y de una tesis de doctorado (Caracterización de genes relacionados con las respuestas de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) al estrés hídrico (2015), Seyed Mehdi Jazayeri)

Por otra parte es evidentemente la existencia de diversos grupos de investigación en Colombia y en el mundo que han trabajado en la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite y que desde diferentes perspectivas han dado aportes al conocimiento sobre la respuesta de la palma a este fenómeno que genera pérdidas en el cultivo. En este trabajo se contribuye sinérgicamente al conocimiento que se ha venido consolidando a nivel global, y como uno de los mayores aportes esta la generación de una de las primeras metodologías de selección temprana en palma de aceite, herramienta que ha sido fundamental para el programa de mejoramiento de Cenipalma, que está siendo utilizada en la búsqueda de cultivares con alta tolerancia al déficit hídrico.

Adicionalmente, en reuniones gremiales y espacios académicos se han mostrado los resultados a palmicultores sobre los cultivares que mostraron mayor tolerancia al déficit hídrico en este trabajo y su potencial ante el déficit hídrico y las bondades de sembrarlo en zonas con limitaciones hídricas, razón por la cual se ya se han realizado siembras en grandes extensiones de estos cultivares en la zona norte de Colombia, tanto en plantaciones comerciales como en el Campo Experimental Palmar de la Sierra.

1.6 Descripción general de las publicaciones

Publicaciones presentadas como capítulos de esta disertación.

Capítulo 3:

❖ **Estimation of Transpiration in Oil Palm (*Elaeis Guineensis* Jacq.) with the Heat Ratio Method (Anexo 2)**

Bayona-Rodríguez, C.J., Romero, H.M.

Publicado en: *Agronomía Colombiana* (2016), 34 (2):172–78.

doi:10.15446/agron.colomb.v34n2.55649.

Capítulo 4:

❖ **Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia (Anexo 3)**

Bayona-Rodríguez, C.J., Ochoa-Cadavid, I., Romero, H.M.,

Publicado en: *Agronomía Colombiana* (2016). 34 (3): 329–335.

doi:10.15446/agron.colomb.v34n3.55565

❖ **Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons (Anexo 4)**

Bayona-Rodríguez, C.J., Romero, H.M.

Publicado en: *Australian Journal of Crop Science* (2019) 13 (3): 424–432.

doi:10.21475/ajcs.19.13.03.p1354

Otras publicaciones resultados de este trabajo:

❖ **Relaciones hídricas en ocho materiales de palma de aceite en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína**

Bayona, C.J., Ayala, I.M., Romero, H.M.

Publicado en: *Ceniavances* (2007), número 153: 1–4.

- ❖ **Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit**

Rivera, Y., Moreno, L., Bayona, C.J., Romero, H.M.

Publicado en: Brazilian Journal of Plant Physiology (2012). 24: 273–280

- ❖ **Desarrollo de una metodología para la selección temprana de cultivares de *Elaeis guineensis* Jacq., según su respuesta al estrés por déficit hídrico (Anexo 1)**

Caicedo, A., Guataquira, S., Bayona, C.J., Pardo, A., Ruiz, R., Romero, H.M.

Publicado en: Ceniavances (2017), Numero 186: 1–8.

1.7 Desarrollo de la tesis

Esta disertación abarca seis capítulos, siendo el primer capítulo una introducción general; el segundo capítulo es un manuscrito de revisión de literatura sobre los mecanismos que se han descrito, y de los avances en diferentes frentes que tiene la palma de aceite en la respuesta al estrés hídrico; el capítulo tres es un manuscrito publicado en el que se presenta información sobre el comportamiento de la transpiración en la palma de aceite, que es uno de los parámetros más sensibles al déficit hídrico; el capítulo cuatro está compuesto por dos manuscritos publicados, en los que se presenta la información de evaluaciones ecofisiológicas en cultivares de palma de aceite bajo condiciones de campo en siembras comerciales en dos regiones del país, las evaluaciones se realizaron en épocas climáticas contrastantes para observar la respuesta de los cultivares a la disponibilidad de agua; el capítulo cinco es un manuscrito bajo condiciones controladas sobre la respuesta de cultivares de palma de aceite al déficit hídrico y el análisis de las variables diagnósticas que permiten discriminar cuáles son cultivares los cultivares potencialmente tolerantes al evento estresante; finalmente en el sexto capítulo se presenta una discusión general con las conclusiones finales del trabajo y unas recomendaciones para futuras investigaciones.

1.8 Referencias

Agronet. (2017). Cadena de palma de aceite. Retrieved from <http://www.agronet.gov.co>

Arias, D., González, M., Prada, F., Restrepo, E., y Romero, H. (2013). Morpho-agronomic and molecular characterisation of oil palm *Elaeis guineensis* Jacq. material from Angola. *Tree*

Genetics y Genomes, 9(5), 1283–1294. <http://doi.org/10.1007/s11295-013-0637-5>

Arias, D., Montoya, C., Rey, L., y Romero, H. (2012). Genetic similarity among commercial oil palm materials based on microsatellite markers. *Agronomía Colombiana*, 30(2), 188–195.

Corley, R. H. V., Hardon, J., y Ooi, S. (1973). Some evidence for genetically controlled variation in photosynthetic rate of oil palm seedlings. *Euphytica*, 22, 48–55.

Domínguez, E., Rivera, H., Vanegas, S., y Moreno, P. (2008). Relaciones demanda-oferta de agua y el índice de escasez de agua como herramientas de evaluación del recurso hídrico Colombiano. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32(123), 195–212.

Fedepalma. (2018). Anuario Estadístico 2013 - 2017 La agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo, 2018. Retrieved from <https://publicaciones.fedepalma.org/index.php/anuario/issue/view/1408>

Hoffmann, M. P. P., Donough, C. R. R., Cook, S. E. E., Fisher, M. J. J., Lim, C. H. H., Lim, Y. L. L., Oberthür, T. (2017). Yield gap analysis in oil palm: Framework development and application in commercial operations in Southeast Asia. *Agricultural Systems*, 151, 12–19. <http://doi.org/10.1016/j.agsy.2016.11.005>

Khatun, R., Reza, M. I. H., Moniruzzaman, M., y Yaakob, Z. (2017). Sustainable oil palm industry: The possibilities. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 76: 608–619. <http://doi.org/10.1016/j.rser.2017.03.077>

Mejía, J. (2000). Consumo de agua por la palma de aceite y efectos del riego sobre la producción de racimos, una revisión de literatura. *Revista Palmas*, 21, 51–58.

Montoya, C., Arias, D., Rey, L., y Rocha, P. J. (2005). Caracterización molecular de materiales *Elaeis guineensis* Jacq. Procedentes de Angola. *Fitotecnia Colombiana*, 5(2), 1–10.

Mosquera, M., y García, E. (2005). Impacto social de la agroindustria de palma de aceite. *Revista Palmas*, 26(42), 11–20.

Pirker, J., Mosnier, A., Kraxner, F., Havlík, P., y Obersteiner, M. (2016). What are the limits to oil palm expansion? *Global Environmental Change*, 40, 73–81. <http://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.06.007>

Rey, L., Ayala, I. M., Ruiz, R., Gómez. P. L., Reyes, A., Martínez, D.M. (2004). Evaluación y selección de materiales Dura en plantaciones comerciales de palma de aceite *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Palmas*, 25 (Nº Especial), 330–338.

Capítulo 2. Mecanismos asociados a la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite

El agua es el principal factor limitante ecológico de la explotación agrícola. Bajo condiciones de déficit hídrico las disminuciones en el desempeño de los cultivos pueden ser regidas por un descenso en las tasas de fotosíntesis. En ambientes tropicales, los efectos del déficit hídrico son agravados por las altas temperaturas y especialmente por la alta radiación. En sentido estricto, sequía es el término meteorológico que se refiere a aquellos periodos donde la precipitación no es suficiente para mantener la demanda de evapotranspiración, y se considera una circunstancia bajo la cual las plantas sufren una reducción del crecimiento y de producción por causa de insuficientes recursos hídricos. Es relevante determinar cómo las especies vegetales de interés para la humanidad responden al déficit hídrico, toda vez que es una realidad el cambio climático y los procesos de desertificación que está sufriendo el planeta.

2.1 Mecanismos asociados a la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite, una revisión de literatura.

2.1.1 Resumen

Un problema asociado al cambio climático son los efectos negativos sobre las tierras cultivables. En efecto existe una preocupación mundial por el incremento de regiones afectadas por la desertificación, sobre todo aquellas zonas donde se encuentran especies de interés alimenticio. Esta situación ha promovido investigaciones que se orientan a encontrar respuestas sobre la forma en que las plantas interactúan, de manera eficiente, en ambientes con características desfavorables, en particular con mayor interés en lo relacionado con el estrés hídrico. Los programas de investigación en mejoramiento genético son los principales interesados en encontrar e identificar los mecanismos y características que permiten a las plantas manifestar algún grado de tolerancia al déficit hídrico. Muchas características morfofisiológicas han sido descritas y con el avance de la tecnología se ha venido profundizando sobre los aspectos de la regulación genética y sus componentes moleculares, haciendo cada vez más preciso y profundo el conocimiento de los mecanismos utilizados por las plantas para adaptarse a los ambientes adversos. En este documento se mostraran algunos de los tópicos que se han estudiado sobre estrés hídrico y cómo han sido aplicados a tolerancia en palma de aceite, teniendo en cuenta que es el cultivo oleaginoso más importante del mundo, y adicionalmente porque se encuentra en regiones donde el cambio climático está modificando los regímenes hídricos.

Palabras clave: Sequía, ecofisiología vegetal, bioprospección.

2.1.2 Introducción

En la última década, la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) se ha convertido en el cultivo oleaginoso más importante del mundo, aporta casi el 30% de los requerimientos mundiales de aceites vegetales comestibles (Rhebergen *et al.*, 2016). La mayoría de las poblaciones silvestres de palma de aceite habitan en tierras bajas tropicales con una precipitación media anual de aproximadamente 1780-2280 mm y una temperatura que oscila entre 24 y 30°C, por lo que la mayoría de cultivos son generalmente sensibles al déficit hídrico (Barcelos *et al.*, 2015). A pesar de ello, es un cultivo que generalmente produce altos rendimientos de aceite y muestra una asombrosa plasticidad agronómica (Rival, 2017).

Los principales problemas abióticos, como el estrés hídrico (déficit y anegamiento) y las altas temperaturas son las limitaciones más graves para la producción mundial de aceite de palma y se prevé que estas empeorarán con el cambio climático (Murugesan *et al.*, 2017). No obstante, existe una gran variación en los recursos genéticos de la palma de aceite para rasgos deseables, que pueden ser explotados con el fin de desarrollar cultivares tolerantes a diferentes tipos de estrés. Es por esta razón que son necesarias acciones multidisciplinarias relacionadas con las ciencias de la vida tales como genética, genómica estructural y funcional, fisiología, ecofisiología, bioquímica, desarrollo y biología celular, agronomía, fitopatología, entomología, modelado arquitectónico e integración de datos que conlleven a potenciar el recurso genético existente (Hospes *et al.*, 2017; Rival, 2017)

2.1.3 Estrés hídrico

El agua es requerida como un medio para todas las actividades bioquímicas no solo de las plantas sino de todos los organismos vivos (Xiong and Zhu, 2002), y ha sido considerada el principal factor ecológico limitante de la explotación agrícola junto con otros componentes abióticos (salinidad, temperatura, radiación, etc.). Actualmente, la escasez de agua se considera una amenaza grave para la supervivencia de la humanidad, pues al proyectar el uso anual de agua a nivel mundial, se estima este llegará a 6,9 billones de metros cúbicos para 2030, siendo un 40% más de lo que puede proporcionar el suministro de agua disponible (Bodner *et al.*, 2015).

Por otra parte, las plantas de manera natural están sometidas a factores bióticos y abióticos, los cuales en el momento que son potencialmente desfavorables para ellas, generan estrés (Lichtenthaler, 1996). Los diferentes tipos de estrés pueden causar daños en los organismos vegetales. Sin embargo, y de forma opuesta, esas condiciones logran estimular a las plantas para que adquieran tolerancia sobre el evento estresante. Las estrategias utilizadas por las plantas se han dividido de manera clásica en tres mecanismos: i) Escape, donde el organismo ajusta su ciclo biológico de tal manera que lo cumpla en poco tiempo, coincidiendo con las condiciones desfavorables; ii) Evitación, cuando la especie “evade” de alguna manera al factor estresante por ejemplo la defoliación en periodos secos; iii) Tolerancia, el momento en que el organismo convive con el factor estresante (Larcher, 2003). De tal manera, que estas estrategias no son excluyentes unas de otras, y por el contrario, las plantas pueden combinarlas en diferentes rangos (Chaves *et al.*, 2003)

En el caso específico de estrés por déficit hídrico, se propone que la tolerancia debe provocar en las plantas una reprogramación metabólica y expresión genética que permita generar un equilibrio entre crecimiento, desarrollo y supervivencia (Mazzucotelli *et al.*, 2008). Para comprobar esta hipótesis se ha avanzado en el conocimiento responsivo de las plantas ante este factor limitante, encontrando que los organismos vegetales exponen un amplio rango de respuestas, dentro de los cuales se presentan: i) Cambios morfológicos, ii) Variaciones en las tasas de transpiración y fotosíntesis, iii) Cambios metabólicos, entre otros (Casadebaig *et al.*, 2008; Kouressy *et al.*, 2008; Nunes *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2008; Zhu, 2002)

Muchos de los cambios que realizan las plantas en respuesta al déficit hídrico se han estudiado ampliamente. No obstante, el desarrollo de herramientas biotecnológicas está permitiendo profundizar en los mecanismos de adaptación, los cuales incluyen la activación de rutas de señalización, sumado a respuestas celulares como la producción de proteínas de estrés, síntesis de antioxidantes y acumulación de solutos compatibles (Bray, 2002; Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Vendruscolo *et al.*, 2007). Además de tener como un factor importante la regulación espacial y temporal de patrones de expresión de genes específicos para entender claramente la adaptación de las plantas al estrés abiótico (Venkateswarlu *et al.*, 2012). Este conocimiento ha permitido, entre otros propósitos, incrementar los niveles de producción de diferentes cultivos, y generar el desarrollo de investigaciones encaminadas a modelar el uso potencial de variedades en ambientes estresantes y la optimización del recurso hídrico en función del aumento productivo (Daryanto *et al.*, 2017; Mwadzingeni *et al.*, 2016)

2.1.4 Respuestas al estrés hídrico.

El primer paso para activar una respuesta a una señal ambiental (por un déficit de agua) es su percepción por receptores específicos. Tras generar el estímulo, estos receptores inician o suprimen una respuesta en cascada para transmitir la información a través de una ruta de transducción de señal (Chaves *et al.*, 2003). Para la respuesta a la sequía es útil distinguir las señales de estrés primario de las señales secundarias. La señal principal causada por la sequía es el estrés osmótico, los efectos secundarios de la sequía incluyen estrés oxidativo; daño a componentes celulares tales como lípidos de membrana, proteínas y ácidos nucleicos; y la disfunción metabólica. Aunque algunas respuestas celulares se derivan de señales de estrés primario, otras surgen principalmente de señales secundarias, por lo tanto, la sequía tiene señales únicas y superpuestas (Zhu, 2016).

De manera generalizada, se han propuesto modelos de la respuesta al estrés hídrico, por ejemplo, Zargar y colaboradores (2017) presenta uno de ellos, en donde se divide la respuesta en 4 niveles: i) Respuesta fisiológica, ii) Respuesta bioquímica, iii) Respuesta molecular y iv) Respuesta morfológica (Figura 2-1). En este esquema se observa cómo ese tipo de respuestas están estrechamente asociadas, y a su vez, todas conllevan a la tolerancia al déficit hídrico. Una característica importante en la respuesta a la sequía, que principalmente está ligada a la señal primaria (hiperosmótica) es la acumulación del ácido abscísico (ABA), la cuál desempeña un papel importante en diferentes respuestas adaptativas en las plantas (Fujita *et al.*, 2011; Huang *et al.*, 2012; Zhu, 2016).

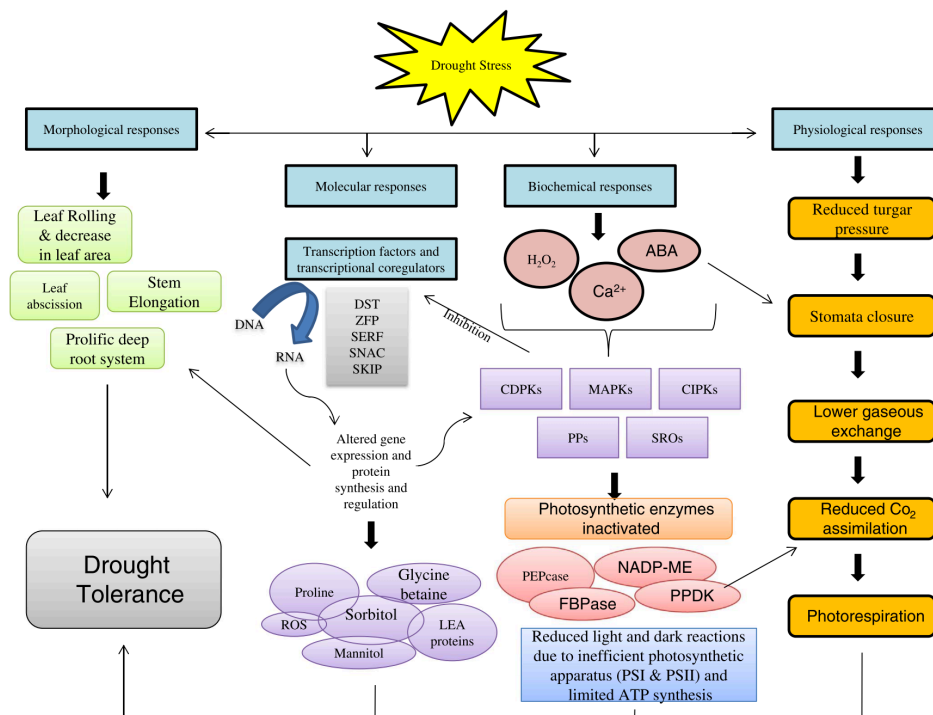


Figura 2-1. . Mecanismos que las plantas utilizan para resistir condiciones adversas de estrés por sequía. DST: tolerancia a la sequía y la salinidad, ZFP: factor de transcripción de dedos de zinc, SERF: factor de respuesta sérica, SNAC: factor de transcripción NAC sensible al estrés, SKIP: proteína de interacción-SKI, ROS: especies reactivas de oxígeno, LEA: proteínas abundantes de embriogénesis tardía, ABA: ácido abscísico, CDPK: proteína quinasas dependientes de calcio, PP: proteínas fosfatasa, SRO: similar a RCD-ONE, MAPK: proteína quinasas activadas por mitógenos, CIPK: proteína quinasas que interactúan con CBL, PPDK: piruvato fosfato dikinasas, PEPcase: fosfoenol piruvato carboxilasa, FBPasa : fructosa 1,6-bisfosfatasa, NADP-ME: enzima málica NADP. Tomado de Zargar *et al.*, (2017)

2.1.5 Respuesta fisiológica

El déficit hídrico impacta fuertemente la fisiología de la palma. Se ha observado que la falta de agua ocasiona el cierre de los estomas a medio día (Dufrene and Saugier, 1993; Henson and Mohd Haniff, 2005; Smith, 1989) incremento de la temperatura foliar (Henson *et al.*, 2005), reducción de la tasa fotosintética y de transpiración (Bayona *et al.*, 2016; Bayona y Romero, 2016), reducción en el contenido de aceite en el mesocarpio (Ruíz, 2005), alteración en los procesos de maduración de racimos (Cros *et al.*, 2013) y cambio en la relación de sexos en las inflorescencias (Adam *et al.*, 2011; Tiemann *et al.*, 2018)

A raíz de estos problemas, se han venido desarrollando investigaciones en las que se buscan cultivares con capacidad de tolerar la sequía. En su mayoría, los trabajos se realizan bajo condiciones controladas y sobre plántulas, observando una respuesta diferencial entre códigos de palmas con características de tolerantes y de susceptibles respecto al intercambio de gases y el potencial hídrico. Se ha evidenciado que los cultivares con tolerancia a la sequía presentan menos estomas abiertos, mayor potencial hídrico foliar y menos daño en las membranas celulares durante la sequía, mejorando las tasas fotosintéticas y manteniendo una transpiración aceptable, mientras que los susceptibles presentan disminuciones de hasta un 75% en el intercambio de gases bajo un estrés severo (Jazayeri *et al.*, 2015; Rivera *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2016; Suresh *et al.*, 2010).

Por otra parte, son pocos los reportes de investigaciones en tolerancia al déficit hídrico bajo condiciones de campo, debido esencialmente a lo que implica tener diseños experimentales en grandes extensiones. Por ejemplo, el trabajo de Henson and Mohd Haniff (2007), reporta el efecto de la sequía en plantaciones de Malasia, y esto ha dado algunas indicaciones útiles sobre la capacidad que tiene la palma de aceite para afrontar períodos secos intermitentes a corto plazo. De igual manera, en otro trabajo se aprecia el efecto que tienen los periodos secos sobre el intercambio de gases y los potenciales hídricos en palmas bajo condiciones comerciales (Bayona-Rodríguez *et al.*, 2016) evidenciado una reducción significativa entre lotes con riego y lotes sin riego. Vale la pena destacar que tales resultados se obtuvieron en ensayos que no fueron diseñados específicamente para la evaluación de la tolerancia a la sequía, por lo que los diseños de los ensayos deben complementarse aumentando la diversidad genética a explorar y diseñando ensayos específicos de resistencia a la sequía para generar uno o más criterios de selección (Rival, 2017).

Otra característica importante que se ha evaluado y se ha considerado de interés, debido a que puede aumentar la tolerancia a la sequía en palma de aceite, es el desarrollo de la raíz. Nodichao y colaboradores (2011) evidenciaron que un presunto genotipo de palma tolerante presentaba una longitud de raíz total, una superficie de raíz total y una relación de extracción potencial de agua de raíz mayor que los genotipos susceptibles.

2.1.6 Respuesta Bioquímica

Las respuestas celulares al déficit hídrico incluyen pérdida de turgencia, cambios en la fluidez y composición de la membrana plasmática, cambios en la actividad del agua y/o concentración de soluto, e interacciones proteína-proteína y proteína-lípido (Bray, 1993). Tras la activación temprana de una respuesta multigénica al estrés, se sintetizan varios metabolitos y enzimas que desempeñan funciones importantes en la estabilización de complejos proteicos, la protección de membranas y el ajuste osmótico necesario para mantener la turgencia en respuesta a la sequía (Chaves *et al.*, 2003).

2.1.6.1 Especies reactivas de oxígeno y maquinaria antioxidante

Las especies reactivas del oxígeno (ROS) comprenden radicales libres (O_2^- , radicales superóxido; OH^- , radicales hidroxilo; HO_2^- , radical perhidroxilo; RO^- , radicales alcoxi) y formas no radicales (moleculares) (H_2O_2 , peróxido de hidrógeno; 1O_2 , oxígeno singlete). En el cloroplasto, fotosistema I y fotosistema II (PSI y PSII) son los sitios más importantes para la producción de 1O_2 y O_2^- , en la mitocondria, complejo I, ubiquinona complejo III de la cadena de transporte de electrones (ETC) son los sitios de mayor generación de O_2^- (Gill and Tuteja, 2010).

Las ROS son generalmente moléculas muy pequeñas y altamente reactivas, se forman de manera natural como subproducto del metabolismo normal de la fotosíntesis y la respiración (Poage *et al.*, 2011) y se encuentran reguladas por enzimas antioxidantes que bajo condiciones basales mantienen una homeostasis (Ohama *et al.*, 2016). Sin embargo, cuando se presentan condiciones ambientales desfavorables, bien sea altas temperaturas, metales pesados, sequía, contaminación del aire, deficiencia de nutrientes, estrés salino, incluso por factores bióticos, se aumenta la producción de ROS (Mittler, 2002). El incremento de ROS pueden afectar muchas funciones celulares por daño de ácidos nucleicos, oxidación de proteínas y puede causar peroxidación de lípidos de membrana (Gill and Tuteja, 2010; Yi *et al.*, 2016).

Diversos estudios han demostrado que para evitar el daño celular y actuando como defensa de ROS, las plantas presentan mecanismos encaminados a la producción de compuestos enzimáticos y de metabolitos antioxidantes. En los primeros compuestos se encuentran las enzimas: peroxidasa (POD) superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), ascorbato peroxidasa (APX), glutatión reductasa (GR), monodehidroascorbato reductasa (MDHAR), dehidroascorbato reductasa (DHAR), glutatión peroxidasa (GPX), guaicol peroxidasa (GOPX) y glutatión-S-transferasa (GST) y como metabolitos no enzimáticos se producen ácido ascórbico (ASH), glutatión (GSH), compuestos fenólicos, alcaloides, aminoácidos no proteicos y tocoferoles (Hao *et al.*, 2008; K.-L. Liu *et al.*, 2008; X. Liu *et al.*, 2008; Poage *et al.*, 2011; Tang *et al.*, 2007; Torres-franklin *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2007)

En palma de aceite, se ha reportado que los genotipos con mayor tolerancia al déficit hídrico bajo condiciones controladas están asociados con rasgos bioquímicos, especialmente los relacionados con un sistema antioxidante mejorado bajo estrés por sequía (Silva *et al.*, 2017). Esto considerando que el déficit hídrico impacta negativamente el metabolismo de las plántulas de palma de aceite al disminuir el contenido de clorofila, afectando las actividades de las enzimas antioxidantes y degradando el contenido total de proteína soluble en las hojas y los tejidos de las raíces (Azzeme *et al.*, 2016). Por lo tanto se ha evidenciado que la actividad de POD y SOD aumentan al principio del evento estresante para mitigar los daños del déficit hídrico, no obstante a medida que avanza el tiempo de estrés, las lesiones se incrementan enormemente posiblemente por la acumulación de oxígeno reactivo (Cao *et al.*, 2011)

2.1.6.2 Ajuste osmótico

El ajuste osmótico hace parte de los mecanismos bioquímicos que contrarrestan la sequía, evitando la pérdida de turgencia por el incremento y mantenimiento de altas cantidades osmóticamente activas en el citosol (por ejemplo osmolitos protectantes). De tal manera que disminuye el potencial de solutos y el potencial hídrico total de tallos, hojas y raíces. Además, se ha evidenciado como una adaptación para todos los tipos de estrés (Manivannan *et al.*, 2007).

La acumulación de los osmolitos durante el estrés ha sido bien documentado, es por esto que diferentes autores han demostrado que la manipulación de los genes involucrados en la biosíntesis del flujo molecular de los metabolitos provee un grado de tolerancia a la sequía y la salinidad a diferentes plantas cultivadas (Tamás *et al.*, 2008; Vendruscolo *et al.*, 2007). En

palma de aceite se ha evidenciado que la acumulación de prolina y azúcares juega un papel importante en el mantenimiento de turgor en las plantas sometidas a déficit hídrico (Mohd Haniff, 1997). El aumento de concentración de este iminoácido se ha evaluado como mecanismo de tolerancia en palma de aceite (Azzeme *et al.*, 2017; Cha-um *et al.*, 2013; Yamada *et al.*, 2011) y está siendo usado como parámetro de discriminación de selección temprana de cultivares de *E. guineensis* (Caicedo *et al.*, 2017)

2.1.7 Respuesta molecular

Determinar cómo la planta percibe el déficit hídrico es algo complejo. Los estímulos suelen ser diferentes y estar dados por diversos procesos. Además, se debe considerar si la señalización se realiza a distancia o localmente, si se produce activación o desactivación de genes a estas señales. Es por eso que el primer paso para comprender el cambio de una respuesta molecular proporcionado por un estímulo ambiental, es determinar la percepción por receptores específicos (Chaves *et al.*, 2003). Posteriormente, es necesario evaluar la expresión de un grupo diverso de genes que induzcan a las plantas a adaptarse y sobrevivir en condiciones desfavorables y extremas (Per *et al.*, 2017). En la mayoría de organismos vegetales los genes expresados cuando están bajo condiciones estresantes se conocen como genes inducibles o sensibles al estrés (SRG por sus siglas en inglés) (Azzeme *et al.*, 2017). Los productos de los SRG se clasifican en proteínas funcionales y proteínas reguladoras, en las primeras se incluyen enzimas como catalasa y peroxidasa, las cuales están implicadas en procesos metabólicos basales, mientras las proteínas reguladoras incluyen factores de transcripción como DREB, bZIP, MYC y MYB, así como también proteínas quinasas (por ejemplo, MAP quinasa, CDP quinasa, proteína quinasa receptora) y proteinasas (fosfoesterasa y fosfolipasa) (Ali *et al.*, 2017).

Tanto elementos responsivos a ácido abscísico (ABRE) como elementos responsivos a la deshidratación (DREB) se han evaluado en palma de aceite, y se ha determinado que la acumulación temprana de EgDREB1 en raíces bajo condiciones de sequía leve sugiere una posible participación en el inicio de la comunicación de señalización desde la raíz hasta la parte aérea (Azzeme *et al.*, 2017). De igual manera se han reportado dos proteínas reguladoras sensibles a ABA y su papel en la expresión mediada por ABRE y DRE / CRT, lo que evidencia la participación de factores de unión a ABRE (EABF y EABF1 proteínas que se clasificaron como miembros de la familia DREB/CBF y bZIP) en la respuesta al estrés y la vía de señalización ABA (Omidvar *et al.*, 2013, 2012). Esto conllevaría a tener una posible red de

genes candidatos para el mejoramiento y consecuentemente, obtener cultivos tolerantes a la sequía (Krannich *et al.*, 2015).

Adicionalmente, en plántulas de palma de aceite sometidas a diferentes tensiones hídricas se ha reportado una expresión diferencial de genes de proteínas como LEA (proteínas abundantes de embriogénesis tardía), DHN (Dehidrinasa), HSP70 (proteínas de choque térmico) y MET2 (metalotioneínas tipo 2) (Azzeme *et al.*, 2017) lo que ha permitido concluir que los tejidos de las plántulas comienzan a deshidratarse bajo un nivel de estrés que promueve un sistema de defensa como estrategia de adaptación para sobrevivir bajo las condiciones desfavorables (Azzeme *et al.*, 2016).

2.2 Conclusiones

El cambio climático es un hecho y cada vez el fenómeno de El Niño es más severo. Los periodos secos en diferentes regiones del mundo son más prolongados y consecuentemente el agua para los cultivos debe ser aprovechada más eficientemente. Adicionalmente es una prioridad encontrar la mejor relación genotipo por ambiente que potencialice la producción de los cultivos. Tales premisas conducen imperativamente a la búsqueda de características que confieran tolerancia al estrés en las plantas. Específicamente para palma de aceite se ha avanzado en el conocimiento de algunas particularidades que han permitido direccionar los programas de mejoramiento. Sin embargo, al ser considerado un cultivo perenne aún queda una gran brecha por cerrar. Siendo por lo tanto una oportunidad para continuar con investigaciones que generen un conocimiento profundo de los mecanismos que conlleven a tener un cultivar de palma de aceite tolerante al déficit hídrico.

2.3 Referencias

- Adam, H., Collin, M., Richaud, F., Beulé, T., Cros, D., Omoré, A., Nodichao, L., Nouy, B., Tregear, J.W., 2011. Environmental regulation of sex determination in oil palm: current knowledge and insights from other species. *Ann. Bot.* 108, 1529–1537. doi:10.1093/aob/mcr151
- Ali, F., Bano, A., Fazal, A., 2017. Recent methods of drought stress tolerance in plants. *Plant Growth Regul.* 0, 0. doi:10.1007/s10725-017-0267-2
- Azzeme, A.M., Abdullah, S.N.A., Aziz, M.A., Wahab, P.E.M., 2017. Oil palm drought inducible

- DREB1 induced expression of DRE/CRT- and non-DRE/CRT-containing genes in lowland transgenic tomato under cold and PEG treatments. *Plant Physiol. Biochem.* 112, 129–151. doi:10.1016/j.plaphy.2016.12.025
- Azzeme, A.M., Abdullah, S.N.A., Aziz, M.A., Wahab, P.E.M., 2016. Oil palm leaves and roots differ in physiological response, antioxidant enzyme activities and expression of stress-responsive genes upon exposure to drought stress. *Acta Physiol. Plant.* 38, 52. doi:10.1007/s11738-016-2073-2
- Barcelos, E., Rios, S. de A., Cunha, R.N. V., Lopes, R., Motoike, S.Y., Babiychuk, E., Skirycz, A., Kushnir, S., 2015. Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Front. Plant Sci.* 6, 190. doi:10.3389/fpls.2015.00190
- Bayona-Rodríguez, C.J., Ochoa-Cadavid, I., Romero, H.M., 2016. Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia. *Agron. Colomb.* 34, 329. doi:10.15446/agron.colomb.v34n3.55565
- Bayona-Rodríguez, C.J., Romero, H.M., 2016. Estimation of transpiration in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) with the heat ratio method. *Agron. Colomb.* 34, 172. doi:10.15446/agron.colomb.v34n2.55649
- Bodner, G., Nakhforoosh, A., Kaul, H.-P., 2015. Management of crop water under drought: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 401–442. doi:10.1007/s13593-015-0283-4
- Bray, E.A., 2002. Classification of Genes Differentially Expressed during Water-deficit Stress in *Arabidopsis thaliana*: an Analysis using Microarray and Differential Expression Data. *Ann. Bot.* 89, 803–811. doi:10.1093/aob/mcf104
- Bray, E.A., 1993. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 103, 48–54.
- Caicedo, A., Guataquira, S., Bayona, C.J., Pardo, A., Ruiz, R., Romero, 2017. Desarrollo de una metodología para la selección temprana de cultivares de *Elaeis guineensis* Jacq., según su respuesta al estrés por déficit hídrico. *Ceniavances* 186, 1–8.
- Cao, H., Sun, C., Shao, H., Lei, X., 2011. Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African J. Biotechnol.* 10, 2630–

2637. doi:10.5897/AJB10.1272

- Casadebaig, P., Debaeke, P., Lecoeur, J., 2008. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *Eur. J. Agron.* 28, 646–654. doi:10.1016/j.eja.2008.02.001
- Cha-um, S., Yamada, N., Takabe, T., Kirdmanee, C., 2013. Physiological features and growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) in response to reduced water-deficit and rewatering. *Aust. J. Crop Sci.* 7, 432–439.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Review : Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239–264.
- Cros, D., Flori, A., Nodichao, L., Omoré, A., Nouy, B., 2013. Differential Response to Water Balance and Bunch Load Generates Diversity of Bunch Production Profiles Among Oil Palm Crosses (*Elaeis guineensis*). *Trop. Plant Biol.* 6, 26–36. doi:10.1007/s12042-013-9116-2
- Daryanto, S., Wang, L., Jacinthe, P.A., 2017. Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agric. Water Manag.* 179, 18–33. doi:10.1016/j.agwat.2016.04.022
- Dufrene, E., Saugier, B., 1993. Gas Exchange of Oil Palm relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.* 7, 97–104.
- Fujita, Y., Fujita, M., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2011. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. *J. Plant Res.* 124, 509–25. doi:10.1007/s10265-011-0412-3
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48, 909–930. doi:10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Hao, G., Xing, Y., Zhang, J., 2008. Role of Nitric Oxide Dependence on Nitric Oxide Synthase-like Activity in the Water Stress Signaling of Maize Seedling. *J. Integr. Plant Biol.* 50, 435–442. doi:10.1111/j.1744-7909.2008.00637.x

- Henson, I.A., Roslan, M., Mohd, N., Mohd Haniff, H., Yahya, Z., 2005. Stress development and its detection in young oil palms in north kedah, malaysia. *J. Oil Palm Res.* 17, 11–26.
- Henson, I.E., Mohd Haniff, H., 2007. Short-term responses of oil palm to an interrupted dry season in north Kedah, Malaysia. *J. Oil Palm Res.* 19, 364–372.
- Henson, I.E., Mohd Haniff, H., 2005. The influence of climatic conditions on gas and energy exchanges above a young oil palm stand in north Kedah, Malaysia. *J. Oil Palm Res.* 17, 73–91.
- Hospes, O., Kroeze, C., Oosterveer, P., Schouten, G., Slingerland, M., 2017. New generation of knowledge: Towards an inter- and transdisciplinary framework for sustainable pathways of palm oil production. *NJAS - Wageningen J. Life Sci.* 80, 75–84. doi:10.1016/j.njas.2017.01.001
- Huang, G.-T., Ma, S.-L., Bai, L.-P., Zhang, L., Ma, H., Jia, P., Liu, J., Zhong, M., Guo, Z.-F., 2012. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Mol. Biol. Rep.* 39, 969–987. doi:10.1007/s11033-011-0823-1
- Jazayeri, S.M., Rivera Méndez, Y.D., Camperos Reyes, J.E., Romero Angulo, H.M., 2015. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. *Agron. Colomb.* 33, 164–173. doi:10.15446/agron.colomb.v33n2.49846
- Kouressy, M., Dingkuhn, M., Vaksman, M., Heinemann, A.B., 2008. Adaptation to diverse semi-arid environments of sorghum genotypes having different plant type and sensitivity to photoperiod. *Agric. For. Meteorol.* 148, 357–371. doi:10.1016/j.agrformet.2007.09.009
- Krannich, C.T., Maletzki, L., Kurowsky, C., Horn, R., 2015. Network candidate genes in breeding for drought tolerant crops. *Int. J. Mol. Sci.* 16, 16378–16400. doi:10.3390/ijms160716378
- Larcher, W., 2003. *Physiological Plant Ecology*, 4th ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin.
- Lichtenthaler, H.K., 1996. Vegetation Stress: An Introduction to the Stress Concept in Plants.pdf. *Plant Physiol.* 148, 4–14.
- Liu, K.-L., Shen, L., Wang, J., Sheng, J., 2008. Rapid inactivation of chloroplastic ascorbate

-
- peroxidase is responsible for oxidative modification to Rubisco in tomato (*Lycopersicon esculentum*) under cadmium stress. *J. Integr. Plant Biol.* 50, 415–26. doi:10.1111/j.1744-7909.2007.00621.x
- Liu, X., Hua, X., Guo, J., Qi, D., Wang, L., Liu, Z., Jin, Z., Liu, G., 2008. Enhanced tolerance to drought stress in transgenic tobacco plants overexpressing VTE1 for increased tocopherol production from *Arabidopsis thaliana*. *Biotechnol. Lett.* 30, 1275–80. doi:10.1007/s10529-008-9672-y
- Manivannan, P., Jaleel, C.A., Sankar, B., Kishorekumar, a, Somasundaram, R., Lakshmanan, G.M. a, Panneerselvam, R., 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids Surf. B. Biointerfaces* 59, 141–9. doi:10.1016/j.colsurfb.2007.05.002
- Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A.M., Crosatti, C., Guerra, D., Stanca, a. M., Cattivelli, L., 2008. Abiotic stress response in plants: When post-transcriptional and post-translational regulations control transcription. *Plant Sci.* 174, 420–431. doi:10.1016/j.plantsci.2008.02.005
- Mittler, R., 2002. Oxidative stress , antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405–410.
- Mohd Haniff, H., 1997. Proline accumulation in the leaves of water stressed oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 9, 93–99.
- Murugesan, P., Aswathy, G.M., Sunil Kumar, K., Masilamani, P., Kumar, V., Ravi, V., 2017. Oil palm (*Elaeis guineensis*) genetic resources for abiotic stress tolerance: A review. *Indian J. Agric. Sci.* 87, 571–579.
- Mwadzingeni, L., Shimelis, H., Dube, E., Laing, M.D., Tsilo, T.J., 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *J. Integr. Agric.* 15, 935–943. doi:10.1016/S2095-3119(15)61102-9
- Nodichao, L., Chopart, J.L., Roupsard, O., Vauclin, M., Aké, S., Jourdan, C., 2011. Genotypic variability of oil palm root system distribution in the field. Consequences for water uptake. *Plant Soil* 341, 505–520. doi:10.1007/s11104-010-0663-0

- Nunes, C., de Sousa Araújo, S., da Silva, J.M., Fevereiro, M.P.S., da Silva, A.B., Araújo, S., Marques da Silva, J., Salema, M., Bernardes da Silva, A., 2008. Physiological responses of the legume model *Medicago truncatula* cv. Jemalong to water deficit. *Environ. Exp. Bot.* 63, 289–296. doi:10.1016/j.envexpbot.2007.11.004
- Ohama, N., Sato, H., Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2016. Transcriptional Regulatory Network of Plant Heat Stress Response. *Trends Plant Sci.* 22, 53–65. doi:10.1016/j.tplants.2016.08.015
- Omidvar, V., Abdullah, S.N.A., Ebrahimi, M., Ho, C.L., Mahmood, M., 2013. Gene expression of the oil palm transcription factor EgAP2-1 during fruit ripening and in response to ethylene and ABA treatments. *Biol. Plant.* 57, 646–654. doi:10.1007/s10535-013-0355-8
- Omidvar, V., Abdullah, S.N.A., Ho, C.L., Mahmood, M., Al-Shanfari, A.B., 2012. Isolation and characterization of two ABRE-binding proteins: EABF and EABF1 from the oil palm. *Mol. Biol. Rep.* 39, 8907–8918. doi:10.1007/s11033-012-1758-x
- Per, T.S., Khan, N.A., Reddy, P.S., Masood, A., Hasanuzzaman, M., Khan, M.I.R., Anjum, N.A., 2017. Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiol. Biochem.* 115, 126–140. doi:10.1016/j.plaphy.2017.03.018
- Poage, M., Le Martret, B., Jansen, M. a K., Nugent, G.D., Dix, P.J., 2011. Modification of reactive oxygen species scavenging capacity of chloroplasts through plastid transformation. *Plant Mol. Biol.* 76, 371–84. doi:10.1007/s11103-011-9784-y
- Rhebergen, T., Fairhurst, T., Zingore, S., Fisher, M., Oberther, T., Whitbread, A., Oberthür, T., Whitbread, A., 2016. Climate, soil and land-use based land suitability evaluation for oil palm production in Ghana. *Eur. J. Agron.* 81, 1–14. doi:10.1016/j.eja.2016.08.004
- Rival, A., 2017. Breeding the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) for climate change. *OCL* 24, D107. doi:10.1051/ocl/2017001
- Rivera, Y., Moreno, L., Bayona, C.J., Romero, H.M., 2012. Physiological response of oil palm interespecific hybrids (*Elaeis oelifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. *Brazilian J. Plant Physiol.* 24, 273–280.

-
- Ruíz, R., 2005. Desarrollo del racimo y formación de aceite en diferentes épocas del año según las condiciones de la Zona Norte. *Palmas* 26, 53–58.
- Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J. Exp. Bot.* 58, 221–7. doi:10.1093/jxb/erl164
- Silva, P.A., Cosme, V.S., Rodríguez, K.C.B., Detmann, K.S.C., Leão, F.M., Cunha, R.L., Festucci Buselli, R.A., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., 2017. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. *Acta Physiol. Plant.* 39, 58. doi:10.1007/s11738-017-2354-4
- Silva, P.A., Oliveira, I. V., Rodrigues, K.C.B., Cosme, V.S., Bastos, A.J.R., Detmann, K.S.C., Cunha, R.L., Festucci-Buselli, R.A., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., 2016. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees - Struct. Funct.* 30, 203–214. doi:10.1007/s00468-015-1289-x
- Smith, B.G., 1989. The Effects of Soil-Water and Atmospheric Vapor-Pressure Deficit on Stomatal Behavior and Photosynthesis in the Oil Palm. *J. Exp. Bot.* 40, 647–651.
- Suresh, K., Nagamani, C., Ramachandrudu, K., Mathur, R.K., 2010. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica* 48, 430–436. doi:10.1007/s11099-010-0056-x
- Tamás, L., Dudíková, J., Durceková, K., Halusková, L., Huttová, J., Mistrík, I., Ollé, M., 2008. Alterations of the gene expression, lipid peroxidation, proline and thiol content along the barley root exposed to cadmium. *J. Plant Physiol.* 165, 1193–203. doi:10.1016/j.jplph.2007.08.013
- Tang, D., Shi, S., Li, D., Hu, C., Liu, Y., 2007. Physiological and biochemical responses of *Scytonema javanicum* (cyanobacterium) to salt stress. *J. Arid Environ.* 71, 312–320. doi:10.1016/j.jaridenv.2007.05.004
- Tiemann, T.T., Donough, C.R., Lim, Y.L., Härdter, R., Norton, R., Tao, H.H., Jaramillo, R., Satyanarayana, T., Zingore, S., Oberthür, T., 2018. Feeding the Palm, in: *Advances in Agronomy*. pp. 149–243. doi:10.1016/bs.agron.2018.07.001

- Torres-franklin, M.L., Zuily-fodil, Y., Pham-thi, A., 2008. Molecular cloning of glutathione reductase cDNAs and analysis of GR gene expression in cowpea and common bean leaves during recovery from moderate drought stress. *Biologia (Bratisl)*. 165, 514–521. doi:10.1016/j.jplph.2007.03.011
- Vendruscolo, E.C.G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B.C., Marur, C.J., Vieira, L.G.E., 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *J. Plant Physiol.* 164, 1367–1376. doi:10.1016/j.jplph.2007.05.001
- Venkateswarlu, B., Shanker, A.K., Shanker, C., Maheswari, M., 2012. Crop stress and its management: Perspectives and strategies, *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*. doi:10.1007/978-94-007-2220-0
- Xiong, L., Zhu, J., 2002. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant, Cella Environ.* 25, 131–139.
- Yamada, N., Cha-Um, S., Kageyama, H., Promden, W., Tanaka, Y., Kirdmanee, C., Takabe, T., 2011. Isolation and characterization of proline/betaine transporter gene from oil palm. *Tree Physiol.* 31, 462–468. doi:10.1093/treephys/tpr017
- Yi, X.P., Zhang, Y.L., Yao, H.S., Luo, H.H., Gou, L., Chow, W.S., Zhang, W.F., 2016. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *J. Plant Physiol.* 194, 23–34. doi:10.1016/j.jplph.2016.01.016
- Zargar, S.M., Gupta, N., Nazir, M., Mahajan, R., Malik, F.A., Sofi, N.R., Shikari, A.B., Salgotra, R.K., 2017. Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. *Plant Gene* 11, 154–159. doi:10.1016/j.plgene.2017.04.003
- Zhao, X.Q., Xu, J.L., Zhao, M., Lafitte, R., Zhu, L.H., Fu, B.Y., Gao, Y.M., Li, Z.K., 2008. QTLs affecting morph-physiological traits related to drought tolerance detected in overlapping introgression lines of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Sci.* 174, 618–625. doi:10.1016/j.plantsci.2008.03.009
- Zhu, J.-K., 2016. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell* 167, 313–324. doi:10.1016/j.cell.2016.08.029

Zhu, J., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53, 247–273. doi:10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329

Zhu, J., Alvarez, S., Marsh, E.L., LeNoble, M.E., Cho, I.-J., Sivaguru, M., Chen, S., Nguyen, H.T., Wu, Y., Schachtman, D.P., Sharp, R.E., 2007. Cell Wall Proteome in the Maize Primary Root Elongation Zone. II. Region-Specific Changes in Water Soluble and Lightly Ionically Bound Proteins under Water Deficit. *Plant Physiol.* 145, 1533–1548. doi:10.1104/pp.107.107250

Capítulo 3. Estimación de la transpiración en palma de aceite

La transpiración vegetal se puede considerar como la cantidad de agua, en forma de vapor, que pierde la planta desde su parte aérea, principalmente hojas, como resultado natural de sus procesos metabólicos. La consecuencia de este proceso es especialmente evidente en los cultivos, ya que son necesarios cientos de litros de agua para producir un kilogramo de biomasa vegetal. Por ello, un mal proceso transpiratorio puede generar reducciones significativas en la producción de un cultivo. Es tal el efecto, que una disminución en la transpiración debida a un periodo de déficit hídrico dificulta a las plantas su desarrollo satisfactorio, lo que se ha considerado como la causa principal de la reducción en la ganancia económica y el fracaso de muchos cultivos al rededor del mundo. Por tal razón, la transpiración es sin duda un proceso de notable importancia

Un primer acercamiento para comprender cómo la palma de aceite responde a las condiciones hídricas del suelo y del ambiente es conocer la dinámica de la transpiración a través del tiempo. Si bien se han propuesto modelos donde se estima la evapotranspiración del cultivo, la medición directa de la transpiración en la planta es la manera más precisa para evaluar su comportamiento. En el siguiente aparte, se presentan los resultados de la primera evaluación de transpiración medida en palma de aceite bajo condiciones de campo en Colombia.

3.1 Estimación del consumo de agua en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) mediante el método de pulso de calor “Heat Ratio Method”²

3.1.1 Resumen

En individuos de *Elaeis guineensis* de 5 años de edad se instalaron en la base peciolar de las hojas sensores de flujo de savia, los cuales se basan en el método del radio de calor (HRM), para cuantificar durante 12 días el movimiento de agua xilemática en la palma. Se encontró que las hojas jóvenes tienen un mayor flujo de savia con valores superiores a los $250 \text{ cm}^3\text{h}^{-1}$, se determinó que las fluctuaciones del flujo de savia están directamente relacionadas con las condiciones climáticas siendo el déficit de presión de vapor (VPD) el componente de mejor explicación para dicha variación: se observó que el flujo de savia es constante y muy cercano a $0 \text{ cm}^3\text{h}^{-1}$ desde las 18:00 horas hasta las 6:00 horas, y en el día su ascenso y descenso son rápidos y mantiene sus valores máximos entre las 9:00 horas y las 16 horas. Además, se estimó que bajo las condiciones de la evaluación, las plantas de palma de aceite presentaron una transpiración de $1,15 \text{ mmH}_2\text{Oha}^{-1}\text{día}^{-1}$. El HRM resultó un método con alta repetibilidad entre las palmas siendo una buena herramienta para cuantificar la transpiración total de la palma de aceite y la cual podría ser utilizada potencialmente para la aplicación de riego.

Palabras clave: transpiración, flujo de savia, déficit de presión de vapor.

3.1.2 Introducción.

El cultivo de palma de aceite en Colombia ha venido creciendo los últimos años de manera significativa en el país (Fedepalma, 2014), con un área sembrada de 450.000 ha distribuidas en diferentes regiones del país. Por otra parte, se ha aceptado de manera general que la palma de aceite necesita de grandes cantidades de agua para una buena producción (Paramanathan, 2003; Corley y Tinker, 2003; Carr, 2011) asumiendo un requerimiento hídrico promedio de 6mm de agua por día. No obstante, las mediciones que han llevado a determinar la tasa de transpiración total de la palma de aceite se han basado en parámetros alométricos (Kallarackal, *et al.*, 2004; Legros *et al.*, 2009) o en mediciones de intercambio de gases (Rivera, *et al.*, 2012; Suresh, *et al.*, 2012; Suresh, *et al.*, 2010). Todos estos trabajos han permitido comprender en parte la demanda de agua por parte de las palmas bajo diferentes condiciones semicontroladas,

² Artículo publicado en: *Agronomía Colombiana* (2016), 34(2), 172-178 – Anexo 2.

no obstante, el requerimiento del agua por parte de las palmas en campo no es muy conocida, y por lo tanto, se hace necesario realizar mediciones directas para determinar el consumo de agua bajo condiciones de campo a través del tiempo

Diferentes métodos de medición se han usado para cuantificar la transpiración de especies vegetales, desde la estimación del consumo de agua mediante el balance hídrico a partir de medidas de precipitación, drenaje y variación de la reserva del agua disponible para la vegetación (González, *et al.*, 1995), como el método de lisímetro, equipo que requiere de una gran infraestructura para especies perennes como el trabajo realizado en palma dátíl (Tripler, *et al.*, 2012). Sin embargo, este método se ha venido mejorando para tecnificarlo, aunque la limitación sigue siendo el tamaño de la planta estudiada. Para especies de menor porte se pueden utilizar lisímetros de bajo costo como el reportado por Ruiz-Peñalver, *et al.*, (2014). Otro método utilizado es el método de Granier (Granier, 1987) y sus modificaciones (Burgess *et al.*, 2001), técnica que en principio mide la velocidad de la savia y el flujo de agua volumétrico en el tejido del xilema mediante un pulso corto de calor como un indicador, este procedimiento lo realiza midiendo la relación del calor transportado entre dos sensores de temperatura colocados simétricamente permitiendo la medición de la magnitud y dirección del flujo de agua (Bleby, *et al.*, 2004; Smith y Allen, 1996). Los trabajos con los medidores de flujo de savia se han corroborado con otras técnicas como el lisímetro y el balance hídrico, encontrando una alta correlación entre los resultados de las diferentes técnicas, teniendo en cuenta estos resultados se potencializa el uso de esta técnica (Langensiepen, *et al.*, 2014; Trcala, *et al.*, 2012)

La mayoría de estudios en los que se ha usado esta herramienta, han estado dirigidos para determinar el balance hídrico y el flujo de asimilados, como el caso del trabajo de Lu *et al.*, (2002). donde determinaron la transpiración total del banano mediante la información suministrada por el equipo, logrando concluir la demanda hídrica de la planta y por tanto los óptimos de riego para evitar déficits hídricos. De igual manera pasó con el limón (Alarcón, *et al.*, 2005) desarrollando un trabajo similar al del banano. En eucalipto se han avanzado en trabajos de estrés hídrico y balance hídrico en países como China y Australia (Smith y Allen, 1996; Yin *et al.*, 2004) utilizando el método de pulso de calor, logrando determinar y cuantificar con un alto grado de precisión el flujo de savia.

3.1.3 Métodos

3.1.3.1 Localización

Este trabajo fue realizado entre los meses de enero y abril de 2015 en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína, Departamento de Santander - Colombia (6° 58 N; 73°42 O), el sitio se encuentra a una altura de 140 m, presenta una humedad relativa de 75%. Para la evaluación se realizaron ciclos de 12 días y se seleccionaron 4 palmas de la especie *E. guineensis* por ciclo en un lote de 10 ha siembra 2011, con 5 años de edad.

3.1.3.2 Flujo de savia

Para la medición del flujo de savia se usó el método del radio de calor (Bleby *et al.*, 2004; Burgess *et al.*, 2001) mediante sensores SFM1 de ICT-International (Australia), estos sensores constan de tres agujas, una de ellas genera un pulso de calor, y las otras dos tienen cada una 2 termocuplas (Figura 3-1). Se instalaron 3 sensores por cada palma en las hojas número 9, 17 y 25, en la posición exactamente anterior a los folíolos rudimentarios. Se registró información cada 10 minutos, durante todo el día y la evaluación se realizó durante ciclos de 12 días, tiempo que toma cada hoja para pasar de posición en la filotaxia de la palma. El pulso de calor utilizado fue de 35 Joules, este valor fue obtenido de pruebas preliminares donde se utilizaron diferentes pulsos de calor y en otras posiciones de la palma. Adicionalmente se tomaron muestras de tejido de la base peciolar de las diferentes hojas para determinar la constante de difusividad térmica del tejido de la hoja, para esto se midió volumen de tejido fresco, peso húmedo y peso seco.

3.1.3.4 Datos climáticos

Se registraron datos de temperatura del aire, humedad relativa, radiación fotosintéticamente activa y radiación neta con estación climática Biomet (Sutron Corp – Sterling, VA) anclada a sistema Eddy Covariance que se encuentra en el lote de estudio.

3.1.3.5 Análisis de la información

Los datos de flujo de savia fueron tratados con el software SapFlowTool 1.4.1 de ICT-International/Phyto – IT (Australia), se realizaron cálculos de flujo diario y de acumulación de consumo de agua a través del tiempo para estimar transpiración total. Los datos fueron analizados estadísticamente con software SAS para determinar diferencias entre las palmas y

las hojas mediante Anova y prueba de rangos múltiples de Duncan, y realizaron regresiones múltiples asociado con los datos climáticos.

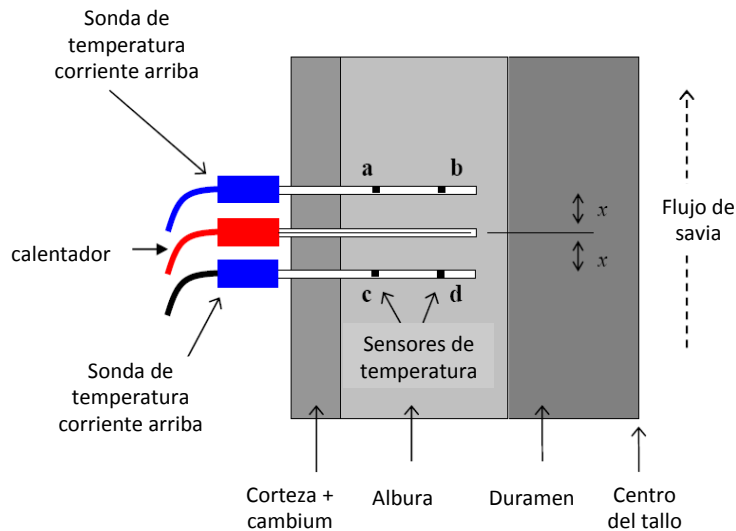


Figura 3-1. Esquema del método del pulso de calor utilizado en los medidores de flujo de savia. Esquema modificado de: Heat Ratio Method (HRM) Installation y Operation Manual, ICT International Pty Ltd – Australia.

3.1.4 Resultados y discusión

Durante los días de muestreo se encontró que en cuanto al flujo de savia no hubo diferencias entre las palmas evaluadas, no obstante se hallaron diferencias entre la hoja 9 y 25, siendo la hoja 17 un valor intermedio entre ellas. Se determinó un patrón similar en cada una de las hojas muestreadas (Figura 3-2), donde el flujo de savia se mantuvo entre los 10 y 20 cm^3h^{-1} durante toda la noche, es decir a partir de las 18:00 horas hasta cerca de las 6:00 horas, momento en el cual inicia un aumento drástico, relacionado con la aparición de los primeros rayos de luz (figura 3-4), incrementándose el flujo hasta 20 veces en las primeras 2 horas de radiación, a partir de las 9:00 horas y hasta las 16:00 horas el flujo presenta los mayores valores (220 cm^3h^{-1}) con fluctuaciones entre 20 y 40 cm^3h^{-1} . A las 16:00 horas inicia un descenso del flujo hasta alcanzar los valores más bajos después de las 18:00 horas, este ciclo se repite cada día de muestreo para las diferentes hojas. Adicionalmente se aprecia una reducción en el flujo de savia después del día 7 de evaluación, asociado a la disminución del VPD.

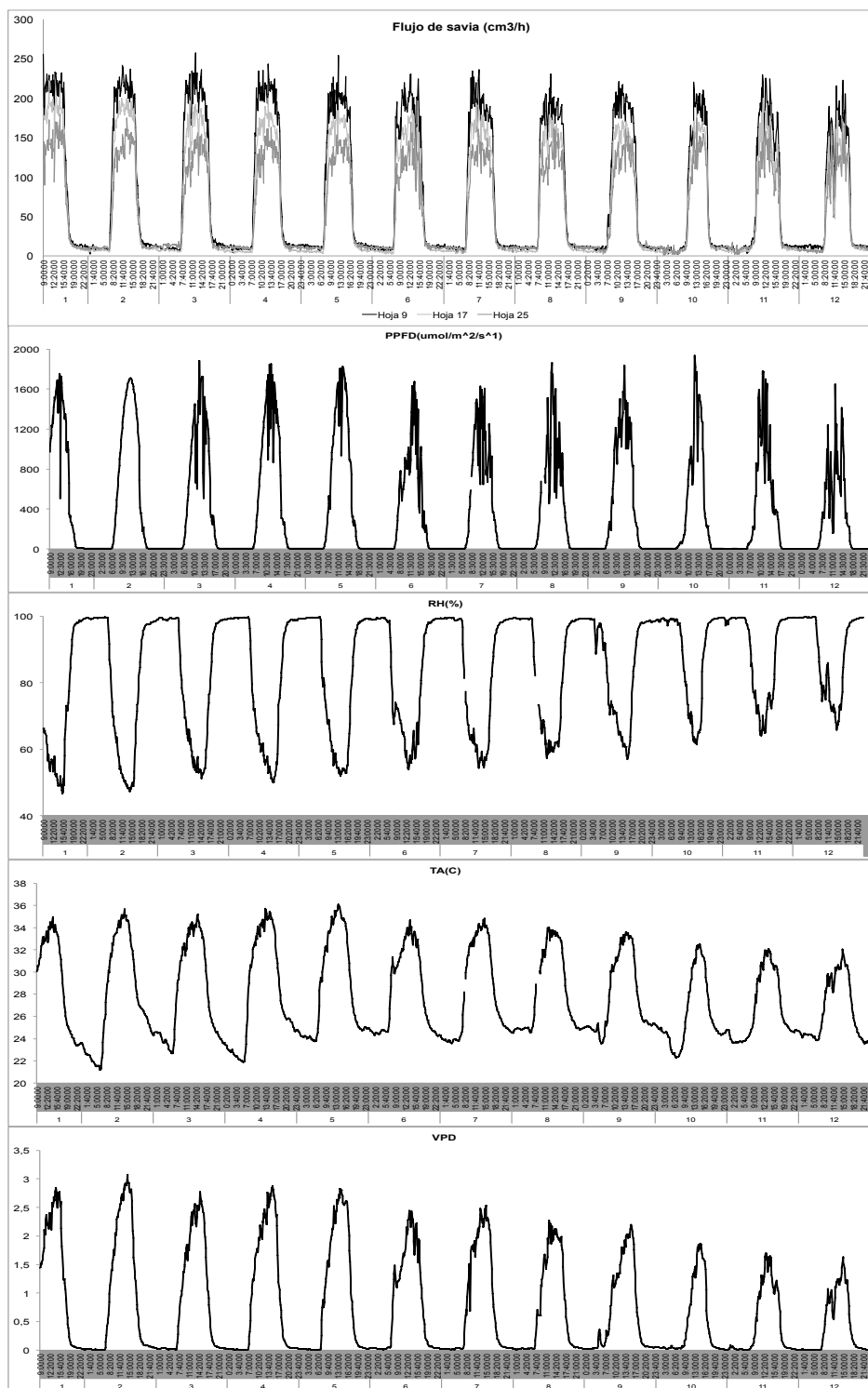


Figura 3-2. Flujo diario de savia en 3 hojas de palma de aceite durante 12 días de muestreo. (n=4), variables ambientales a través de los días de muestreo, Radiación fotosintéticamente activa (PPFD), Humedad relativa (HR), Temperatura ambiente (TA) y déficit de presión de vapor (VPD)

Este tipo de respuesta se ha reportado en palma pindó (Madurapperuma, *et al.*, 2009), en pino (Chang, *et al.*, 2014) y en trigo (Langensiepen, *et al.*, 2014) entre otras especies, estas fluctuaciones diarias están asociadas directamente al estado hídrico del suelo y a las variaciones climáticas que gobiernan el intercambio de gases en las plantas, por ejemplo en limón (Ortuño, *et al.*, 2005) una reducción en el potencial hídrico del suelo produjo una respuesta directa en las tasas de fotosíntesis y transpiración lo que se vio reflejado en una disminución del flujo de savia. En este trabajo se encontró que el flujo de savia esta muy relacionado con las variables climáticas (figura 3-4) siendo el déficit de presión de vapor (VPD) la que mayor correlación presentó, estos resultados son similares a los reportados para palma de aceite en Indonesia (Niu *et al.*, 2015), adicionalmente se realizó una regresión múltiple teniendo en cuenta los componentes principales (TA, PFD y VPD) (Figura 3-5) encontrando alta linealidad, no obstante se hace necesario contar con otras variables para completar un modelo predictivo para riego como lo realizado en *Jujube* y *banano* (Chen, *et al.*, 2014; Lu *et al.*, 2002)

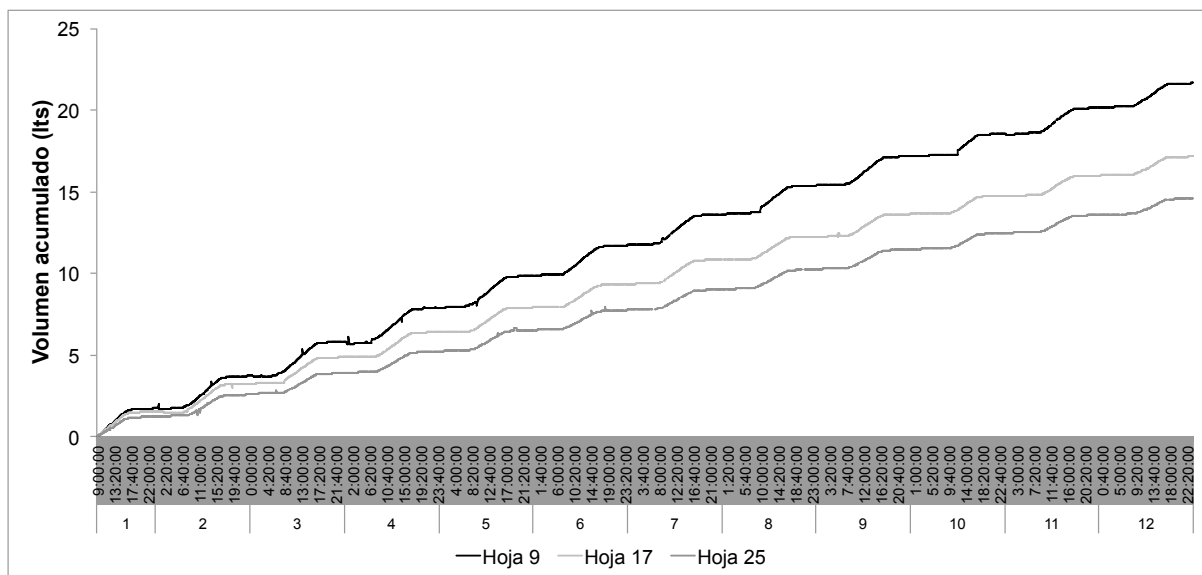


Figura 3-3. Volumen de agua transportada por 3 hojas de palma de aceite durante 12 días de muestreo. (n=4)

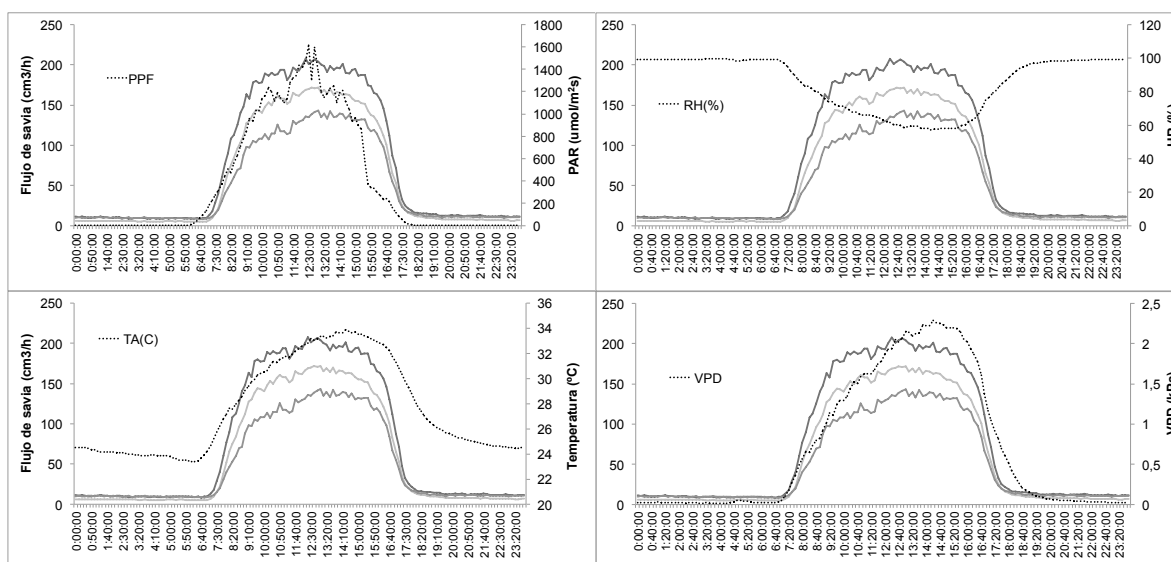


Figura 3-4. Relación del flujo de savia diario de 3 hojas de palma de aceite con variables climáticas, radiación fotosintéticamente activa (PPF); Humedad relativa (HR); Temperatura ambiente (TA) y Déficit de presión de vapor (DPV) (n=4).

Con la información registrada se pudo calcular el volumen de agua movilizada a través de las bases peciolares de las hojas durante el período de evaluación, esto se presenta en la Figura 3-3 dónde se aprecia que la hoja con mayor volumen de agua fue la 9 con 21,65 litros, seguida la hoja 17 con 17,20 litros y la hoja 25 con 14,6 litros de agua para los 12 días de muestreo, para esta variable se presentaron diferencias a través del tiempo a partir del día 4. Entre las palmas no se presentaron diferencias estadísticas lo que representa una buena repetibilidad de muestreo, adicionalmente la ganancia se presenta en mayor proporción por el movimiento realizado durante el día, por eso se aprecia en la grafica valles que hacen referencia de volumen transportado en la noche. Esta variable se evaluó en 33 hojas de cada palma (datos no mostrados) con lo cual se calculó el consumo de agua por palma siendo de 80,5 L/día, para una transpiración de $1,15 \text{ mmha}^{-1}\text{día}^{-1}$, valor muy similar al reportado por Niu *et al.*, (2015), a pesar que en literatura (Corley y Tinker, 2003; Fairhurst, *et al.*, 1998) se hayan estimado valores superiores, basados en evapotranspiración y cálculos alométricos. Determinar lo valores óptimos de flujo de savia puede ser herramienta necesaria para el mejor uso del recurso hídrico.

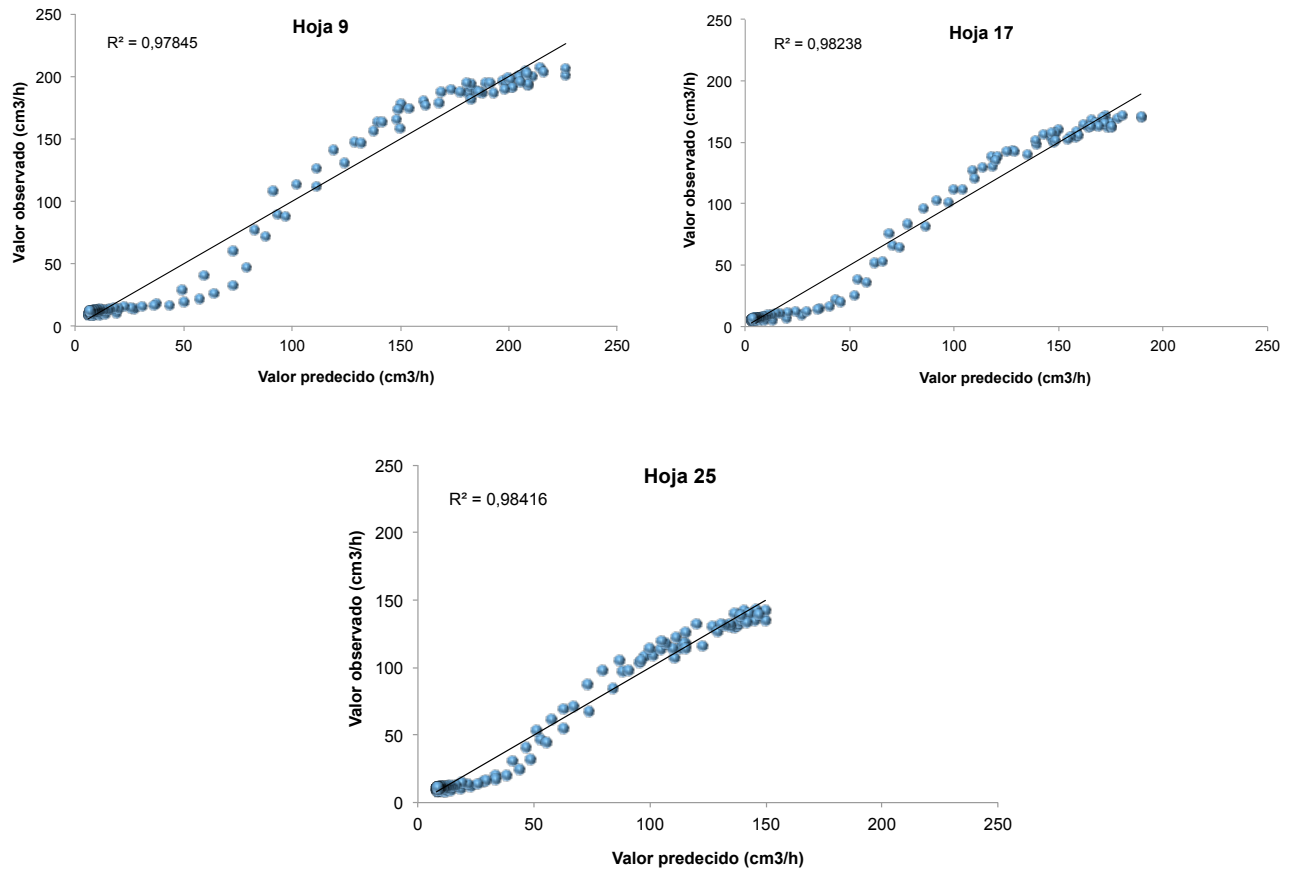


Figura 3-5. Regresión múltiple para 3 hojas de palma de aceite teniendo en cuenta el VPD, PPFD y la HR para generar modelos de predicción (n=4)

3.1.5 Conclusiones

Mediante la evaluación del flujo de savia se pudo determinar que cada hoja tiene un consumo diferente de agua, siendo las más jóvenes las que mantienen un mayor consumo de agua. Con este seguimiento se determinó que para las condiciones de medición la transpiración de una hectárea de palma fue de $1,15 \text{ mmdía}^{-1}$. El flujo de savia en palma de aceite está estrechamente relacionado con las variaciones climáticas, siendo el VPD la variable que mejor explica las fluctuaciones del movimiento de agua en palma de aceite. Adicionalmente se encontró una alta repetibilidad en las mediciones usando el método del radio de calor (HRM) de ICT-International (Australia). Es necesario evaluar el cultivo bajo diferentes épocas para determinar requerimiento hídrico durante la época seca, además de poder integrar la transpiración del cultivo a los datos de evapotranspiración del ecosistema.

3.1.6 Referencias

- Alarcón, J. J., Ortuño, M. F., Nicolás, E., Torres, R., y Torrecillas, A. (2005). Compensation heat-pulse measurements of sap flow for estimating transpiration in young lemon trees. *Biologia Plantarum*, 49(4), 527–532.
- Bleby, T. M., Burgess, S. S. O., y Adams, M. A. (2004). A Validation, comparison and error analysis of two heat-pulse methods for measuring sap flow in *Eucalyptus marginata* saplings. *Functional Plant Biology*, 31, 645–658.
- Burgess, S. S., Adams, M. a, Turner, N. C., Beverly, C. R., Ong, C. K., Khan, y Bleby, T. M. (2001). An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21(9), 589–98. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11390303>
- Carr, M. K. V. (2011). the Water Relations and Irrigation Requirements of Oil Palm (*Elaeis Guineensis*): a Review. *Experimental Agriculture*, 47(04), 629–652. <http://doi.org/10.1017/S0014479711000494>
- Chang, X., Zhao, W., y He, Z. (2014). Radial pattern of sap flow and response to microclimate and soil moisture in Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the upper Heihe River Basin of arid northwestern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187, 14–21. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.11.004>
- Chen, D., Wang, Y., Liu, S., Wei, X., y Wang, X. (2014). Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China. *Agricultural Water Management*, 136, 23–33. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.01.001>
- Corley, R. H. ., y Tinker, P. B. (2003). *The Oil Palm*. (R. H. . Corley y P. B. Tinker, Eds.) (Fourth). Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.
- Fairhurst, T., Mutert, E., y von Uexkull, H. (1998). Agronomic management of oil palms on deep peat. In *International Oil Palm Conference* (pp. 226–239).
- Fedepalma, 2014. Anuario Estadístico 2014. La agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo 2009-2013. Bogotá.

- Gonzalez, M. A., Paz, A., y Castelao, A. (1995). La medida térmica del flujo de savia aplicada al estudio de la extracción de agua por los arboles: Revisión bibliográfica y puesta a punto del método. *Investigación Agraria. Sistemas Y Recursos Forestales*, 4(2), 205 – 220.
- Granier, A. (1987). Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. For.*, 44(1), 1–14. <http://doi.org/10.1051/forest:19870101>
- Kallarackal, J., Jeyakumar, P., y George, S. J. (2004). Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular India. *Journal of Oil Palm Research*, 16(1), 45–53.
- Langensiepen, M., Kupisch, M., Graf, A., Schmidt, M., y Ewert, F. (2014). Improving the stem heat balance method for determining sap-flow in wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*, 186, 34–42. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.11.007>
- Legros, S., Mialet-Serra, I., Caliman, J.-P., Siregar, F. a, Clément-Vidal, a, y Dingkuhn, M. (2009). Phenology and growth adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to photoperiod and climate variability. *Annals of Botany*, 104(6), 1171–82. <http://doi.org/10.1093/aob/mcp214>
- Lu, P., Woo, K.-C., y Liu, Z.-T. (2002). Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *Journal of Experimental Botany*, 53(375), 1771–1779. <http://doi.org/10.1093/jxb/erf019>
- Madurapperuma, W. S., Bleby, T. M., y Burgess, S. S. O. (2009). Evaluation of sap flow methods to determine water use by cultivated palms. *Environmental and Experimental Botany*, 66(3), 372–380. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.04.002>
- Niu, F., Roll, A., Hardanto, a., Meijide, A., Kohler, M., Hendrayanto, y Holscher, D. (2015). Oil palm water use: calibration of a sap flux method and a field measurement scheme. *Tree Physiology*, 00, 1–11. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpv013>
- Ortuño, M. F., Alarcón, J. J., Nicolás, E., y Torrecillas, a. (2005). Sap flow and trunk diameter fluctuations of young lemon trees under water stress and rewatering. *Environmental and Experimental Botany*, 54(2), 155–162. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.06.009>

-
- Paramananthan, S. (2003). Land Selection for Oil Palm. In R. Härdter y T. Fairhurst (Eds.), *Oil Palm: Management for Large and Sustainable Yields* (First, p. 278). Singapore: PPI, PPIC and IPI.
- Rivera, Y., Moreno, L., Bayona, C. J., y Romero, H. M. (2012). Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H . B . K . Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq .) to water deficit. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 24(4), 273–280.
- Ruiz-Peñalver, L., Vera-Repullo, J. a., Jiménez-Buendía, M., Guzmán, I., y Molina-Martínez, J. M. (2014). Development of an innovative low cost weighing lysimeter for potted plants: Application in lysimetric stations. *Agricultural Water Management*, 151, 103–113. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.09.020>
- Smith, D. M., y Allen, S. J. (1996). Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*, 47(305), 1833–1844.
- Suresh, K., Nagamani, C., Kantha, D. L., y Kumar, M. K. (2012). Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica*, 50(4), 549–556. <http://doi.org/10.1007/s11099-012-0062-2>
- Suresh, K., Nagamani, C., Ramachandrudu, K., y Mathur, R. K. (2010). Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica*, 48(3), 430–436. <http://doi.org/10.1007/s11099-010-0056-x>
- Trcala, M., Cermák, J., y Čermák, J. (2012). Improvement of the trunk heat balance method including measurement of zero and reverse sap flows. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166-167, 120–126. <http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.009>
- Tripler, E., Shani, U., Ben-Gal, A., y Mualem, Y. (2012). Apparent steady state conditions in high resolution weighing-drainage lysimeters containing date palms grown under different salinities. *Agricultural Water Management*, 107, 66–73. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.01.010>
- Yin, G., Zhou, G. G., Morris, J., Huang, Z., Chu, G., y Zhou, G. G. (2004). Sap flow response of *Eucalyptus* (*Eucalyptus urophylla*) to environmental stress in South China. *Journal of Zhejiang University. Science*, 5(10), 1218–1225. <http://doi.org/10.1631/jzus.2004.1218>

Capítulo 4. Respuesta ecofisiológica de la palma de aceite en dos regiones de Colombia con limitaciones hídricas

La ecofisiología vegetal es una ciencia relativamente moderna, la cual se ha descrito por diversos autores como el estudio de las adaptaciones fisiológicas de los organismos al hábitat o al medio ambiente. También es conocida como ecología fisiológica y estudia, de manera generalizada, el crecimiento, la reproducción, la supervivencia, la abundancia y la distribución de las plantas, y además trata de explicar cómo estos procesos son condicionados por el entorno físico y químico del ambiente.

Tanto las plantas silvestres en condiciones naturales, como las plantas domesticadas están frecuentemente expuestas a factores ambientales que generan una respuesta diferencial en cada organismo, lo cual puede potencializar o contribuir a dar un mejor uso a su genotipo permitiendo expresar mecanismos que contribuyan con la aclimatación y adaptación al entorno en el que se encuentren. Entender y conocer estos mecanismos provee al ser humano la capacidad de tomar decisiones informadas que optimicen el desarrollo y crecimiento de las plantas de interés.

En los siguientes apartes, se presentan los resultados del estudio ecofisiológico de cultivares de palma de aceite bajo condiciones de siembra comercial en dos zonas de Colombia. Estos resultados son una aproximación que permite mostrar la respuesta diferencial de genotipos a las condiciones climáticas existentes y por lo tanto el resultado que este tipo de investigación genera como herramienta para toma de decisiones respecto a la gestión de nuevas siembras.

4.1 Impacto de la época seca sobre el intercambio de gases en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) y del híbrido (*Elaeis oleifera* H.B.K. x *Elaeis guineensis* Jacq.) bajo condiciones de campo en la zona oriental de Colombia³

4.1.1 Resumen

En la hacienda Cuernavaca de la plantación Unipalma S.A. ubicada en el municipio de Paratebueno – Cundinamarca, se encuentran sembradas desde el año 2006 palmas de la especie *Elaeis guineensis* y del híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. Oleifera*). Las palmas están ubicadas en dos lotes: Mecasaragua y La Aurora. Estos sitios han presentado la siguiente condición durante las épocas secas: el primero nunca ha tenido suministro de agua, el segundo siempre ha tenido riego por inundación de acuerdo a los parámetros de la plantación. En este trabajo se evaluaron los parámetros fisiológicos de las plantas (intercambio de gases y potenciales hídricos) en tres épocas del año 2013 (época seca, transición seca-húmeda y época húmeda). En la época seca en el lote con suministro de agua se encontraron tasas promedio de fotosíntesis de 11,81 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *E. guineensis* y de 11,64 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el híbrido OxG, y en el lote sin riego de 4,52 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en *E. guineensis* y 6,52 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el híbrido OxG, lo que significa una reducción del 75% de la fotosíntesis en *E. guineensis* y del 50% en el híbrido OxG. En La Aurora no se encontraron diferencias entre épocas ni entre materiales. La especie *E. guineensis* mostró ser más sensible al efecto del déficit hídrico comparada con el híbrido OxG bajo las condiciones del trabajo. Ambos materiales, respondieron satisfactoriamente al inicio de lluvias nivelando sus tasas fotosintéticas, es decir, evidenciando una excelente recuperación al evento estresante.

Palabras clave: fotosíntesis, transpiración, déficit hídrico, Llanos Orientales.

4.1.2 Introducción

La palma de aceite africana (*Elaeis guineensis* Jacq.) se ha constituido como uno de los cultivos más importantes de Colombia y del mundo. Adicionalmente, el híbrido interespecífico OxG (*Elaeis oleifera* (H.B.K) Cortés X *Elaeis guineensis* Jacq.) ha tomado fuerza durante la última década debido a las ventajas que presenta, especialmente en lo relacionado con resistencia a

³ Artículo publicado en: *Agronomía Colombiana* (2016), 34(3), 329-335 – Anexo 3.

enfermedades (Zambrano y Amblard, 2007). Por otra parte, a pesar del alto potencial de rendimiento que pueden alcanzar el híbrido (Bastidas, *et al.*, 2007) y el que tiene *E. guineensis*, se ha determinado que la producción esta asociada a condiciones edafoclimáticas, que involucran fluctuaciones a lo largo del año. Esto se ve reflejado en una concentración de la mayor parte de la cosecha en períodos cortos de tiempo, asociado en gran parte a los regímenes de precipitación (Henson y Chai, 1998)

El agua es el principal compuesto que participa en los procesos bioquímicos de fotosíntesis, además de ser el medio más importante de absorción y transporte de nutrientes del suelo (Cao *et al.*, 2011). Debido a esto, en los periodos secos la fotosíntesis puede ser inhibida debido al aumento en el déficit de presión de vapor que induce al cierre de los estomas (Rees, 1961; Dufrene y Saugier, 1993). Adicionalmente, estas épocas están asociadas con altas temperaturas, que pueden inducir una reducción en la eficiencia fotoquímica (Corley, 1982). Sin embargo, según Corley y Tinker (2009), las palmas cultivadas en zonas con condiciones no óptimas han podido ser aprovechadas dada la flexibilidad de esta especie para resistir condiciones adversas durante un amplio período.

En los Llanos Orientales de Colombia, la precipitación anual se concentra en un período de 7 a 8 meses, produciéndose un período seco de 4 meses con precipitaciones inferiores a los 50 mm mensuales (Rippstein *et al.*, 2001). Teniendo en cuenta que el suministro de agua y una temperatura apropiada son los factores más importantes que determinan el rendimiento de la palma de aceite en los trópicos y subtrópicos (Barrios *et al.*, 2003; Corley *et al.*, 1971), estos periodos de baja pluviometría impactan la producción, debido a su efecto sobre el llenado de los frutos, a la influencia sobre el aborto de inflorescencias o interacción sobre la diferenciación sexual entre otros (Corley y Tinker, 2003; Henson *et al.*, 2005).

Para evitar los efectos negativos de las épocas secas, las plantaciones realizan diferentes prácticas de riego, siendo las empíricas las más utilizadas (Lascano, 1998) pero no las recomendadas. Por otra parte, existen sistemas de riego estructurados (por ventanas, aspersión, goteo, etc.) los cuales pueden llegar a ser costosos (Monroy, 2010). Adicionalmente, esta práctica depende de la disponibilidad de agua de las cuencas hidrográficas, recurso que se ha ido disminuyendo (Domínguez *et al.*, 2008), por lo que cada vez se hace más difícil regar las plantaciones. Estas condiciones pueden ser abordadas por dos corrientes, una basada en la búsqueda de materiales tolerantes al déficit hídrico. Por otro lado, mediante la implementación

de sistema de riego eficientes y de bajo costo. Para la primera se hace necesario conocer la respuesta fisiológica de diferentes materiales a eventos estresantes.

4.1.3 Metodología

4.1.3.1 Localización

La investigación se desarrolló en la plantación Unipalma S.A., Hacienda Cuernavaca, lotes Mecasaragua y la Aurora ubicados en el piedemonte llanero a 4°19" de latitud norte y 73°13" longitud oeste, en el municipio de Paratebueno, departamento de Cundinamarca, Colombia. La zona de trabajo se encuentra a una altura de 245 m, presenta una temperatura media anual de 28 °C, una precipitación media anual de 3.500 mm y una humedad relativa del 80%.

4.1.3.2 Material Vegetal

Se trabajó con palmas de la especie *Elaeis guineensis* y del híbrido interespecífico OxG, de 9 años de edad (siembra 2004), sembradas en tres bolillos a 9x9 m y a 10x10 m respectivamente. Las palmas ubicadas en el lote Mecasaragua se han tenido solo condiciones de lluvia y nunca han tenido riego artificial, el lote la Aurora ha presentado en su historia riego en las épocas secas. La evaluación se realizó mediante un muestreo al azar en 16 palmas por tipo de material en cada lote durante tres estaciones (estación húmeda, estación seca y temporada de transición seca a húmeda). Para la estación seca, las evaluaciones se realizaron después de 70 días sin lluvia

4.1.3.3 Potencial Hídrico de la Planta

La determinación del potencial hídrico de la hoja se realizó mediante cámara de presión (bomba de Schölander, Soil Moisture, USA). El principio de operación consiste en introducir los folíolos, inmediatamente después de ser cortados, en una cámara hermética, la tapa cuenta con una pequeña abertura donde se expone la base de la nervadura central, y se aplica una presión dentro de la cámara mediante la inyección de nitrógeno gaseoso, de esta manera se contrarresta la presión negativa de la columna de agua que está en el folíolo, hasta que se observe una gota de agua en la base expuesta de la nervadura, se registró el valor obtenido con un manómetro integrado al equipo. Esta medición se realizó en 16 palmas por material, en tres folíolos del tercio medio de la hoja 17 de cada palma, las evaluaciones se hicieron entre las 4:00 y las 6:00 horas (*pre-alba*) para verificar si las plantas se encontraban estresadas

4.1.3.4 Medición de intercambio de gases

Para cuantificar el intercambio de gases (fotosíntesis (A) y transpiración (E)) se utilizó un medidor de fotosíntesis portátil (LiCor 6400XT, LI-COR Biosciences, EE. UU.) Con los siguientes parámetros de referencia: 400 ppm de CO₂ y 1000 μmolm⁻²s⁻¹ de radiación PAR. La fotosíntesis máxima se midió entre las 8:30 y las 11:30 h. El uso eficiente del agua para la fotosíntesis (UEA_f) se determinó mediante la relación de la fotosíntesis y la transpiración, es decir el cociente de la tasa fotosintética y la tasa de transpiración (A/E).

4.1.3.5 Fluorescencia de la clorofila

Se determinó la fluorescencia de la clorofila mediante la cámara de fluorescencia (6400-40) acoplada al sistema de fotosíntesis portátil LiCor 6400XT (USA) registrando los parámetros de rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm), Eficiencia fotoquímico del fotosistema II (φPSII) y la tasa de transferencia de electrones (ETR). Después del atardecer (18:00 horas) se tomaron 3 folíolos de la hoja 17 por cada palma, se adaptaron a oscuridad por 2 horas, se realizó medición de Fv/Fm, y posteriormente se saturó el folíolo por 1 minuto con radiación de 3000 μmolm⁻²s⁻¹ para posteriormente tomar la información de ETR y φPSII, las mediciones solo se realizaron en época seca y húmeda.

4.1.3.6 Análisis estadístico

La información fue obtenida a través de un muestreo, en un diseño completamente al azar, fue analizada mediante software SAS, realizando análisis de varianza y una comparación de medias mediante la prueba de Tukey con un valor p<0.05.

4.1.4 Resultados

4.1.4.1 Potencial hídrico

En la Figura 4-1 se muestra el comportamiento del potencial hídrico pre-alba de las palmas evaluadas en las diferentes épocas. Se encontraron diferencias significativas en el material híbrido en el lote con riego entre las épocas seca y transición registrando valores de -0,051 ± 0,0013 MPa y -0,118 ± 0,035 MPa respectivamente. En el lote sin riego el comportamiento fue diferente, hubo valores menores (-0,143 ± 0,100 MPa) en la época seca y de transición (-0,160 ± 0,052 MPa) comparada con la época húmeda (-0,084 ± 0,053 MPa), no obstante no hubo diferencias en este lote. Por otro lado el material *E. guineensis* presentó los valores más

negativos durante la época seca en el lote sin riego ($-0,509 \pm 0,095$ MPa) evidenciado un estrés por las plantas. Estos valores presentaron diferencias respecto a las épocas y en general a los demás grupos evaluados.

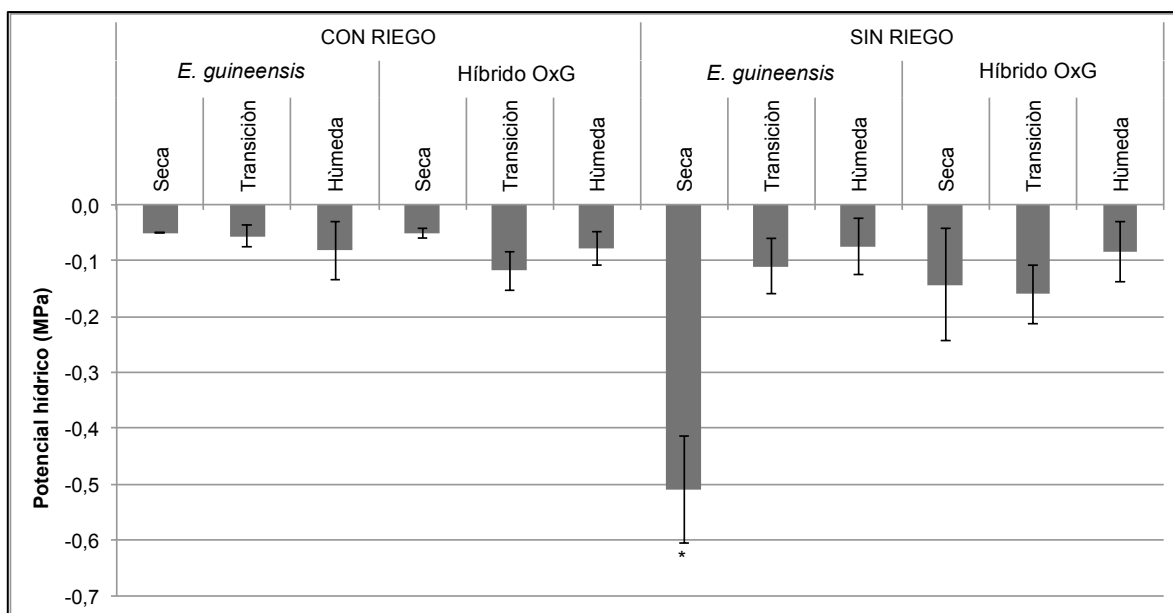


Figura 4-1. Potencial hídrico de la hoja (Ψ_f) en palma de aceite *E. guineensis* y el híbrido (*E. oleífera* x *E. guineensis*), en *pre-alba* en épocas contrastantes. Los valores con * son significativamente diferentes $p < 0,05$. Las barras verticales representan DE para $n = 16$.

4.1.4.2 Intercambio de gases

En la Figura 4-2 se observa el comportamiento de los materiales evaluados en los dos lotes (con riego y sin riego) y a través del tiempo en las 3 épocas (seca, transición y húmeda) respecto a la fotosíntesis (A_{sat}) y al Uso Eficiente del Agua para fotosíntesis (UEA_f).

En la tasa fotosintética se determinó que entre los 2 lotes hubo diferencias para *E. guineensis* durante la época seca, y en el híbrido durante época seca y de transición. Analizando los lotes de manera independiente, se encontró que en el sitio con riego no se encontraron diferencias significativas entre materiales ni a través del tiempo y las palmas tuvieron un promedio en A_{sat} de $11,81 \pm 2,4 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *E. guineensis* y de $11,64 \pm 2,3 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para el híbrido. Por el contrario, en el lote sin riego la época marcó diferencias en *E. guineensis*, donde se reportaron promedios en A_{sat} de $4,52 \pm 1,08$; $10,41 \pm 0,86$ y $13,14 \pm 0,99 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la época seca, de transición y húmeda respectivamente. En el híbrido se encontraron tasas de

6,52 ± 1,45; 9,44 ± 1,07 y 12,98 ± 0,89 $\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las mismas épocas. A pesar de estas variaciones entre los materiales no hubo diferencias significativas.

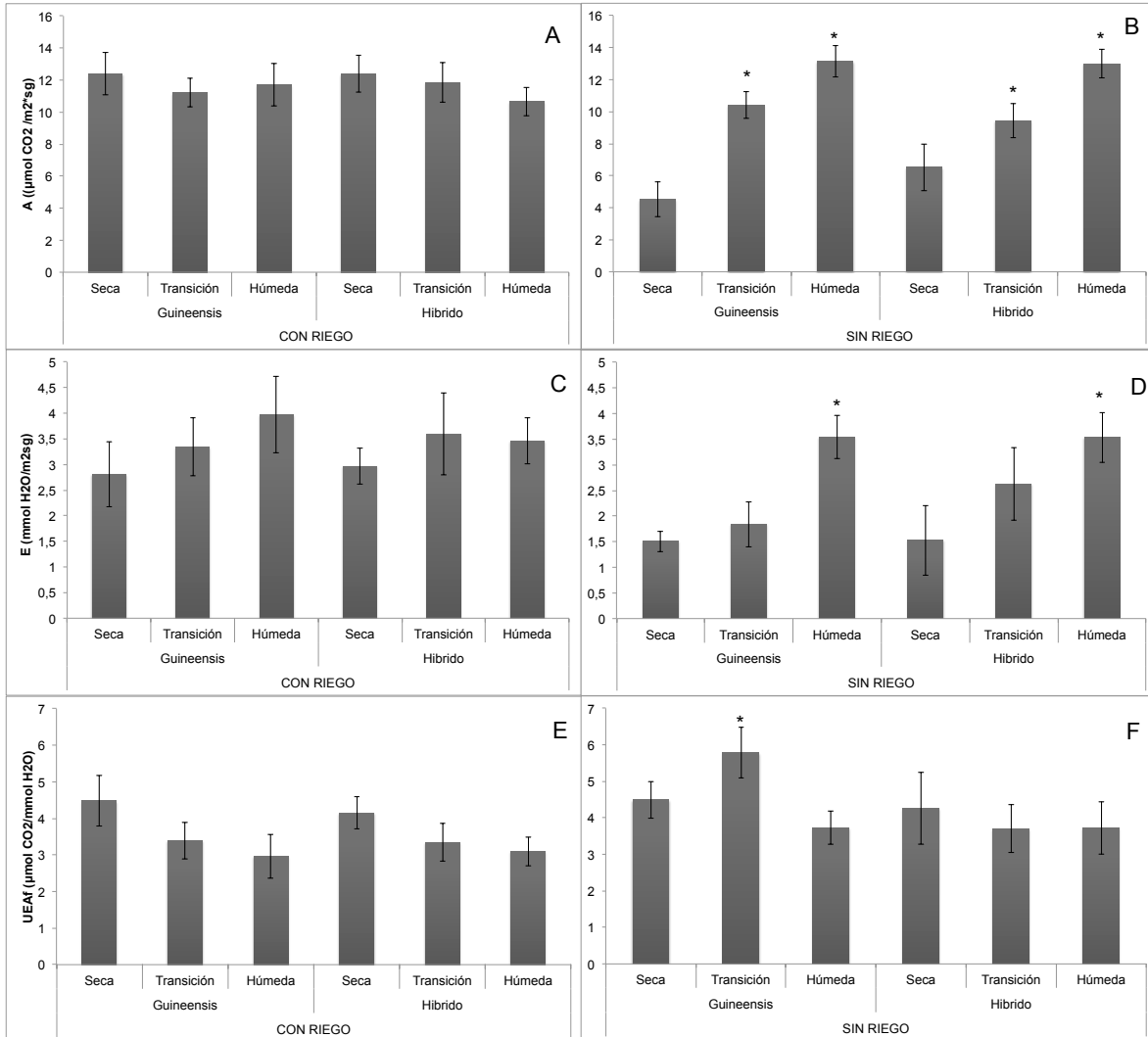


Figura 4-2. Respuesta del intercambio de gases, A y B :fotosíntesis máxima (A_{sat}); C y D: tasa de transpiración (E); E y F: uso eficiente del agua para la fotosíntesis (UEA_f) en palma de aceite *E. guineensis* y el híbrido OxG (*E. oleífera* x *E. guineensis*) en épocas contrastantes. La valores con * son significativamente diferentes $p < 0.05$. Las barras verticales representan DE para $n = 16$.

Un comportamiento similar presentó la transpiración (E) de los materiales evaluados entre los lotes, para *E. guineensis* hubo diferencias durante la época seca y de transición, mientras que para el híbrido solo hubo diferencias en la época seca entre los lotes. De acuerdo al análisis por lote se encontró que en el sitio con riego no hubo diferencias entre materiales ni a través del tiempo, con un promedio de $3,37 \pm 0,58 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ se mantuvo *E. guineensis*, y el híbrido con una tasa de transpiración de $3,34 \pm 0,33 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$. Respecto al lote sin riego *E. guineensis* no presentó diferencias entre la época seca y la de transición y mantuvo una tasa de $1,67 \pm 0,23 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que en la época húmeda se registró un valor de $3,54 \pm 0,64 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$, que marcó la diferencia para este material. La transpiración en el híbrido mostró un comportamiento diferente, puesto que entre la época seca y la húmeda se encontraron diferencias significativas, pero en la época de transición fue literalmente un intermedio de las anteriores, los valores reportados para la época seca, de transición y húmeda fueron respectivamente $1,52 \pm 0,67$; $2,62 \pm 0,70$ y $3,53 \pm 0,48 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$.

La relación de la tasa fotosintética y la tasa de transpiración determina el Uso Eficiente del Agua para la fotosíntesis (UEA_f) (Blum, 2009) que básicamente es una relación entre el agua que libera la planta para fijar una cantidad de CO_2 , por lo tanto un valor mayor en UEA_f implica mayor eficiencia en el uso del agua para realizar fotosíntesis. En el lote con riego se encontró que para ambos materiales hubo diferencias en entra la época seca y la húmeda con valores de $4,47 \pm 0,68$ y $2,96 \pm 0,60 \text{ } \mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ mientras que en la transición se reportaron datos intermedios entre la épocas contrastantes. Tampoco hubo diferencias entre los materiales, los cuales durante la época seca tuvieron una mayor eficiencia en el uso del agua, y a medida que iniciaron las lluvias fue decayendo. Para el lote sin riego se presentaron respuestas diferentes, en el híbrido no se encontraron diferencias significativas respecto al UEA_f a través del tiempo, con un valor promedio de $3,89 \pm 0,78 \text{ } \mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$, por el contrario *E. guineensis* disminuyó significativamente el UEA_f para la época húmeda.

4.1.4.3 Fluorescencia de la clorofila a

Se encontró que el rendimiento cuántico máximo (F_v/F_m) no tuvo diferencias significativas en ninguna de las comparaciones (Figura 4-3). El valor promedio de F_v/F_m fue de $0,81 \pm 0,02$, y no presentó ninguna tendencia relacionada con el lote ni la época. Para el lote con riego, entre las palmas evaluadas, el Quenchin no fotoquímico (NPQ) presentó variaciones pero no significativas, siendo mayor en la época húmeda para los dos materiales. Sin embargo, en el lote sin riego se evidenciaron diferencias en el NPQ entre las épocas para cada uno de los

materiales, siendo la estación húmeda la de valores más altos. Por otro lado, la eficiencia fotoquímica del fotosistema II ($\Phi_{P_{II}}$) y la tasa de transferencia de electrones (ETR) respondieron de manera similar, en el lote con riego no hubo diferencias entre épocas para el material *E. guineensis*. Por otra parte, los valores en época húmeda fueron menores de los encontrados en la época seca, para el material híbrido OxG se encontró el mismo patrón, ahora bien, para el lote sin riego ambas variables mostraron diferencias significativas entre las épocas para cada uno de los materiales evaluados.

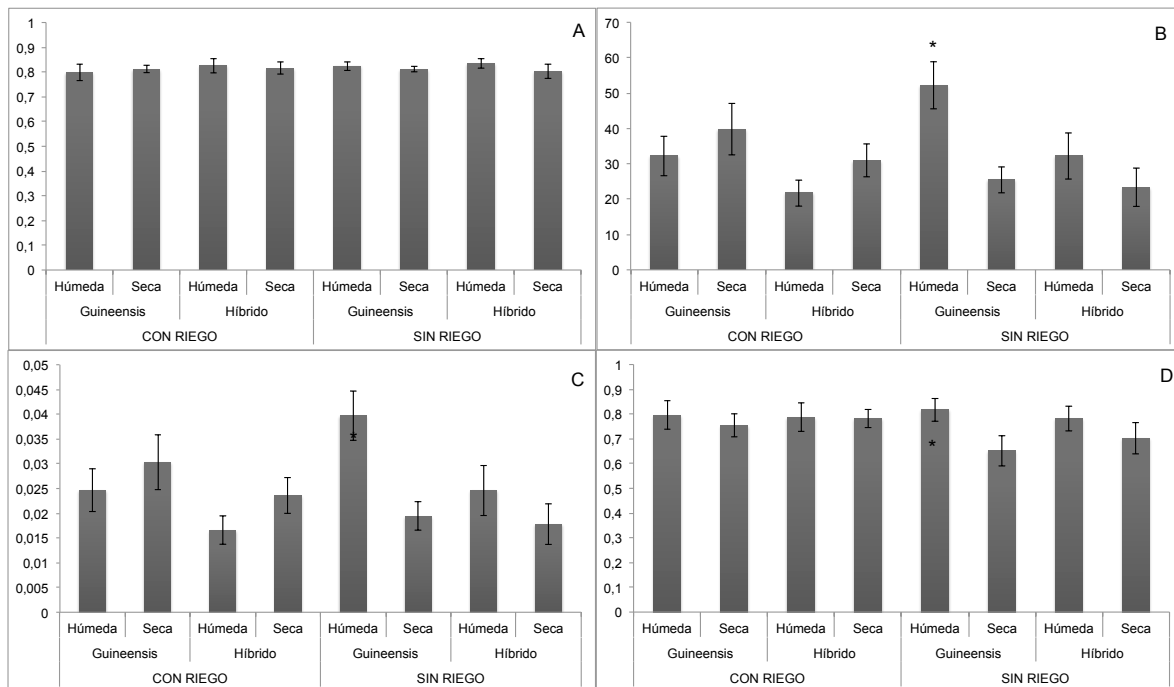


Figura 4-3. Respuesta de componentes de la fluorescencia de la clorofila a en palma de aceite *E. guineensis* y el híbrido (*E. oleifera* x *E. guineensis*) en dos épocas contrastantes. A: rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm); B: tasa de transferencia de electrones (ETR); C: eficiencia fotoquímica del fotosistema II ($\Phi_{P_{II}}$); D: quenching no fotoquímico (qN). Los valores con * son significativamente diferentes p < 0.05. Las barras verticales representan DE para n = 16.

4.1.5 Discusión

Los trabajos relacionados con el impacto del estrés hídrico sobre el intercambio de gases en palma de aceite se han desarrollado, en su mayoría, bajo condiciones controladas en plántulas

(Rivera, *et al.* 2013; Suresh *et al.* 2010) mostrando un fuerte alteración de la fotosíntesis, alcanzando disminuciones de hasta un 75% en las tasas de fotosíntesis bajo un el evento estresante. No obstante, es difícil encontrar en condiciones de campo situaciones con niveles de humedad del suelo tan bajos. Por ejemplo, el trabajo de Henson y Mohd Haniff (2007), muestra el efecto de la sequía en plantaciones de Malasia, dando algunas indicaciones útiles sobre la capacidad de la palma de aceite para funcionar durante períodos secos intermitentes a corto plazo.

En la zona de muestreo se presentó entre diciembre de 2012 y marzo de 2013 un periodo sin lluvias de 70 días, la medición para la época seca se realizó entre el día 64 y 68 de este periodo. Durante la época seca el comportamiento de las palmas sembradas en el lote Aurora (con riego) mostraron la misma tendencia respecto a la fijación de carbono, es decir que tanto las palmas de *E. guineensis* y del híbrido OxG mostraron los valores óptimos que generalmente se reportan para palmas sanas y bien regadas. Esto implica que el agua suministrada por riego no solamente contrarrestó el efecto de la carencia de lluvia, sino que además pudo haber una sinergia con las condiciones climáticas que estimuló el intercambio de gases. Henson y Mohd Haniff (2005) mostraron que en la época seca la respuesta más inmediata es el cierre de estomas y como consecuencia se reduce la tasa de transpiración. Sin embargo, en este trabajo como se observa en la Figura 4-2, aunque hay una disminución en la transpiración durante la época seca, no hubo diferencias, permitiendo tener suficiente agua disponible para mantener los estomas abiertos y evitar la disminución en fotosíntesis. Esto se ve reforzado por el aumento de la proporción de energía absorbida para el proceso fotosintético teniendo un incremento en el Φ_{PSII} (Figura 4-3), adicionalmente la fluorescencia variable máxima de clorofilas (F_v/F_m) no tuvo cambios, lo que denota que la época seca no generó un estrés sobre las palmas evaluadas en el lote con riego. Esta práctica se ve reflejada en un aumento del uso eficiente del agua para la fotosíntesis durante la época seca, siendo diferente ($P < 0,05$) al encontrado en época húmeda. Esto se ha reportado en otras especies mostrando que el UEA_r se incrementa con el riego durante sequías (Avola, *et al.*, 2008; Kiziloglu, *et al.*, 2009; Singh y Reddy, 2011). Adicionalmente, los valores de potencial hídrico reflejaron que el suministro de agua por inundación permitió mantener una tensión similar entre los materiales y las épocas de muestreo, siendo un aliciente para evitar el déficit hídrico en este lote.

Como escenario contrastante esta el lote Mecasaragua (sin riego), el cual mostró el mayor impacto sobre el intercambio de gases en la época seca, con 64 días sin precipitación y una

humedad del suelo cercana al 12% HV (22% HV en época húmeda), en donde el estrés se pudo evidenciar por la disminución en la tensión hídrica de las plantas durante la época seca, sobre todo en la especie *E. guineensis*. La temporada de déficit hídrico provocó en las palmas de *E. guineensis* una reducción de la tasa fotosintética en un 66 % comparada con el lote la Aurora, y en un 70 % comparándose en el mismo lote pero en época húmeda. Para las palmas del híbrido OxG se presentaron disminuciones del 56 % en la tasa fotosintética comparada con el lote irrigado y del 50 % en el mismo lote sin riego posiblemente estas variaciones entre cultivares pueden estar dadas por la estructura de las hojas y el mayor porte que tiene el híbrido OxG frente a la especie *E. guineensis*. Por otra parte, el Fv/Fm no mostró cambios significativos, lo que hace pensar que las palmas pueden tener mecanismos de aclimatación o de pronta recuperación en su fotosistema II. No obstante, la cantidad de energía recibida durante la época seca no puede ser utilizada de la misma manera que lo hacen las palmas bien hidratadas y por lo tanto disminuye la cantidad usada para los procesos fotoquímicos encontrando una disminución significativa en el Φ_{PSII} (Figura 4-3), relacionada con perturbaciones en la tasa de transferencia de electrones (ETR). Esta caída puede estar estrechamente relacionada con la tasa de transpiración ya que paso de $3,8 \mu\text{mol}^*\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en época húmeda a $1,5 \mu\text{mol}^*\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ durante la época seca, siendo la época de transición un reflejo de una buena recuperación metabólica de las palmas en su proceso de rehidratación, como se ha visto en palmas jóvenes (Suresh, *et al.*, 2010) y similar pasa con el olivo (Sofo, *et al.*, 2009) que mostraron una excelente recuperación de las plantas después de un estrés severo alcanzando los niveles normales en un periodo corto, esta respuesta se encontró en *E. guineensis* y en el híbrido sembrados en el lote sin riego, logrando valores superiores a los encontrados en el lote con riego, como un posible mecanismo de compensación. Una respuesta interesante es la reportada con el UEA_f que a diferencia del lote con riego, no se presentaron diferencias entre las épocas contrastantes. Sin embargo, la especie *E. guineensis* marcó un incremento en la transición, mostrando que el inicio de lluvias y un aumento de la humedad del suelo permite que utilice el agua mas rápido que lo mostrado por el híbrido OxG.

Los resultados encontrados soportan la necesidad de usar el riego para evitar que las palmas se vean afectadas por la carencia de lluvias. Kallarackal y colaboradores (2004) determinaron que independiente del microclima observado en 3 regiones de la India donde había sembrada palma, el riego impidió un efecto negativo en la producción durante periodos secos. Sin embargo, determinar cuál es el mejor sistema de riego ha sido un tema de amplia discusión, una revisión de 15 años de riego en el sur de Tailandia (Tittinutchanon y Nakharin, 2008) mostró

que no hubo diferencias en 4 sistemas de riego, y que el favorecimiento de cualquier tipo de medio para riego está asociado a los costos de acondicionamiento. Es por esto que el riego propende por incrementar el potencial de producción de la palma de aceite (Mejía, 2000).

4.1.6 Conclusiones

Después de comparar el intercambio de gases entre un lote con riego y un lote sin riego en tres épocas contrastantes, se evidenció el impacto drástico que tuvo la época seca sobre la tasa de fotosíntesis, tanto en híbrido como en *E guineensis*, disminuyendo el intercambio hasta en un 70%. Teniendo en cuenta estos resultados se recomienda el uso de suministro artificial de agua para evitar una fuerte caída de la fijación de carbono en el cultivo de palma de aceite. Es necesario estudiar el impacto del no riego sobre la producción de racimos para cuantificar la pérdida comercial de fruto causada por periodos de estrés hídrico.

4.1.7 Agradecimientos

Al Fondo de Fomento Palmero por la financiación de la investigación y a la plantación Unipalma S.A. y a su personal de apoyo

4.1.8 Referencias

- Avola, G., Cavallaro, V., Patanè, C., y Riggi, E. (2008). Gas exchange and photosynthetic water use efficiency in response to light, CO₂ concentration and temperature in *Vicia faba*. *Journal of Plant Physiology*, 165(8), 796–804. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.09.004>
- Barrios, R., Arteaga, A., Florentino, A., y Amaya, G. (2003). Evaluación de sistemas de subirrigación y de aspersión en suelos cultivados con palma aceitera. *Revista Multidisciplinaria de La Escuela de Ingeniería Agronómica de La Universidad de Oriente*, 3(1), 39–46.
- Bastidas, S., Peña, E., Reyes, R., Pérez, J., y Tolosa, W. (2007). Comportamiento agronómico del cultivar híbrido RC1 de Palma de aceite (*Elaeis*). *Revista Corpoica - Ciencia Y Tecnología Agropecuaria*, 8(1), 5–11.
- Blum, a. (2009). Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*, 112, 119–123. <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>

- Cao, H., Sun, C., Shao, H., y Lei, X. (2011). Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 10(14), 2630–2637. <http://doi.org/10.5897/AJB10.1272>
- Corley, R. H. ., y Tinker, P. B. (2003). *The Oil Palm*. (R. H. . Corley y P. B. Tinker, Eds.) (Fourth). Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.
- Corley, R. H. V., Hardon, J. J., Tang, Y., y Tan, G. . (1971). Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) I. Estimation of growth parameters and application in breeding. *Euphytica*, 20, 307–315.
- Domínguez, E., Rivera, H. G., Vanegas, R., y Moreno, P. (2008). Relaciones demanda-oferta de agua y el índice de escasez de agua como herramientas de evaluación del recurso hídrico Colombiano. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 32(123), 195–212.
- Henson, I. A. N. E., Roslan, M., Mohd, N., Mohd Haniff, H., y Yahya, Z. (2005). Stress development and its detection in young oil palms in north kedah, malaysia. *Journal of Oil Palm Research*, 17(June), 11–26.
- Henson, I. E., y Chai, S. H. (1998). Analysis of oil palm productivity. III. Seasonal variation in assimilate requirements, assimilation capacity, assimilation late storage and apparent photosynthetic conversion efficiency. *Journal of Oil Palm Research*, 10(1), 35–51.
- Kallarackal, J., Jeyakumar, P., y George, S. J. (2004). Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular India. *Journal of Oil Palm Research*, 16(1), 45–53.
- Kiziloglu, F. M., Sahin, U., Kuslu, Y., y Tunc, T. (2009). Determining water – yield relationship, water use efficiency, crop and pan coefficients for silage maize in a semiarid region. *Irrigation Science*, 27, 129–137. <http://doi.org/10.1007/s00271-008-0127-y>
- Lascano, R. (1998). Bases tecnológicas para el riego en palma de aceite. *Revista Palmas*, 19(Número Especial), 229–241.

-
- Mejía, J. (2000). y efectos del riego sobre la producción de racimos , una revisión de literatura Water consumption by the oil palm and effects of the irrigation on bunch production : A review of literature. *Revista Palmas*, 21, 51 – 58.
- Monroy, J. J. (2010). Sistema de riego por superficie mediante el método de tubería de ventanas en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Revista P*, 31(4), 36–44.
- Rippstein, G., Escobar, G., y Motta, F. (2001). *Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos orientales de Colombia*. (G. Rippstein, G. Escobar, y F. Motta, Eds.). Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical.
- Singh, S. K., y Reddy, K. R. (2011). Journal of Photochemistry and Photobiology B : Biology Regulation of photosynthesis , fluorescence , stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L .] Walp .) under drought. *Journal of Photochemistry y Photobiology, B: Biology*, 105(1), 40–50. <http://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001>
- Sofo, A., Dichio, B., Montanaro, G., y Xiloyannis, C. (2009). Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering. *Agricultural Water Management*, 96(8), 1201–1206. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2009.03.004>
- Suresh, K., Nagamani, C., Ramachandrudu, K., y Mathur, R. K. (2010). Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica*, 48(3), 430–436. <http://doi.org/10.1007/s11099-010-0056-x>
- Tittinutchanon, P., y Nakharin, C. (2008). A review of 15 years of oil palm irrigation research, 1–12.
- Zambrano, J. E., y Amblard, P. (2007). Resultados de los primeros ensayos del cultivo de híbrido interespecifico de *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* en el piedemonte llanero colombiano (Hacienda la Cabaña S.A.). *Revista Palmas*, 28, 234 – 240.

4.2 Respuesta fisiológica, rendimiento y calidad de aceite de cultivares comerciales de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) y del híbrido OxG (*Elaeis oleifera* H.B.K. x *Elaeis guineensis* Jacq.) a condiciones climáticas contrastantes en la zona central de Colombia ⁴

4.2.1 Resumen

La palma de aceite es el cultivo oleaginoso más productivo y de mayor consumo en el mundo. La palma está sembrada en diferentes zonas geográficas en las cuales, bajo el escenario de cambio climático, se prevé que aumentará la frecuencia de fenómenos meteorológicos extremos. Determinar la respuesta de la palma de aceite a condiciones climáticas contrastantes es un paso para entender cómo diferentes materiales genéticos, responden a condiciones climáticas favorables y desfavorables y así poder encontrar fuentes de tolerancia a los diferentes tipos de estrés impuestos por el cambio climático, además de establecer los cultivares adecuados para cada zona palmera. Así, se evaluó la respuesta fisiológica, la calidad de aceite y la producción de 11 cultivares comerciales de palma de aceite, de diferentes orígenes, de 6 años de siembra en 2 periodos del año con condiciones climáticas contrastantes- época de lluvia y época seca-. Se observó que el primer impacto de un periodo con déficit hídrico (época seca) es la reducción generalizada del intercambio de gases en todos los materiales. Así, la fotosíntesis disminuyó entre el 25% al 40% y la transpiración disminuyó entre el 10% y el 50%. La palma de aceite aumentó la concentración de azúcares en la hoja durante la época seca entre un 14% y un 114%, adicionalmente algunos cultivares fueron hasta un 27%, más eficientes en el uso de agua para la fotosíntesis durante la temporada seca. No se encontraron diferencias entre las épocas en la calidad del aceite de los cultivares cosechados. En general se observaron cambios en la fisiología de la palma de aceite en respuesta al déficit hídrico, relacionados con la capacidad de la palma a responder y sobrevivir períodos de sequía. Sin embargo, la expresión del potencial fotosintético y de producción de los diferentes cultivares evaluados está relacionada con unas adecuadas condiciones edafoclimáticas, que es probable puedan ser encontradas en otras zonas palmeras

Palabras clave: fotosíntesis, transpiración, déficit hídrico, uso eficiente de agua.

⁴ Artículo publicado en: *Australian Journal of Crop Science* (2019),13(03): 424–432.– Anexo 4.

4.2.2 Introducción

En el mundo hay cerca de 17 millones de hectáreas sembradas con palma de aceite que producen más del 33% de las grasas y aceites que consume el mundo (Fedepalma 2016). Los fenómenos asociados al cambio climático han impactado fuertemente las zonas palmeras, de tal manera que en muchos casos no se ha logrado obtener los rendimientos esperados, lo cual ha generado pérdida de rentabilidad para la agroindustria y su impacto en el suministro de aceite al mercado mundial (Barcelos *et al.*, 2015; Pirker *et al.*, 2016; Rival, 2017)

Dentro de los factores ambientales susceptibles de ser alterados por el cambio climático, el agua y la temperatura son los más importantes, puesto que pueden determinar el rendimiento de la palma de aceite en los trópicos y subtropicos (Barrios, *et al.*, 2003; Corley, *et al.*, 1971; Romero *et al.*, 2007), debido a su efecto sobre el llenado de los frutos, la influencia sobre el aborto de inflorescencias o interacción sobre la diferenciación sexual, entre otros (Corley y Tinker, 2003; Henson *et al.*, 2005). El agua es el principal compuesto que participa en los procesos bioquímicos de fotosíntesis, además de ser el medio mas importante de absorción y transporte de nutrientes del suelo (Cao, *et al.*, 2011). En periodos secos la fotosíntesis puede ser inhibida debido a un aumento en el déficit de presión de vapor que obliga al cierre de los estomas (Dufrene y Saugier, 1993; Smith, 1989). Estas épocas están asociadas con altas temperaturas, que inducen una reducción en la eficiencia fotoquímica (Corley, *et al.*, 1973) impactando negativamente la fotosíntesis y consecuentemente, la productividad. La relación de intensidad y duración entre época seca y humedad a lo largo del año, se ve reflejada en una concentración de la mayor parte de la cosecha en períodos cortos de tiempo (Henson y Chai, 1998).

A medida que aumenta la incidencia del déficit hídrico e incrementan las temperaturas en muchas regiones productoras de palma de aceite por efecto del cambio climático, se hace urgente conocer cómo responden y se adaptan los cultivos a estas condiciones fluctuantes (Berger, *et al.*, 2016) ya que algunos estudios han demostrado que los cultivares modernos no están bien adaptados a los recientes cambios atmosféricos (Martre, *et al.*, 2017). Es por esto que el reto del mejoramiento para palma de aceite debe ser un trabajo multidisciplinario, abarcando herramientas moleculares (Rival, 2017), entendiendo la respuesta de los cultivares de palma a condiciones limitadas por factores abióticos (Jazayeri, *et al.*, 2015; Rivera, *et al.*, 2012; Suresh, *et al.*, 2012) y bióticos (Ávila, *et al.*, 2014; Moreno-Chacón, *et al.*, 2013; Navia,

et al., 2014) y desarrollando estudios a nivel socioeconómico y de viabilidad del cultivo, ya sea por regiones agroclimáticas definidas (Pirker, *et al.*, 2016) o por casos sitio-específicos donde se puedan desarrollar plantaciones de palma de aceite (Rhebergen *et al.*, 2016) estimando las limitaciones que ofrece la tierra disponible (Meijide *et al.*, 2017; Sato, *et al.*, 2017).

La investigación sobre mejoramiento genético relacionado con las condiciones extremas impuestas por el cambio climático debe iniciar con la identificación de fuentes de tolerancia a los diferentes tipos de estrés que sufren las palmas. Un primer paso hacia la identificación de estas fuentes de tolerancia es la caracterización de la respuesta de diferentes materiales genéticos a condiciones ambientales contrastantes. En Colombia se tiene una gran variedad de materiales genéticos de diferentes procedencias en los cuales se puede iniciar la búsqueda de estas fuentes de tolerancia. Así, se siembran cultivares de *E. guineensis* provenientes de programas de mejoramiento de Malasia, Zaire, Nigeria, Costa de Marfil, Indonesia y Papua Nueva Guinea, los cuales han sido desarrolladas para las condiciones ambientales de esas zonas productoras (Bastidas, *et al.*, 1993; Rey, *et al.*, 2004). Adicionalmente, se cultivan híbridos interespecíficos OxG (*E. guineensis* x *E. oleifera*), los cuales inicialmente surgieron como respuesta a problemas sanitarios que ha sufrido *E. guineensis* en la región (Zambrano y Amblard, 2007). Sumado a lo anterior, estos híbridos interespecíficos tienen una serie de ventajas en términos de crecimiento lento, alta producción de racimos de fruta fresca y calidad de aceite, que los hacen muy promisorios para su cultivo comercial a nivel mundial.

A pesar del alto potencial de rendimiento que puede alcanzar los híbridos interespecíficos OxG (Bastidas, *et al.*, 2007) y de la alta producción de cultivares de *E. guineensis* (Bastidas *et al.*, 1993; Dumortier, 2004), se ha determinado que existe una respuesta diferencial conferida por la relación genotipo - ambiente (Rafii *et al.*, 2012; Rafii, *et al.*, 2001) estableciendo claramente la necesidad de estudiar a fondo el comportamiento de los cultivares en su entorno para poder establecer la mejor relación genotipo x ambiente, que permita, ubicarlos adecuadamente de acuerdo con las condiciones edafoclimáticas de cada zona y a su respuesta ecofisiológica (Romero, *et al.*, 2007)

En este orden de ideas, el objetivo de esta investigación fue la determinación de la respuesta fisiológica de diferentes cultivares comerciales de palma de aceite a condiciones climáticas contrastantes cómo un primer paso para la identificación de fuentes de tolerancia al estrés impuesto por las condiciones extremas que se están viviendo a causa del cambio climático. Para cuantificar esta respuesta se decidió evaluar el intercambio de gases, ya que es una de

las primeras y más importantes variables que se ven afectadas por el clima, partiendo de la hipótesis que la época seca generaría una reducción significativa de las tasas fotosintéticas y de transpiración en los cultivos. Para corroborar el efecto del déficit hídrico se evaluó el potencial hídrico foliar, que a su vez puede ser un indicador de osmorregulación. Por lo tanto, fue importante medir los osmolitos con el fin de determinar si están asociados a mecanismos de osmoprotección. Adicionalmente, al considerar en esta investigación que las épocas marcadas generan diferencias en la producción y calidad de aceite, se decidió medir las variables agronómicas. La información que se presenta a continuación podrá ser utilizada para decidir en cuál Zona sembrar cada tipo de cultivar, de acuerdo a su grado de respuesta a las condiciones cambiantes y limitantes especialmente en términos de suministro hídrico (Kallarackal, *et al.*, 2004).

4.2.3 Metodología

4.2.3.1 Localización

Este trabajo fue realizado durante los años 2008-2010 en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína (CEPV), Departamento de Santander - Colombia (6° 58 N; 73°42 O). El sitio se encuentra a una altitud de 140 m, presenta una humedad relativa de 75 % y una temperatura promedio de 29 °C, precipitación bimodal promedio anual de 3200 mm. En el periodo de trabajo se contó con época seca (enero de 2008 y enero de 2010) y época húmeda (septiembre de 2008 y septiembre de 2010), momentos en los cuales se registraron las variables ecofisiológicas (Tabla 4-1.)

Tabla 4-1. Condiciones de precipitación, temperatura y humedad en el CEPV durante los años de seguimiento, se resaltan las condiciones ambientales de los meses de muestreo de las variables fisiológicas

Año	Variable	Unidad	Mes											
			Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
2008	Precipitación	mm	31.0	110.0	212.0	417.0	494.0	274.0	416.0	392.0	426.0	436.0	466.0	126.0
	Temperatura	°C	29.6	28.3	27.7	28.0	27.7	28.2	27.8	27.4	28.1	27.6	27.2	27.8
	Humedad	%	71.8	78.2	82.2	84.0	85.7	83.7	84.4	85.0	82.9	85.4	88.0	81.7
2009	Precipitación	mm	188.0	140.2	589.6	182.9	410.8	382.7	281.7	343.7	191.0	346.0	172.0	222.0
	Temperatura	°C	27.9	28.4	27.9	28.5	27.8	28.1	29.0	28.8	29.1	28.3	ND	ND
	Humedad	%	83.0	80.5	83.6	83.2	85.7	84.6	81.2	81.5	81.7	83.7	ND	ND
2010	Precipitación	mm	3.3	213.8	159.9	369.6	410.4	267.3	309.7	545.8	594.7	613.0	489.4	485.9
	Temperatura	°C	35.7	ND	29.2	28.4	28.8	28.1	27.6	ND	27.9	28.4	27.0	27.0
	Humedad	%	51.6	ND	83.5	86.5	84.7	85.0	86.0	ND	83.9	83.3	87.4	87.1

4.2.3.2 Material Vegetal

Para la evaluación ecofisiológica se seleccionaron 11 cultivares comerciales de palma de aceite, los cuales correspondieron a 9 cultivares de la especie *E. guineensis* y 2 del híbrido interespecífico OxG (*E. oleifera* x *E. guineensis*). Las palmas fueron sembradas en una Unidad de Manejo Agronómico (UMA) caracterizada por condiciones homogéneas de clima y mismo suelo, perteneciente a la consociación la Vizcaína (LV - Fluvaquentic Eutrudept). Las palmas se sembraron en un lote de 10 hectáreas en el año 2004, con disposición en triángulo. La densidad de siembra de *E. guineensis* y del híbrido OxG fue de 9x9 m y 10x10 m respectivamente. los cultivares están sembrados en parcelas con 3 repeticiones y 16 palmas por repetición. Las mediciones de las variables fisiológicas se realizaron en 3 palmas por repetición y los datos fueron obtenidos en 3 folíolos del tercio medio de la hoja 17 de cada palma.

4.2.3.3 Parámetros fisiológicos

Para cuantificar el intercambio de gases (fotosíntesis y transpiración) se usó un medidor de fotosíntesis portátil (LI6400XT, LiCor, Inc. USA) se fijaron los parámetros de CO₂ de referencia en 400 ppm, radiación PAR 1000 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, temperatura del bloque en 30°C y flujo en 170 mmols^{-1} , los datos de fotosíntesis fueron capturados en el rango de las 9:00 horas y las 11:00 horas, lapso de tiempo donde se presentan los máximos de fotosíntesis (Bayona, *et al.*, 2007), las mediciones se realizaron en 3 folíolos de sol por cada palma. La fluorescencia de la clorofila se determinó en las horas del anochecer (después de las 18:00 horas) mediante la cámara de fluorescencia (LI6400–40) acoplada al sistema de fotosíntesis portátil LI6400XT, se tomaron 3 folíolos por cada palma, se adaptaron a oscuridad por 2 horas, se realizó medición del rendimiento cuántico máximo de PSII (Fv/Fm). La determinación del potencia hídrico de la hoja se realizó mediante una cámara de presión (bomba de Schölander, Soil Moisture, USA) usando 3 folíolos por cada palma.

4.2.3.4 Parámetros Bioquímicos

De los folíolos que se les midió intercambio de gases se recolectó tejido y se conservó en nitrógeno líquido. Posteriormente, en el laboratorio, el tejido fue macerado con nitrógeno líquido; se cuantificaron azúcares reductores por el método de Somogyi (Somogyi, 1945): se tomaron 0.2 g de macerado; se extrajo con buffer de acetato de sodio 50 mM pH 5.0, se

centrifugó a 4°C; se recuperó el sobrenadante del cual se tomó una alícuota de 10 µl, a la cual se le agregó reactivo Somogyi I (200 µl) y Somogyi II (50 µl), se calentó a ebullición por 20 minutos, posteriormente se le adicionó reactivo de Nelson (250 µl) y agua destilada (750 µl), se determinó absorbancia a 660 nm. La cuantificación de prolina se llevó a cabo por el método con ninhidrina en medio ácido (Bates, 1973): se tomaron 0.25 g de macerado; se extrajo en ácido sulfosalicílico 3%; se centrifugó a 6000 rpm; a 1 ml de sobrenadante se le adicionó 1 ml de ninhidrina (preparada *in situ*) y 1 ml de ácido acético glacial; se incubó por 1 h a 98°C; posterior se enfrió sobre hielo-agua y se adicionó 3 ml de tolueno. Después de 3 minutos se colectó la fase orgánica y se determinó absorbancia a 520 nm

4.2.3.5 Parámetros de producción y calidad de aceite

Para determinar la producción de cada cultivar se realizó registro de producción, consistente en el pesaje, *in situ*, de cada uno de los racimos cosechados por palma durante el periodo de la investigación. Para cada época contrastante se tomó una muestra de 4 racimos de cada material, se realizaron las mediciones de acuerdo al protocolo de análisis de racimo descrito por García y Yáñez (2000) y se realizó extracción y cuantificación de ácidos grasos según protocolo descrito por Prada y colaboradores (2012).

4.2.3.6 Análisis estadístico

La información fue obtenida por muestreo, en un diseño completamente al azar, fue analizada mediante software SAS, realizando análisis de varianza y una comparación de medias mediante la prueba de Tukey ($p < 0.05$). Se realizaron correlaciones entre peso medio del racimo con variables climáticas. Se realizaron análisis de componentes principales para las variables fisiológicas y bioquímicas..

4.2.4 Resultados

4.2.4.1 Parámetros fisiológicos

El potencial hídrico de la hoja (Ψ_f) (Figura 4-4) presentó diferencias estadísticas significativas entre cultivares y entre épocas. Durante la época húmeda se registraron, para todos los cultivares, valores menos negativos (máximo Ψ_f : -0.99 MPa y mínimo Ψ_f : -0,66 MPa) que durante la época seca (máximo Ψ_f : -1,50 MPa y mínimo Ψ_f : -1,06 MPa). El cultivar IRHO 1001

tuvo la menor diferencia de Ψ_f entre los periodos evaluados, con un 27% de aumento en la tensión hídrica de época húmeda a época seca, mientras que el híbrido OxG 2783 alcanzó la mayor diferencia de Ψ_f , 116% más negativo. De igual manera, se evidenció la respuesta en el intercambio de gases (Figura 4-5) cuando en el periodo húmedo se encontraron los máximos valores de fotosíntesis ($A = 15,47 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de transpiración ($E = 4,18 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$) presentados por el cultivar IRHO 1001; mientras que ASD DXG tuvo la menor A_{sat} ($11,89 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y ASD DXN la menor E ($3,70 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$). Durante la temporada seca nuevamente IRHO 1001 presentó la mayor A ($10,59 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y E ($3,7 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$); el menor valor de fotosíntesis y de transpiración lo presentó ASD DXN ($8,11 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $1.87 \text{ mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ respectivamente). Estos valores indican que los cultivares para la época seca presentaron, de manera general, una reducción entre el 25% al 40% en A_{sat} , y un descenso para E entre un 9% hasta un 50%.

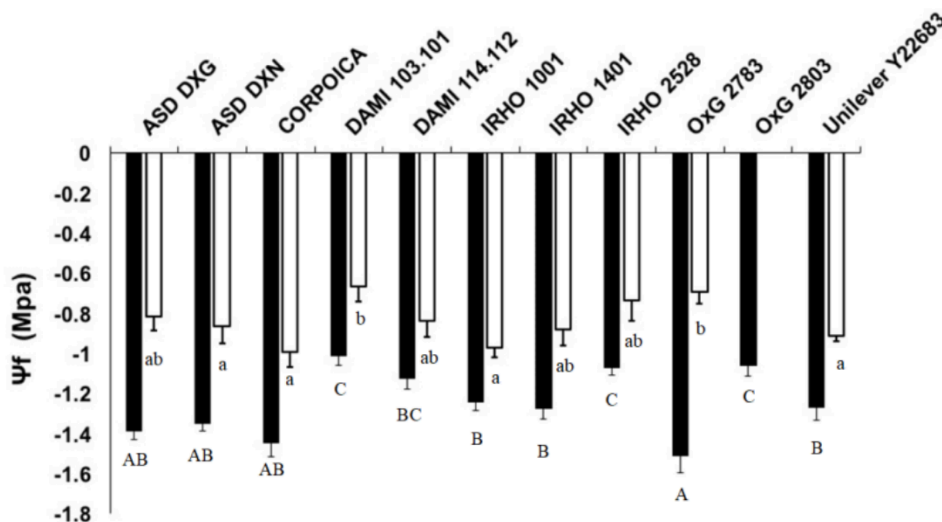


Figura 4-4. Potencial hídrico foliar (Ψ_f) en 11 cultivares de palma de aceite, bajo condiciones de campo en época seca (barra oscura) y en época húmeda (barra clara). Promedios con diferente letra son significativamente diferentes. Las barras verticales representan ES para $n=9$

En cuanto al uso eficiente del agua para la fotosíntesis (UEAf), la respuesta fue bastante heterogénea y aunque hubo diferencias entre cultivares y épocas, no hay un patrón constante. De esta manera, mientras algunos cultivares (ej.: Corpoica, IRHO 1001, IRHO 1401, OxG 2783) mostraron, en el cambio de época húmeda a seca, una reducción hasta del 37% en el UEAf, otros cultivares (ej.: ASD DxN, DAMI 114.112, IRHO2528) tuvieron una mejoría hasta del 23% del UEAf. Respecto a la eficiencia máxima cuántica del PSII (F_v/F_m) esta se mantuvo similar

entre las épocas y los cultivares, aunque con diferencias significativas ($p < 0,5$), encontrándose que para todos las evaluaciones el Fv/Fm estaba por encima de los valores ($>0,80$) generalmente referenciados para plantas sanas.

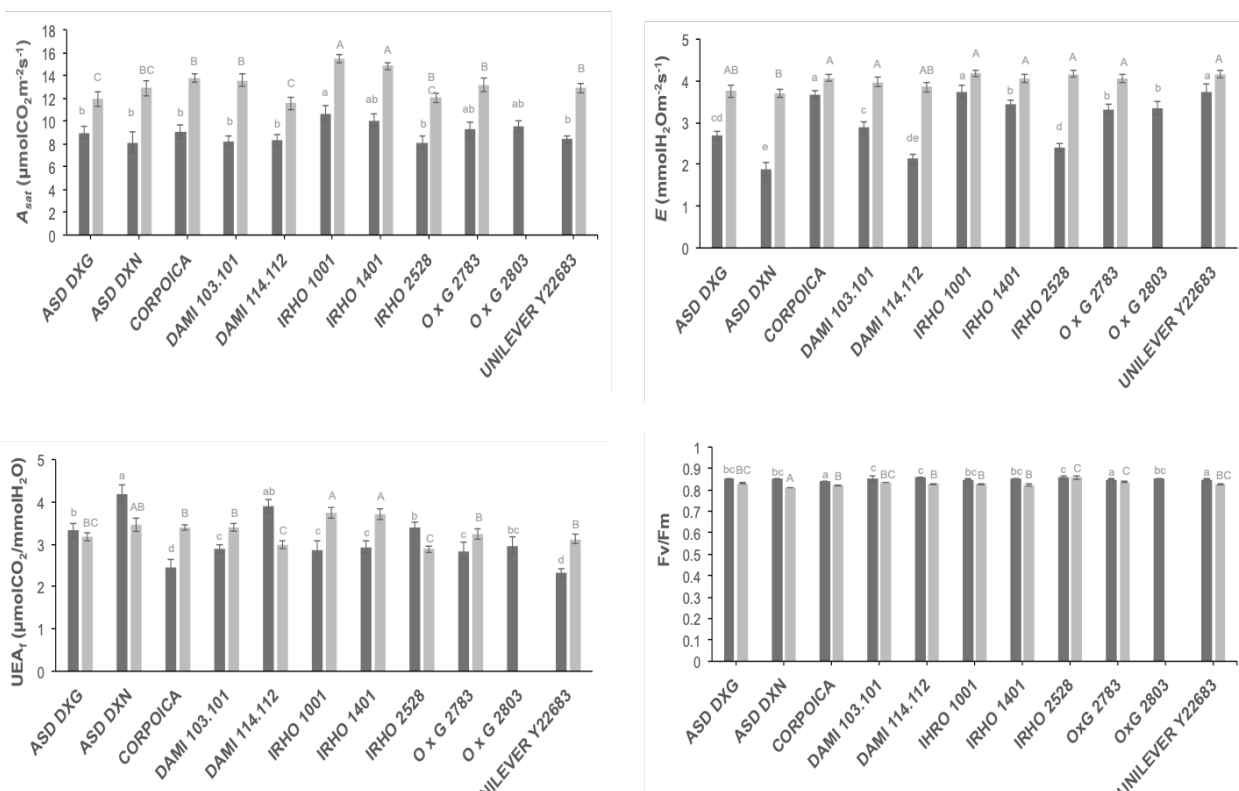


Figura 4-5. Tasa fotosintética (Asat), tasa de transpiración (E), Uso eficiente del agua para la fotosíntesis (UEAf) y máxima eficiencia cuántica del PSII (Fv/Fm) en 11 cultivares de palma de aceite, bajo condiciones de campo en época seca (Barra oscura) y en época húmeda (Barra clara). Promedios con diferente letra son significativamente diferentes. Las barras verticales representan ES para n=9.

4.2.4.2 Parámetros bioquímicos

Las variables bioquímicas evaluadas (prolina y azúcares reductores) presentaron diferencias estadísticamente significativas entre épocas y entre cultivares. Se encontró que en todos los cultivares hubo una disminución en la concentración de prolina pasando de época húmeda a época seca, con reducciones entre el 11,41% en el cultivar IRHO 2528 y el 39,63% para el cultivar Corpoica. De manera opuesta, la concentración de azúcares reductores se incrementó en la misma transición, teniendo aumentos entre el 14,91% en el cultivar Unilever, hasta el 114% en el IRHO 1001 respecto a la época húmeda (Figura 4-6).

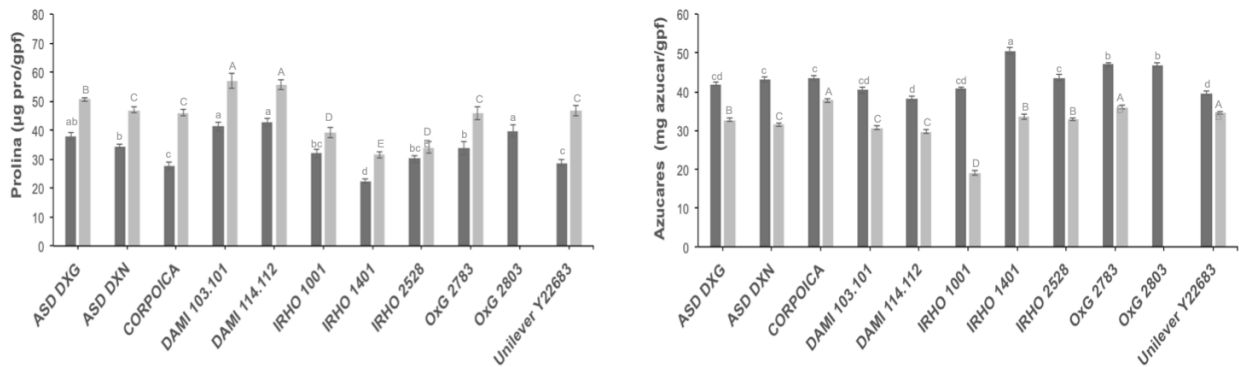


Figura 4-6. Concentración foliar de prolina y azúcares reductores en 11 materiales de palma de aceite, en época seca (barra oscura) y en época húmeda (barra clara). Promedios con diferente letra son significativamente diferentes. Las barras verticales representan ES para n=9.

4.2.4.3 Parámetros de producción y calidad de aceite

Los cultivares presentaron un comportamiento de producción creciente a través del tiempo, en el año 2008 las palmas tenían 5 años de edad (3 años de producción) lo que explica, en buena parte, un aumento normal de esta variable debido a la fase de crecimiento en el que se encontraban las palmas. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre los cultivares a través del tiempo, con rangos de PMR entre 6,7 kg – 10,6 kg para el primer año, 10,2 kg – 13,1 kg para el segundo y 10,5 kg – 14 kg en el último año evaluado, la media para cada año fue de (año 1) 8,68 kg, (año 2) 11,69 kg y (año 3) 12,05 kg. En la figura 4-7 se presenta la variación del PMR de cada cultivar a través de los meses de evaluación y se correlacionó con la precipitación ocurrida 6 meses antes de la cosecha.

Adicionalmente, se quiso determinar si la época de cosecha incidía en la calidad del aceite, por lo que se evaluaron racimos, de los cultivares comerciales, cosechados en época seca y época húmeda (figura 4-8). al respecto, no se encontraron diferencias en los porcentajes de los ácidos grasos debido a la época de cosecha. Sin embargo, como era de esperar hubo diferencias estadísticas significativas en lo referente a la concentración de ácido oleico, palmítico, esteárico y el índice de yodo por parte de los cultivares híbrido OxG en comparación con los cultivares de *E. guineensis*. Adicionalmente se observó una tendencia a presentar mayores concentraciones de ácido esteárico en los cultivares de la especie *E. guineensis* durante la cosecha realizada en época seca.



Figura 4-7. Comportamiento de la precipitación (-----) y el peso promedio de racimo (PPR) de 11 cultivares comerciales, a través de 3 años de evaluación.

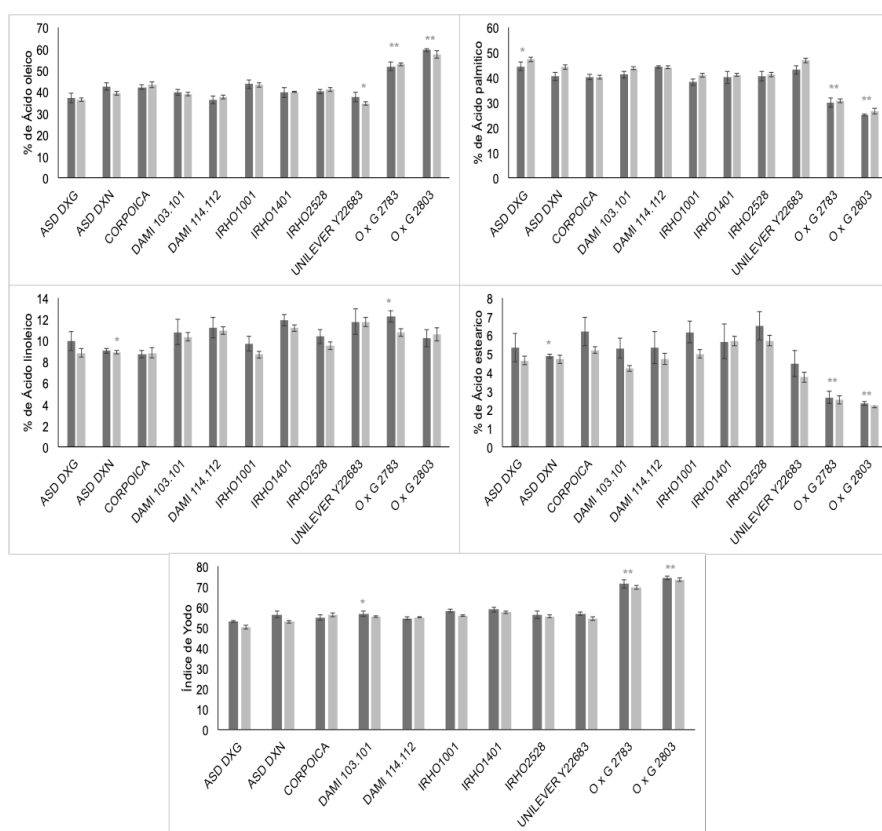


Figura 4-8. Composición de ácidos grasos en frutos de 11 cultivares comerciales cosechados en época seca (barra oscura) y en época húmeda (barra clara). Las barras verticales representan ES para n=4

4.2.5 *Discusión*

Las evaluaciones sobre los cultivares comerciales de palma de aceite en el Palmar de la Vizcaína han permitido encontrar una respuesta diferencial frente a las condiciones ambientales, constituyendo unas características que de acuerdo a Romero *et al.*, (2007) puede permitir establecer los cultivares de manera eficiente en diferentes zonas del país donde las condiciones edafoclimáticas sean propicias para expresar el máximo potencial.

El estatus hídrico de las palmas durante la época húmeda reflejó una adecuada hidratación y disponibilidad de agua en el suelo, con potenciales hídricos foliares (Ψ_f) superiores a -1MPa similar a los visto en plántulas de palma bien hidratadas bajo condiciones semi-controladas (Suresh, *et al.*, 2012) y por debajo de lo reportado para palmas bajo riego, de 4 años de edad, en tres sitios de la india (Kallarackal *et al.*, 2004). Sin embargo, cuando los cultivares estuvieron sometidos a la época seca los potenciales hídricos fueron más negativos, evidenciando una menor cantidad de agua disponible en el suelo. Los valores de Ψ_f en la época seca (-1,5 MPa) indican un evento de estrés por las plantas, por lo tanto, la respuesta de los cultivares, como el IRHO 1001, con un potencial hídrico foliar bajo durante la época seca respecto a la época húmeda, puede ser un indicador de un mecanismo asociado al déficit hídrico como lo presentando por Azzeme, *et al.* (2016). Por otra parte, durante la época húmeda los cultivares alcanzaron los máximos valores de fotosíntesis, esto debido en parte a que los bajos Ψ_f indican una baja disponibilidad de agua en los tejidos y por lo tanto esto posiblemente este asociado a un cierre estomático, permitiendo que las palmas mantuvieran altas tasas de transpiración, este comportamiento se observó de igual manera en palma de aceite bajo condiciones de campo en la Zona Oriental de Colombia (Bayona y Romero, 2016) y en trabajos bajo condiciones de casa de mallas con plántulas de palma (Rivera *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2017; Suresh *et al.*, 2012). Cuando las condiciones ambientales cambiaron -época seca- se evidenció una reducción significativa, de todos los cultivares, en la asimilación del CO_2 y en la tasa de transpiración, respuesta que es generalizada en muchas especies sometidas a déficit hídrico (Cruz, *et al.*, 2016; Gleason *et al.*, 2016; Li, *et al.*, 2017; Urban *et al.*, 2017) debido en esencia, a un cierre estomático por la falta de suministro de agua (Romero *et al.*, 2007). De esta manera, las palmas evitan la pérdida del recurso hídrico. Los cultivares evaluados mostraron ajustes de intercambio de gases en respuesta a cambios en los factores ambientales en un corto plazo. Este resultado evidencia la importancia de conocer

la plasticidad fisiológica como resultado de la interacción del genotipo con el ambiente (Gratani, 2014; Silva *et al.*, 2017)

Para establecer algunos mecanismos que pueden interactuar en la respuesta diferencial de la palma de aceite a épocas contrastantes se evaluó el parámetro Fv/Fm, que se ha establecido como una medida cuantitativa de la máxima eficiencia fotoquímica del complejo PSII y responde generalmente bajo diferentes tensiones ambientales (Haque, *et al.*, 2014). Independientemente de la época y a pesar de tener diferencias estadísticas entre cultivares, la eficiencia máxima del fotosistema II presentó estabilidad, con valores entre 0,80 y 0,85 considerado para plantas sanas, similar a lo encontrado con algodón (Yi, *et al.*, 2016), lo que sugiere que no hubo daños en el PSII, asociado posiblemente a algún factor protector, como la acumulación de pigmentos que se presenta en *Moringa oleifera* cuando es expuesta a déficit hídrico (Araújo, *et al.*, 2016). Adicionalmente, se ha observado que en plántulas de *E. guineensis* la reducción en el índice Fv/Fm es significativamente diferente después de una exposición superior de 14 días sin riego (Suresh *et al.*, 2012; Suresh, *et al.*, 2010) implicando posiblemente, que las plantas adultas pueden ser más tolerantes a periodos de sequía, toda vez que existe una gran diferencia de contenidos de pigmentos entre plántulas, palmas juveniles y palmas adultas (Apichatmeta, *et al.*, 2017) además de una estructura radical mejor formada en plantas adultas.

A pesar que la eficiencia en el fotosistema II no reflejó un evento estresante, fue evidente una reducción generalizada en el intercambio de gases debido a la época seca, toda vez que la sequía es uno de los factores más importantes que inhiben la fotosíntesis (Sami, *et al.*, 2016), por lo tanto fue pertinente cuantificar la acumulación de compuestos que están asociados a la tolerancia al déficit hídrico. Uno de estos son los azúcares que se acumulan en respuesta al estrés y pueden funcionar como osmolitos para mantener la turgencia celular y tienen la capacidad de proteger las membranas y las proteínas del daño por estrés (Krasensky y Jonak, 2012). De esta manera se aprecia cómo los cultivares de palma de aceite responden bioquímicamente, aumentando la acumulación de azúcares durante la época seca. Por ejemplo, IRHO 1001 incrementó en 114% los niveles de azúcares y mejoró en un 27% el UEAf. Resultados similares se han visto en diferentes especies sometidas a condiciones estresantes (Harsh *et al.*, 2016; Pandey y Shukla, 2015; Wu, *et al.*, 2014) y en plántulas de palma de aceite sometidas a déficit hídrico (Rivera *et al.*, 2012). Adicionalmente, se cuantificó el contenido de prolina. Este iminoácido ha sido asociado a los mecanismos de ajuste

osmótico y es una fuente de carbono y nitrógeno (dos Santos *et al.*, 2013). Muchos trabajos relacionados con respuesta al estrés hídrico han mostrado que este aminoácido se acumula como un mecanismo de ajuste osmótico como en *Jatropha* (Moura, *et al.*, 2013), manzana (Wu, *et al.*, 2014), tomate (Montesinos, *et al.*, 2014) y plántulas de palma de aceite, en las cuales hay acumulación de prolina después de 8 semanas de ausencia de agua, y reportando hasta 10 veces más concentración de prolina en palmas estresadas (Mohd Haniff, 1997). Sin embargo, bajo las condiciones de campo y en palma adulta no se encontró esa respuesta en este trabajo, de hecho, de manera general la concentración de prolina bajó en todos los cultivares durante la época seca. Los Ψ_f encontrados en la época seca no son inferiores a -1,5 MPa, lo que implica que las palmas estuvieron sometidas a un estrés moderado a bajo, a diferencia de los -2,16 MPa reportados por Mohd Haniff (1997). Por otra parte se ha establecido que puede requerirse más energía metabólica para la biosíntesis de compuestos ricos en nitrógeno (como la prolina) en comparación con los compuestos ricos en carbono (carbohidratos) (Kim, *et al.*, 2016). Sin embargo, en plantas con algún grado de tolerancia se puede utilizar menos energía metabólica para el ajuste osmótico, y por lo tanto se mantiene un nivel relativamente más bajo de prolina y un nivel relativamente más alto de carbohidratos como lo observado en el presente trabajo (Harsh, *et al.*, 2016)

En cuanto a la producción, de manera extensa se ha comprobado que la formación de racimos de fruta fresca (RFF) está negativamente relacionada con eventos estresantes (sobrepoda, sequía, etc.) debido a una variación en la relación de sexos, que se ve reflejada 24 meses después del estrés, disminuyendo el número de flores femeninas respecto a las flores masculinas (Adam *et al.*, 2011; Cros, *et al.*, 2013). Adicionalmente, se ha reportado que el peso del racimo y el contenido de aceite, al parecer, son menos sensibles al estrés que el número de racimos (Woittiez *et al.*, 2016). No obstante, a corto plazo, la variación del peso del racimo afecta los ciclos de producción (Henson y Dolmat, 2004). En este trabajo se encontraron cultivares, como IRHO 1401, OxG 2783 y ASD DXN, con altas correlaciones positivas ($R= 0,98, 0,82$ y $0,72$ respectivamente) entre el PMR y la precipitación ocurrida 6 meses antes de la cosecha. También se tuvieron cultivares con correlaciones bajas a negativas como en IRHO 2528, OxG 2803 y ASD DXG, evidenciando que algunos cruzamientos son más sensibles a la precipitación reflejando cambios en esta variable (PMR), respuesta que se explica por la capacidad combinatoria de los padres (Bakoumé y Louise, 2007). Adicionalmente, y a pesar de los cortos periodos secos, los rendimientos de los cultivares evaluados son relativamente uniformes similar a lo reportado para Malasia (Corley y

Tinker, 2003) y no se tiene una concentración superior al 40% de la producción en los meses pico como en las regiones donde hay una estación seca marcada (Carr, 2011).

Por otra parte, la respuesta de los cultivares estudiados frente al perfil de ácidos grasos en la épocas contrastantes no mostró diferencias significativas. Esta respuesta es similar a lo reportado para olivos y almendros sometidos a déficit de riego (Greven, *et al.*, 2009; Zhu, *et al.*, 2015) donde la calidad de aceite presentó variaciones muy pequeñas y podrían no reflejar la respuesta a la deficiencia de agua, a diferencia de otras oleaginosas anuales como soya, girasol y canola que cambian significativamente las concentraciones de ácidos grasos en respuesta a periodos de sequía (Ali, *et al.*, 2009, 2010; Candogan *et al.*, 2013; Zarei, Shamsi, *et al.*, 2010). Posiblemente la estabilidad de las concentraciones que ha mostrado la palma de aceite, al igual que el olivo y el almendro, puede deberse a su característica de cultivo perenne, además de un sistema extensivo de raíces que ayuda a amortiguar, en cierta medida, la deficiencia de agua a corto plazo (Zhu *et al.*, 2015).

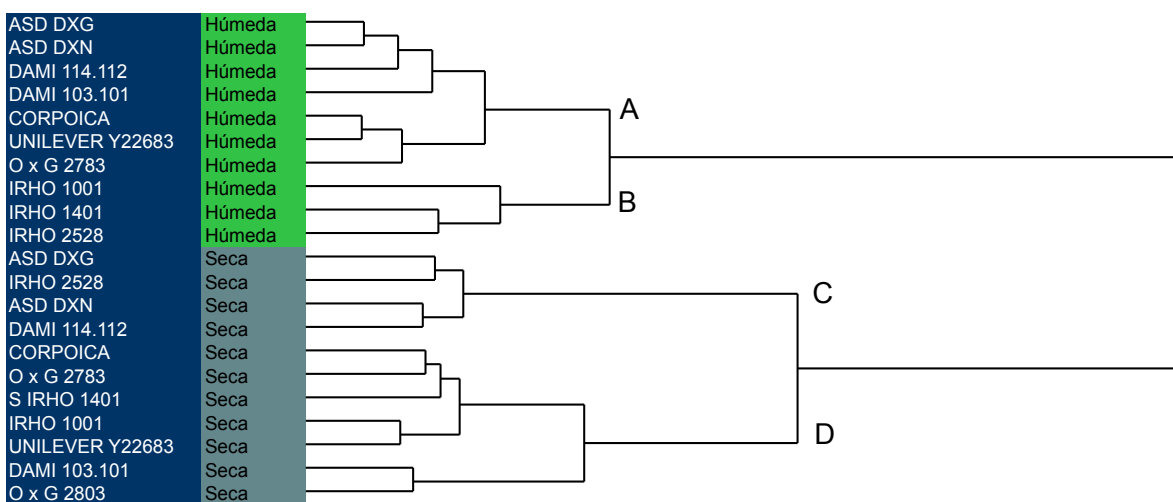


Figura 4-9. Dendrograma realizado bajo el método de Ward (varianza mínima – Multibase) con 11 cultivares de palma de aceite usando los datos fisiológicos (A_{sat} , E , $UEAf$, Ψ_f) y bioquímicos (concentración de prolina y azúcares reductores) obtenidos en época seca y época húmeda.

Para la evaluación de genotipos es muy importante conocer su respuesta en diferentes ambientes (Feller, 2016). Con este fin, se realizó un clúster jerárquico basado en el método de Ward en función de la respuesta fisiológica y bioquímica de los 11 cultivares en las dos épocas (Figura 4-9). Este análisis generó dos grandes clados bien diferenciados por la época de muestreo. En el periodo húmedo se tienen dos grupos: El grupo A, con dos subgrupos: en

uno, los cultivares ASD que comparten madre Deli Dura y aunque el padre de uno es Calabar (ASD DXG) y el otro es Nigeria (ASD DXN) ambos originarios del programa de mejoramiento de NIFOR Nigeria, también están, de manera estrecha, los cultivares Dami que pueden tener la misma base genética de las madre Deli Dura pero con padre Avros. En el segundo subgrupo están los cultivares Corpoica, Unilever y el híbrido OXG. Los dos primeros comparten padre del Congo (Yangambi) y se une el híbrido posiblemente por su parental de La Mé. El grupo B está conformado por el origen Deli x La Mé, es decir los cultivares IRHO. Los integrantes del grupo A comparado con el grupo B tuvieron, en promedio, un 10% menos fijación de CO₂, un 30% más concentración de prolina y un 16% más concentración de azúcares. Esta parte del dendrograma presentó un agrupamiento similar a lo reportado a partir de marcadores moleculares tipo SRR (Arias, *et al.*, 2012), implicando que durante la época de lluvias estos cultivares expresan un fenotipo de rasgos generales que están asociados a los marcadores moleculares usados (Cobb *et al.*, 2013; Martre *et al.*, 2017)

Sin embargo, cuando la condición ambiental cambió a época seca, la respuesta fenotípica fue distinta. La segunda parte del clado muestra la formación de 2 grupos, al igual que durante época húmeda, pero la asociación de los cultivares fue diferente. Se conformó un grupo C con los cultivares ASD DxG, IRHO 2528, Dami 114.112 y ASD DxN de madre Deli pero con padres diferentes (Calabar, La Mé, Avros y Nigeria respectivamente). El grupo D tuvo una mayor heterogeneidad, con integrantes Deli x Avros (Dami 103.101), Deli x La Mé (IRHO 1001, IRHO 1401), Deli x Yangambi (Corpoica), Ekona x Yangambi (Unilever) y Coarí x La Mé (OxG 2783 y OxG 2803). La respuesta de los cultivares del grupo C comparado con los del grupo D estuvo marcada por tasas de fotosíntesis y de transpiración más bajas, una mejoría en el uso eficiente del agua para la fotosíntesis y adicionalmente los niveles de azúcares fueron menores en este grupo. Estas características muestran una susceptibilidad de los cultivares del grupo C frente a la falta de agua durante la época seca.

4.2.6 Conclusiones

La evaluación de los cultivares de palma de aceite bajo las condiciones del Campo Experimental Palmar de la Vizcaína (CEPV) presentaron las máximas tasas de fotosíntesis y transpiración durante la época húmeda, y todos tuvieron, en diferente grado, una afectación en el intercambio de gases por la época seca. Se encontró una respuesta diferencial en las concentraciones de osmolitos por parte de los cultivares relacionada con la época de

observación. Por otra parte, no se observó afectación de la época de cosecha sobre el perfil de ácidos en ninguno de los cultivares estudiados.

Cultivares como el IRHO 1001, IRHO 1401, CORPOICA, Unilever y el híbrido OxG 2783 tienen un alto potencial para afrontar periodos secos, por lo tanto pueden ser recomendados para regiones con periodos secos prolongados o en sitios donde se dificulte la aplicación de riego, mientras que de los cultivares evaluados en este trabajo los Dami 114.112, ASD y el IRHO 2528 fueron más susceptibles para afrontar la temporada seca.

4.2.7 Agradecimientos

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y al Fondo de Fomento Palmero por el financiamiento. Al personal del programa de Biología y Mejoramiento de Cenipalma por su colaboración en el registro de la información.

4.2.8 Referencias

- Adam, H., Collin, M., Richaud, F., Beulé, T., Cros, D., Omoré, A., ... Tregear, J. W. (2011). Environmental regulation of sex determination in oil palm: current knowledge and insights from other species. *Annals of Botany*, 108(8), 1529–1537. <http://doi.org/10.1093/aob/mcr151>
- Ali, Q., Ashraf, M., y Anwar, F. (2009). Physico-chemical attributes of seed oil from drought stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. *Grasas Y Aceites*, 60(5), 475–481. <http://doi.org/10.3989/gya.021009>
- Ali, Q., Ashraf, M., y Anwar, F. (2010). Seed composition and seed oil antioxidant activity of maize under water stress. *JAOCS, Journal of the American Oil Chemists' Society*, 87(10), 1179–1187. <http://doi.org/10.1007/s11746-010-1599-5>
- Apichatmeta, K., Sudsiri, C. J., y Ritchie, R. J. (2017). Photosynthesis of Oil Palm (*Elaeis guineensis*). *Scientia Horticulturae*, 214, 34–40. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.11.013>
- Araújo, M., Santos, C., Costa, M., Moutinho-Pereira, J., Correia, C., y Dias, M. C. (2016). Plasticity of young *Moringa oleifera* L. plants to face water deficit and UVB radiation

- challenges. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 162, 278–285. <http://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2016.06.048>
- Arias, D., Montoya, C., Rey, L., y Romero, H. (2012). Genetic similarity among commercial oil palm materials based on microsatellite markers. *Agronomía Colombiana*, 30(2), 188–195.
- Ávila, R. A., Bayona, C., Rincón, Á., y Romero, H. M. (2014). Effect of replanting systems on populations of *Strategus aloeus* (L.) and *Rhynchophorus palmarum* (L.) associated with the oil palm OxG interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*) in Southwestern Colombia. *Agronomía Colombiana*, 32(2), 224–231. <http://doi.org/10.15446/agron.colomb.v32n2.43011>
- Azzeme, A. M., Abdullah, S. N. A., Aziz, M. A., y Wahab, P. E. M. (2016). Oil palm leaves and roots differ in physiological response, antioxidant enzyme activities and expression of stress-responsive genes upon exposure to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38(2), 52. <http://doi.org/10.1007/s11738-016-2073-2>
- Bakoumé, C., y Louise, C. (2007). Breeding for oil yield and short oil palms in the second cycle of selection at La Dibamba (Cameroon). *Euphytica*, 156(1–2), 195–202. <http://doi.org/10.1007/s10681-007-9366-x>
- Barcelos, E., Rios, S. de A., Cunha, R. N. V., Lopes, R., Motoike, S. Y., Babychuk, E., Kushnir, S. (2015). Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Frontiers in Plant Science*, 190. <http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00190>
- Barrios, R., Arteaga, A., Florentino, A., y Amaya, G. (2003). Evaluación de sistemas de subirrigación y de aspersion en suelos cultivados con palma aceitera. *Revista Multidisciplinaria de La Escuela de Ingeniería Agronómica de La Universidad de Oriente*, 3(1), 39–46.
- Bastidas, S., Figueredo, P., y Reyes, R. (1993). Obtención de materiales de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) adaptados al trópico latinoamericano. *Revista Palmas*, 14, 49–56.
- Bastidas, S., Peña, E., Reyes, R., Pérez, J., y Tolosa, W. (2007). Comportamiento agronómico del cultivar híbrido RC1 de Palma de aceite (*Elaeis*). *Revista Corpoica - Ciencia Y Tecnología Agropecuaria*, 8(1), 5–11.

-
- Bates, L. S. . R. P. W. I. D. T. (1973). Short communication: Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, (39), 205–207.
- Bayona, C. J., Ayala, I. M., y Romero, H. M. (2007). Relaciones hídricas en ocho materiales de palma de aceite en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína. *Ceniavances* (153): 1-4.
- Bayona Rodríguez, C. J., Ochoa-Cadavid, I., y Romero, H. M. (2016). Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia. *Agronomía Colombiana*, 34(3), 329. <http://doi.org/10.15446/agron.colomb.v34n3.55565>
- Berger, J., Palta, J., y Vadez, V. (2016). Review: An integrated framework for crop adaptation to dry environments: Responses to transient and terminal drought. *Plant Science*, 253, 58–67. <http://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.09.007>
- Candogan, B. N., Sincik, M., Buyukcangaz, H., Demirtas, C., Goksoy, A. T., y Yazgan, S. (2013). Yield, quality and crop water stress index relationships for deficit-irrigated soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] in sub-humid climatic conditions. *Agricultural Water Management*, 118, 113–121. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2012.11.021>
- Cao, H., Sun, C., Shao, H., y Lei, X. (2011). Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 10(14), 2630–2637. <http://doi.org/10.5897/AJB10.1272>
- Carr, M. K. V. (2011). the Water Relations and Irrigation Requirements of Oil Palm (*Elaeis Guineensis*): a Review. *Experimental Agriculture*, 47(4), 629–652. <http://doi.org/10.1017/S0014479711000494>
- Cobb, J. N., DeClerck, G., Greenberg, A., Clark, R., y McCouch, S. (2013). Next-generation phenotyping: Requirements and strategies for enhancing our understanding of genotype-phenotype relationships and its relevance to crop improvement. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(4), 867–887. <http://doi.org/10.1007/s00122-013-2066-0>
- Corley, R. H. ., Hardon, J. J., y 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, R. H. ., y Tinker, P. B. (2003). *The Oil Palm*. (R. H. . Corley y P. B. Tinker, Eds.) Blackwell (Fourth, Vol. 14). Oxford, UK: Blackwell Science Ltd. <http://doi.org/10.1017/S0014479700009066>
- Corley, R. H. V., Hardon, J. ., y Ooi, S. . (1973). Some evidence for genetically controlled variation in photosynthetic rate of oil palm seedlings. *Euphytica*, 22, 48–55.
- Cros, D., Flori, A., Nodichao, L., Omoré, A., y Nouy, B. (2013). Differential Response to Water Balance and Bunch Load Generates Diversity of Bunch Production Profiles Among Oil Palm Crosses (*Elaeis guineensis*). *Tropical Plant Biology*, 6(1), 26–36. <http://doi.org/10.1007/s12042-013-9116-2>
- Cruz, J. L., Alves, A. A. C., LeCain, D. R., Ellis, D. D., y Morgan, J. A. (2016). Elevated CO₂ concentrations alleviate the inhibitory effect of drought on physiology and growth of cassava plants. *Scientia Horticulturae*, 210, 122–129. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.07.012>
- dos Santos, C. M., Verissimo, V., Wanderley Filho, H. C. de L., Ferreira, V. M., Cavalcante, P. G. da S., Rolim, E. V., y Endres, L. (2013). Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Industrial Crops and Products*, 41, 203–213. <http://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.04.003>
- Dufrene, E., y Saugier, B. (1993). Gas exchange of oil palm in relation lo light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Functional Ecology*, 7(1), 97–104.
- Dumortier, F. (2004). Mejoramiento de progenies de altos rendimientos en Dami OPRS Breeding for High Yielding Progenies at Dami OPRS. *Revista Palmas*, 25(Tomo II), 276–292.
- Feller, U. (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *Journal of Plant Physiology*, 203, 84–94. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.04.002>
- García, J., y Yáñez, E. (2000). Aplicación de La metodología alterna para análisis de racimos y muestreo de racimos en tolva. *Palmas*, 21(1), 303–311.

-
- Gleason, S. M., Wiggans, D. R., Bliss, C. A., Comas, L. H., Cooper, M., DeJonge, K. C., ... Zhang, H. (2016). Coordinated decline in photosynthesis and hydraulic conductance during drought stress in *Zea mays*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 227, 1–9. <http://doi.org/10.1016/j.flora.2016.11.017>
- Gratani, L. (2014). Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, 2014, 1–17. <http://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Greven, M., Neal, S., Green, S., Dichio, B., y Clothier, B. (2009). The effects of drought on the water use, fruit development and oil yield from young olive trees. *Agricultural Water Management*, 96(11), 1525–1531. <http://doi.org/10.1016/j.agwat.2009.06.002>
- Haque, M. S., Kjaer, K. H., Rosenqvist, E., Sharma, D. K., y Ottosen, C. O. (2014). Heat stress and recovery of photosystem II efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environmental and Experimental Botany*, 99, 1–8. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.017>
- Harsh, A., Sharma, Y. K., Joshi, U., Rampuria, S., Singh, G., Kumar, S., y Sharma, R. (2016). Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). *Annals of Agricultural Sciences*, 61(1), 57–64. <http://doi.org/10.1016/j.aos.2016.02.001>
- Henson, I. ., y Dolmat, M. T. (2004). Seasonal variation in yield and developmental processes in an oil palm density trial on a peat soil: 1. yield and bunch number components. *Journal of Oil Palm Research*, 88–105.
- Henson, I. A. N. E., Roslan, M., Mohd, N., Mohd Haniff, H., y Yahya, Z. (2005). Stress development and its detection in young oil palms in north kedah, malaysia. *Journal of Oil Palm Research*, 17(June), 11–26.
- Henson, I. E., y Chai, S. H. (1998). Analysis of oil palm productivity. III. Seasonal variation in assimilate requirements, assimilation capacity, assimilation late storage and apparent photosynthetic conversion efficiency. *Journal of Oil Palm Research*, 10(1), 35–51.
- Jazayeri, S. M., Rivera Méndez, Y. D., Camperos Reyes, J. E., y Romero Angulo, H. M. (2015). Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes.

- Agronomia Colombiana, 33(2), 164–173.
<http://doi.org/10.15446/agron.colomb.v33n2.49846>
- Kallarackal, J., Jeyakumar, P., y George, S. J. (2004). Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular India. *Journal of Oil Palm Research*, 16(1), 45–53.
- Kim, J., Liu, Y., Zhang, X., Zhao, B., y Childs, K. L. (2016). Analysis of salt-induced physiological and proline changes in 46 switchgrass (*Panicum virgatum*) lines indicates multiple response modes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 105, 203–212.
<http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.020>
- Krasensky, J., y Jonak, C. (2012). Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 63(4), 1593–1608. <http://doi.org/10.1093/jxb/err460>
- Li, Y., Li, H., Li, Y., y Zhang, S. (2017). Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journal*, (2016), 1–7. <http://doi.org/10.1016/j.cj.2017.01.001>
- Martre, P., Yin, X., y Ewert, F. (2017). Modeling crops from genotype to phenotype in a changing climate. *Field Crops Research*, 202, 1–4. <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.002>
- Meijide, A., Röhl, A., Fan, Y., Herbst, M., Niu, F., Tiedemann, F., ... Knohl, A. (2017). Controls of water and energy fluxes in oil palm plantations: Environmental variables and oil palm age. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239, 71–85.
<http://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.034>
- Mohd Haniff, H. (1997). Proline accumulation in the leaves of water stressed oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis*, 9(2), 93–99.
- Montesinos-Pereira, D., Barrameda-Medina, Y., Romero, L., Ruiz, J. M., y Sánchez-Rodríguez, E. (2014). Genotype differences in the metabolism of proline and polyamines under moderate drought in tomato plants. *Plant Biology*, 16(6), 1050–1057.
<http://doi.org/10.1111/plb.12178>

-
- Moreno-Chacón, A. L., Camperos-Reyes, J. E., Ávila Diazgranados, R. A., y Romero, H. M. (2013). Biochemical and physiological responses of oil palm to bud rot caused by *Phytophthora palmivora*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 70, 246–251. <http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.026>
- Navia, E. A., Ávila, R. A., Daza, E. E., Restrepo, E. F., y Romero, H. M. (2014). Assessment of tolerance to bud rot in oil palm under field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 140(4), 711–720. <http://doi.org/10.1007/s10658-014-0491-9>
- Pandey, V., y Shukla, A. (2015). Acclimation and Tolerance Strategies of Rice under Drought Stress. *Rice Science*, 22(4), 147–161. <http://doi.org/10.1016/j.rsci.2015.04.001>
- Pirker, J., Mosnier, A., Kraxner, F., Havlík, P., y Obersteiner, M. (2016). What are the limits to oil palm expansion? *Global Environmental Change*, 40, 73–81. <http://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.06.007>
- Prada, F., Ayala, I., Delgado, W., Ruiz-Romero, R., y Romero, H. (2012). Efecto de la maduración del fruto en el contenido y composición química del aceite de tres materiales de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq) cultivados en Colombia. *Revista Palmas*, 33(2), 25–39.
- Rafii, M. Y., Jalani, B. S., Rajanaidu, N., Kushairi, a., Puteh, a., y Latif, M. a. (2012). Stability analysis of oil yield in oil palm (*Elaeis guineensis*) progenies in different environments. *Genetics and Molecular Research*, 11(4), 3629–3641. <http://doi.org/10.4238/2012.October.4.10>
- Rafii, M. Y., Rajanaidu, N., Jalani, B. S., y Zakri, A. H. (2001). Genotype x environment interaction and stability analyses in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) progenies over six locations. *Journal of Oil Palm Research*, 13(1), 11–41.
- Rey, L., Gómez, P. L., Ayala, I. M., Delgado, W., y Rocha, P. J. (2004). Colecciones genéticas de palma de aceite *Elaeis guineensis* (Jacq.) y *Elaeis oleifera* (H.B.K.) de Cenipalma: Características de importancia para el sector palmicultor. *Palmas*, 25, 39–48.

- Rhebergen, T., Fairhurst, T., Zingore, S., Fisher, M., Oberthür, T., y Whitbread, A. (2016). Climate, soil and land-use based land suitability evaluation for oil palm production in Ghana. *European Journal of Agronomy*, 81, 1–14. <http://doi.org/10.1016/j.eja.2016.08.004>
- Rival, A. (2017). Breeding the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) for climate change. *OCL*, 24(1), D107. <http://doi.org/10.1051/oc/2017001>
- Rivera, Y., Moreno, L., Bayona, C. J., y Romero, H. M. (2012). Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 24(4), 273–280.
- Romero, H. M., Ayala, I., y Ruiz, R. (2007). Ecofisiología de la palma de aceite. *Palmas*, 28, 176–184.
- Sami, F., Yusuf, M., Faizan, M., Faraz, A., y Hayat, S. (2016). Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 109, 54–61. <http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.09.005>
- Sato, M. K., Lima, H. V. De, Ferreira, R. L. da C., Rodrigues, S., y Silva, Á. P. da. (2017). Least limiting water range for oil palm production in Amazon region, Brazil. *Scientia Agricola*, 74(2), 148–156. <http://doi.org/10.1590/1678-992x-2015-0408>
- Silva, P. A., Cosme, V. S., Rodrigues, K. C. B., Detmann, K. S. C., Leão, F. M., Cunha, R. L., Pinheiro, H. A. (2017). Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39(2), 58. <http://doi.org/10.1007/s11738-017-2354-4>
- 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*, 40(215), 647–651.
- Somogyi, M. (1945). Determination somogyi. *The Journal of Biological Chemistry*, 61–68.
- Suresh, K., Nagamani, C., Kantha, D. L., y Kumar, M. K. (2012). Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica*, 50(4), 549–556. <http://doi.org/10.1007/s11099-012-0062-2>

-
- Suresh, K., Nagamani, C., Ramachandrudu, K., y Mathur, R. K. (2010). Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica*, 48(3), 430–436. <http://doi.org/10.1007/s11099-010-0056-x>
- Urban, M. O., Vašek, J., Klíma, M., Krtková, J., Kosová, K., Prášil, I. T., y Vítámvás, P. (2017). Proteomic and physiological approach reveals drought-induced changes in rapeseeds: Water-saver and water-spender strategy. *Journal of Proteomics*, 152, 188–205. <http://doi.org/10.1016/j.jprot.2016.11.004>
- Woittiez, L. S., Wijk, M. T. Van, Slingerland, M., Noordwijk, M. Van, Ken, E., Road, O. N., ... Giller, K. E. (2016). Yield gaps in oil palm : a quantitative review of contributing factors. *The European Journal of Agronomy*, 83, 57–77. <http://doi.org/10.1016/j.eja.2016.11.002>
- Wu, S., Liang, D., y Ma, F. (2014). Leaf micromorphology and sugar may contribute to differences in drought tolerance for two apple cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80, 249–258. <http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.04.012>
- Yi, X. P., Zhang, Y. L., Yao, H. S., Luo, H. H., Gou, L., Chow, W. S., y Zhang, W. F. (2016). Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *Journal of Plant Physiology*, 194, 23–34. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.016>
- Zambrano, J. E., y Amblard, P. (2007). Resultados de los primeros ensayos del cultivo de híbrido interespecifico de *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* en el piedemonte llanero colombiano (Hacienda la Cabaña S.A.). *Revista Palmas*, 28, 234–240.
- Zarei, G., Shamsi, H., y Dehghani, S. M. (2010). The Effect of Drought Stress on Yield , Yield Components and Seed Oil Content of Three Autumnal Rapeseed Cultivars (*Brassica napus* L .). *Journal of Agricultural Science*, 6, 29–37.
- Zhu, Y., Taylor, C., Sommer, K., Wilkinson, K., y Wirthensohn, M. (2015). Influence of deficit irrigation strategies on fatty acid and tocopherol concentration of almond (*Prunus dulcis*). *Food Chemistry*, 173, 821–826. <http://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.10.108>

Capítulo 5. Comportamiento fisiológico y bioquímico de cultivares de palma de aceite bajo déficit hídrico en condiciones controladas

El desarrollo de nuevos cultivares de palma de aceite a través del mejoramiento genético es una actividad compleja que requiere una gran inversión económica a largo plazo por lo que supone: la elección de las líneas parentales que puedan transmitir las características buscadas, la realización de cruzamientos, la selección y depuración posterior. Este proceso para especies perennes como la palma de aceite, se puede estimar en un plazo de tiempo de hasta 25 años y de costosas inversiones en materiales, insumos y personal técnico.

A pesar del avance que se tiene en lo que respecta a técnicas moleculares, la aplicabilidad que conlleve a cultivares mejorados con estas metodologías esta todavía en las primeras etapas de desarrollo, por consiguiente es necesario ir avanzando mediante el uso de herramientas de selección temprana que reduzcan, en parte, el largo proceso de evaluación y obtención de los cultivares con características de interés agroindustrial (**biotecnología verde**).

En ese orden de ideas, la evaluación fisiológica de cultivares comerciales bajo estrés hídrico y en condiciones controladas ha sido una propuesta para la generación de una herramienta de selección temprana, buscando las características que permiten discriminar los genotipos que posean la capacidad de tolerar el déficit hídrico y por ende su uso potencial como parental de descendencias de nuevos cultivares con estas características que lograran ser ubicados en aquellas zonas de Colombia con limitaciones hídricas.

5.1 Evaluación de variables diagnósticas para determinar la tolerancia al déficit hídrico de cultivares de palma de aceite

5.1.1 Resumen

Una de las mayores limitantes en la agricultura es el recurso hídrico, en Colombia una gran proporción de palmicultores dependen de la lluvia como suministro de agua para sus plantaciones. Debido a los efectos negativos en crecimiento y producción el estrés hídrico es imperativo la consecución de cultivares tolerantes a este tipo de estrés. Desde el programa de biología y mejoramiento de la palma en Cenipalma se ha venido consolidando una estrategia para superar este problema mediante la generación de cultivares tolerantes a la sequía a través de la selección temprana. La evaluación de variables diagnósticas que garanticen una correcta selección de cultivares con tolerancia a la sequía ha sido el objetivo de este trabajo, para lo cual se determinó la contribución de parámetros de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos a la variación de la respuesta a la sequía en las plántulas de cultivares comerciales de palma de aceite. Plántulas de 11 cultivares de palma de aceite se sometieron a cuatro tratamientos de tensiones hídricas del suelo, desde capacidad de campo hasta un estrés severo durante 60 días. Se registró información sobre características de crecimiento, rendimiento cuántico máximo del fotosistema, tasa de transferencia de electrones, intercambio de gases (respiración, fotosíntesis, transpiración), contenido de osmolitos protectantes (prolina, azúcares), hormonas (ABA) y respuesta de enzimas del complejo ROS (catalasa, peroxidasa, ascorbato peroxidasa, glutatión reductasa, superóxido dismutasa). Con el análisis de componentes principales (PCA) se determinó que con 2 componentes se explica el 65% de la varianza total, permitiendo identificar las variables con mayor contribución a la discriminación entre plantas control y las plantas sometidas al déficit hídrico, los parámetros más relevantes para la discriminación de cultivares tolerantes fueron las variables asociadas al intercambio de gases, los potenciales hídricos de la hoja, la tasa de transferencia de electrones, contenido de azúcares y catalasa. Dentro de los cultivares evaluados los IRHO presentaron la mejor respuesta al déficit hídrico.

Palabras clave: Ecofisiología, fitomejoramiento, palma de aceite, especies reactivas de oxígeno

5.1.2 Introducción

La palma de aceite (*Elaeis guineensis*) es el cultivo más productivo del mundo y su aceite es el de mayor consumo humano (Masani *et al.*, 2018), lo que ha generado crecientes demandas de aceite de palma a lo largo de los años. Este escenario ha estimulado el interés de los productores a mejorar el rendimiento y la calidad del aceite, cerrando brechas de producción mediante mejoras agronómicas, tecnificación de procesos agrícolas y mejoramiento genético de cultivares (Zulkifli *et al.*, 2018). El proceso de fitomejoramiento clásico en palma de aceite requiere de muchos años de seguimiento y evaluación de la palma de aceite con un enfoque de investigación multidisciplinaria (Cros *et al.*, 2018; Masani *et al.*, 2018; Rival, 2017). Sin embargo, con la predicción de eventos extremos más frecuentes y más severos, como las fases de sequía u olas de calor por el cambio climático (Feller, 2016) se requieren nuevos enfoques en el mejoramiento de la palma de aceite que acelere la consecución de cultivares con características deseables (Lau *et al.*, 2018), lo que conllevará a un aumento de los rendimientos en las plantaciones existentes, siendo un camino potencial para reducir los impactos ecológicos no deseados de la agricultura de palma de aceite al tiempo que mejora sus beneficios sociales (Euler *et al.*, 2016).

Dentro de los países productores Colombia ocupa el cuarto puesto con cerca de 530.000 ha sembradas en cuatro zonas palmeras del país (Fedepalma, 2018), en las cuales se presentan temporadas secas en ciertas épocas del año, que pueden tener duraciones de 3 a 8 meses dependiendo de las condiciones climáticas (Mejía, 2000). A excepción de la zona occidental, estos periodos pueden llegar a influir sobre la producción de la palma de aceite de manera severa, generalmente por la variación en la proporción de inflorescencias masculinas y femeninas que se presenta por los lapsos de tiempo con déficit hídrico (Tiemann *et al.*, 2018). Diferentes investigaciones han mostrado una marcada sensibilidad de los genotipos de palma de aceite a la sequía (Silva *et al.*, 2017), evidenciando que el estrés hídrico provoca una disminución significativa de las tasas de fotosíntesis y transpiración, un retraso en el crecimiento (Bayona-Rodríguez *et al.*, 2016; Jazayeri *et al.*, 2015; Rivera *et al.*, 2012; Suresh *et al.*, 2012) variación de respuestas bioquímicas y moleculares (Azzeme *et al.*, 2016) y consecuentemente una reducción de más del 30% en la producción (Palat and Nakharin, 2008). Estas implicaciones negativas inducen a los programas de mejoramiento a enfocar esfuerzo que redunden en cultivares con tolerancia a la sequía, sumado claramente a una mayor producción y tolerancia a enfermedades.

Los resultados de trabajos en palma de aceite asociados al comportamiento de la palma de aceite frente a la respuesta al déficit hídrico han abarcado diferentes perspectivas mostrando una respuesta diferencial con estrategias morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que les confieren a algunos cultivares características que les permiten obtener diferentes grados de tolerancia a la sequía. De los resultados más relevantes y redundantes en los diferentes trabajos, y que permiten de cierta manera entender las características que atribuyen tolerancia a la sequía en cultivares de palma se asocian principalmente a parámetros de crecimiento (Duangpan *et al.*, 2018), seguido de parámetros relacionados con intercambio de gases (Jazayeri *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2016) y una respuesta bioquímica referente a osmolitos y enzimas antioxidantes (Azzeme *et al.*, 2016; Rivera *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2017). Si bien cada grupo de investigadores de los trabajos mencionados han abordado uno o dos grupos de variables respuesta, el objetivo final es generar información que ayude a comprender los mecanismos que usa la palma de aceite para enfrentar periodos de sequía y que sirvan para introducirlos en una batería de mejoramiento genético.

Este trabajo, tuvo como objetivo conjugar la respuesta de parámetros de crecimiento, intercambio de gases, fluorescencia de la clorofila, osmolitos protectantes y respuesta de enzimas antioxidante, para comprender su contribución en las características que confieren tolerancia a la sequía en las plántulas de palma de aceite, con el fin de generar una herramienta de selección temprana para el programa de fitomejoramiento. Adicionalmente, permitió discriminar cultivares que podrán ser ubicados en zonas con limitaciones hídricas mejorando sustancialmente la respuesta genotipo x ambiente, lo que se traducirá en incrementos de productividad y beneficios sociales.

5.1.3 Metodología

5.1.3.1. Localización

Este trabajo fue realizado en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaína (CEPV), Departamento de Santander - Colombia (6° 58 N; 73°42 O). El sitio se encuentra a una altura de 140 m, presenta una humedad relativa de 75% y una temperatura promedio de 29 °C. Para el experimento se construyó una casa de mallas de dimensiones 20 x 10 x 3 m, con techo en policarbonato y paredes de mallas de 5 mesh. Adicionalmente se dotó de un sistema de riego automatizado y monitoreado mediante la instalación de sensores SM200, Theta Probe y equitensiómetro (Delta-T, UK) conectados a un colector de datos DL2 (Delta-T, UK).

5.1.3.2 Material Vegetal

Para la evaluación se seleccionaron 11 cultivares comerciales de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) (Tabla 5-1), Las semillas germinadas fueron sembradas en bolsas de pre-vivero donde se mantuvieron 2 meses. Posteriormente se pasaron a matera de 20 kg y llevadas a la casa de mallas, donde se tuvieron por un mes a capacidad de campo y luego se iniciaron los tratamientos que consistieron en 4 tensiones hídricas del suelo (-0,05 MPa, -0,5 MPa, -1 MPa y -2 MPa). Se realizó un diseño completamente al azar con 4 repeticiones por tratamiento y 8 palmas por repetición. las mediciones se realizaron a los 60 días de mantener la tensión hídrica propuesta.

5.1.3.3 Parámetros fisiológicos

Se tomaron plantas completas para realizar muestreo destructivo, primero se procedió a lavado de raíces, se realizó inundación de las materas y posteriormente con un hilo suave de agua se retiró la mayor cantidad de tierra adherida a las raíces evitando la pérdida de las mismas, luego con una tijera podadora se realizó separación de la parte aérea de las raíces, con un metro se realizó medición de raíces y parte aérea. Inmediatamente en una balanza se registró el peso fresco de los tejidos, luego se envolvieron en papel aluminio y se llevaron a horno de secado con una temperatura de 80°C por 72 horas y se registró el peso seco de la raíz y la parte aérea (hojas y bulbo).

Tabla 5-1. Parentales (madre y padre) de 11 cultivares comerciales

CULTIVAR	MADRE	PADRE	CULTIVAR	MADRE	PADRE
IRHO 1001	Deli	La Mé	U 3	Congo Mixto	Mongana
IRHO 7001	Deli	La Mé	U 1105	(Ekona x Djongo)	Congo Mixto
U 1076	Djongo	Congo Mixto	U 1121	Djongo	Congo Mixto
U 1080	Avros	Djongo	U 1234	(Yangambi x Brabanta)	(mongana x Nifor)
U 1100	Djongo	Ekona	U 668	Congo Mixto	Mongana
U 190	Djongo	Mongana			

Para cuantificar el intercambio de gases (respiración, fotosíntesis, transpiración) se usó un medidor de fotosíntesis portátil LI6400XT (LiCor, Inc. USA) se fijaron los parámetros de CO₂ de referencia en 400 ppm, radiación PAR 1000 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, temperatura del bloque en 30°C y flujo

en 170 mmols^{-1} , las mediciones se realizaron en la hoja número 3 de cada planta en el horario de 4:00 a 6:00 am para medir respiración y de las 9:00 a las 11:00 am para medir fotosíntesis; La fluorescencia de la clorofila se determinó mediante fluorómetro modulado FMSII (Hansatech, UK) se realizó la medición en la hoja 3 de cada palma, se realizó medición en horas de la noche del rendimiento cuántico máximo de PSII (F_v/F_m) y posteriormente se adaptaron a la luz con radiación actínica por 2 minutos para evaluar F_v'/F_m' y ETR. La determinación del potencia hídrico de la hoja se realizó mediante cámara de presión (SoilMoisture, USA) usando la hoja 3 de la palma, en el horario de 4:00 a 6:00am (pre-alba) y de las 9:00 a las 11:00am. Después de las evaluaciones se determinó la respiración de raíces en fase de casa de mallas, par esto en el se extrajeron para lavado de raices se tomó una fracción de raices y utilizando el equipo Oxi-Lab (Hansatech,UK se determinó la consumo de oxígeno.

5.1.3.4 Parámetros Bioquímicos

De los foliolos que se les midió intercambio de gases se recolectó tejido y se conservó en nitrógeno líquido, posteriormente en el laboratorio fue macerado con nitrógeno líquido, liofilizado y separado para las cuantificaciones de las diferentes variables utilizando el equipo Synergy Mx (BioTek)

La determinación de azúcares totales se realizó mediante el método de DuBois *et al.* (1956) a 4°C , el contenido se expresó como mg de azúcar g^{-1} de tejido fresco. La determinación de los azúcares reductores se realizó siguiendo el método de Norton (1944) y Somogyi (1945) a 4°C , el contenido se expresó como mg de azúcar reductor por g^{-1} de tejido fresco. La cuantificación de prolina se llevó a cabo por el método con ninhidrina en medio ácido (Bates, 1973) el contenido se expresó como mg prolina g^{-1} de tejido fresco a 520 nm a 25°C . La concentración de ácido abscísico (ABA) se realizó mediante kit Phytodetek® ABA Test Kit (Baron *et al.*, 2012)

Para la actividad enzimática antioxidante se realizó extracción de catalasa (CAT, EC.1.11.1.6) y peroxidasa (POD, EC 1.11.7.1) se llevó a cabo en 250 mg de tejido fresco con buffer de fosfato de sodio 50 mM, 3% (p/v) de PVP - 40, pH 6.80 a 4°C . La actividad de la enzima catalasa (CAT, EC 1.11.1.6) se determinó utilizando el método permanganométrico (Bergmeyer, 1974), la actividad enzimática específica se definió como $\text{mmoles H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de proteína a 37°C . La actividad de la enzima peroxidasa (POD- EC.1.11.1.7) se determinó utilizando el método de O-dianisidina (Kireyko *et al.*, 2006) y la unidad de actividad enzimática se definió como D Abs. $436 \text{ nm min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de proteína a 37°C . La extracción de ascorbato peroxidasa (APX, EC 1.11.1.11) y

glutación reductasa (GR, EC 1.6.4.2) se llevó a cabo en 500 mg de tejido fresco con Tris HCl 50 mM de tampón, EDTA-Na₂ 10 mM, pH 7.60 a 4°C. La actividad enzimática de la ascorbato peroxidasa se registró mediante el monitoreo espectrofotométrico (Nakano and Asada, 1981), la unidad de actividad enzimática de la APX se definió como nmoles min⁻¹ mg⁻¹ de proteína a 25°C. La actividad de la glutatión reductasa se midió utilizando el método de Yannarelli *et al.*, (2007), y la unidad de actividad enzimática se definió como nmoles min⁻¹ mg⁻¹ de proteína a 25°C. La extracción de superóxido dismutasa (SOD, EC1.15.1.1) fue llevada a cabo en 500 mg de tejido fresco con Tris HCl 100 mM de pH 7,50 a 4°C y la actividad se determinó mediante la inhibición de la oxidación del citocromo C (McCord and Fridovich, 1977; McCord and Fridovich, 1969), la actividad enzimática se definió como la cantidad de enzima capaz de inhibir 50 % de oxidación del citocromo C mg⁻¹ de proteína min⁻¹ a 560 nm a 25°C. Para la actividad enzimática de fenilmetilamonio-liasa se realizó extracción de fenilmetilamonio-liasa (PAL, EC4.3.1.5) utilizando 500 mg de tejido fresco con buffer de borato de sodio 100 mM pH 6.5 a 4°C (Saunders and McClure, 1975). Esta actividad enzimática específica se informó como nmoles min⁻¹ mg⁻¹ de proteína a 37°C. El contenido total de proteínas solubles se determinó por el método de Bradford (Bradford, 1976)

5.1.3.5 Análisis estadístico

Los datos fueron tratados con análisis de varianza y se realizó un análisis de componentes principales mediante software R

5.1.4 Resultados

Parámetros fisiológicos

En la Tabla 5-2 se presentan los resultados obtenidos para las variables de biomasa y longitud tanto de la parte aérea (bulbo más hojas) y de raíces, se encontró una diferencia significativa entre tratamientos para las dos variables evidenciando un efecto negativo del déficit hídrico sobre estos órganos en los 11 cultivares. A medida que la tensión hídrica fue más negativa, las plantas presentaron menor crecimiento, pero con una respuesta heterogénea por parte de los diferentes cultivares. Por ejemplo para biomasa hubo cultivares que tuvieron un efecto directo de los 4 potenciales del suelo (IRHO 1001, IRHO 7001, U1076), otros con el mismo grado de efecto en los niveles de déficit hídrico (U3, U668) y otros cultivares sin un patrón claro. El cultivar IRHO1001 tuvo la mayor disminución (80%) en biomasa de raíz entre plantas en

capacidad de campo (-0,05 MPa) y el estrés más severo (-2 MPa), el menos afectado fue el cultivar U1121 con 13%. En cuanto a la biomasa aérea, a pesar de presentar un comportamiento similar, hubo una mayor proporción de cultivares que respondieron directamente a los niveles de tensión (IRHO 7001, U1100, U3, U668), siendo el U1076 el más afectado (83%) y el U 1080 el de menor grado (10%). En cuanto a las variables de longitud se presentaron más efectos en la parte aérea con reducciones de hasta un 50% del tamaño, permitiendo ver macroscópicamente el efecto del déficit hídrico, con palmas de porte pequeño y en el caso de estrés más severo con una tendencia al marchitamiento de las hojas (Figura 5-1). Lo relacionado con longitud de la raíz se presentaron reducciones menores de hasta un 30% en el cultivar más afectado.

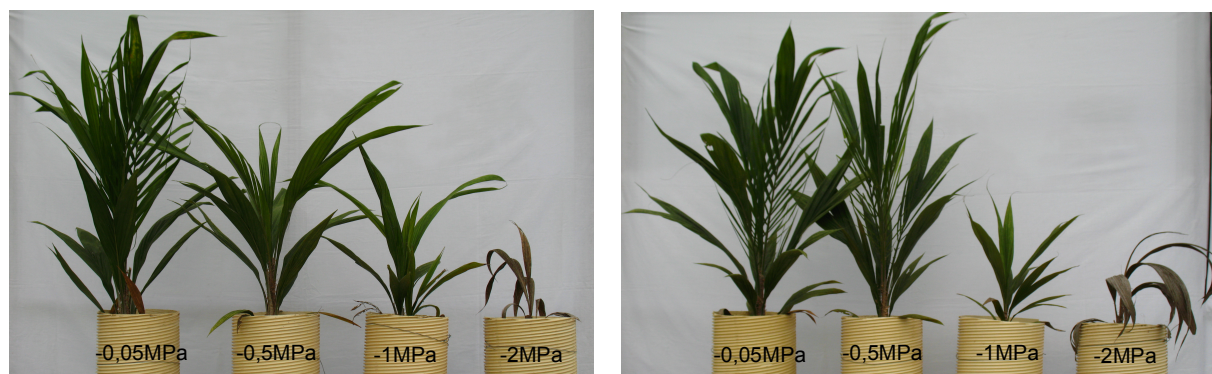


Figura 5-1. Aspecto de dos cultivares izquierda IRHO 7001; derecha U-1221 después de 60 días sometidos a 4 tensiones hídricas del suelo

El potencial hídrico foliar (Ψ_h) (Tabla 5-3) medido en pre-alba es uno de los mejores indicadores del estado hídrico de las plantas y adicionalmente permite percibir la magnitud del estrés en las plantas. Todos los cultivares mostraron Ψ_h más negativos en el estrés más severo (-2 MPa) con valores de hasta -2,5 MPa, el cultivar menos afectado fue el IRHO 7001. Para las mediciones realizadas en el horario de 9:00am a 11:00am la brecha de Ψ_h entre los tratamientos se hizo menor en todos los cultivares.

Dentro de las variables relacionadas con la fluorescencia de la clorofila a (Tabla 5-4), la eficiencia máxima cuántica fotoquímica del fotosistema II (F_v/F_m), asociado a mediciones en oscuridad, presentó un comportamiento similar en los tratamientos de -0,05 MPa y de -0,5 MPa con valores promedio superiores a 0,8. Sin embargo, en el estrés producido por la tensión de -1

MPa en la mayoría de cultivares disminuyó ese valor, el tratamiento con tensión de -2 MPa generó la máxima disminución de la eficiencia en todos los cultivares. De igual manera ocurrió con la máxima eficiencia del fotosistema II (F_v/F_m), parámetro asociado a plantas adaptadas a la luz, que tuvo los valores más bajos en el tratamiento de -2 MPa. Consecuentemente los valores de la tasa de transferencia de electrones (ETR) presentaron el mismo patrón, no obstante para esta variable la respuesta de los cultivares de los tratamientos -0,5 MPa y -1 MPa fue muy similar, y por lo tanto la caída drástica se vio reflejada en la comparación del tratamiento de -0,05 MPa y -2 MPa con reducciones de hasta el 40% en la ETR.

En el grupo de variables de intercambio de gases (tabla 5-5) se encuentra la respiración de raíces, que presentó la mayor variabilidad entre cultivares y entre tratamientos. No obstante, hay un patrón generalizado de mostrar un incremento de respiración en raíces con un estrés severo comparada con la de plantas en capacidad de campo, con valores de hasta 20 veces más como el caso de U 1100 y U 1121. Por otra parte está la tasa fotosintética y la tasa de transpiración que generalmente se ven afectadas por el recurso hídrico en el suelo ya que se aprecian disminuciones de hasta el 100% en fotosíntesis y del 90% en transpiración comparando las diferentes tensiones hídricas del suelo. Los cultivares más afectados fueron el U 1100, U 1121, U1234 y U 668 en cuanto a fotosíntesis, y en transpiración fueron U1100, U 1121 y U1234, los cultivares menos afectados por los niveles de estrés en las dos variables fueron U 1076 y IRHO 7001.

Parámetros bioquímicos

La respuesta bioquímica se aborda por una parte desde los osmolitos protectantes (azúcares y prolina), seguido de un componente hormonal (ácido abscísico -ABA) y por último la actividad enzimática (catalasa -CAT, peroxidasa - POD, ascorbato peroxidasa -APX, glutatión reductasa - GR, superóxido dismutasa -SOD, fenilalanina monio liasa -PAL), de esta manera se presentan en la Tabla 5-6 los resultados obtenidos. En cuanto a las concentraciones de prolina se aprecia, a excepción de los cultivares IRHO, un incremento de hasta 300% en las plantas sometidas al estrés de -2 MPA, igual comportamiento ocurre con los azúcares reductores y los azúcares totales, no obstante en este último el cultivar IRHO 7001 presentó la mayor variación con un incremento de la concentración de más del 500% comparando el tratamiento de capacidad de campo y el de estrés severo. El ácido abscísico, hormona estrechamente asociada a la respuesta al déficit hídrico, mostró un patrón de acumulación directamente relacionado con el incremento en la severidad del estrés en todos los cultivares. Sin embargo, las concentraciones

de la hormona en los materiales IRHO bajo capacidad de campo y un estrés suave (-0,5 MPa) fueron las más altas entre los cultivares siendo hasta 10 veces mayor que los demás.

La actividad enzimática de la catalasa, peroxidasa, glutatión reductasa y fenilalanina monio liasa presentaron el mismo patrón en la mayoría de cultivares excepto en los IRHO, evidenciando un incremento en la actividad correlacionado con los tratamientos aplicados, reportándose aumentos en un 300% en lo relacionado con PAL en el cultivar U 1080 entre el tratamiento de capacidad de campo y el de estrés severo, lo mismo ocurrió con la actividad de la glutatión reductasa con un incremento de 110% en el cultivar U 1076. Para el caso de la catalasa el mayor incremento lo presentó nuevamente el cultivar U 1076 junto con el cultivar U 1234 con 260% más de actividad comparando los tratamientos de -0,05MPa y el de -2 MPa y dentro de este grupo estuvo la ascorbato peroxidasa con incrementos de 110% en el cultivar U 1076. El comportamiento de la superóxido dismutasa fue diferente con bajas variaciones y sin un patrón entre los tratamientos. De notar que la actividad de PAL, CAT, APX y GR en los cultivares IRHO no presentaron patrones definidos y en algunos casos fueron muy similares en los diferentes tratamientos.

Tabla 5-2. Variables de crecimiento en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento. Los valores con * son significativamente diferentes con un $p < 0,05$

TTO	Variable	IRHO 1001	IRHO 7001	U-1076	U-1080	U-1100	U-190	U-3	U-1105	U-1121	U-1234	U-668
		Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz
-2MPa	Materia Seca (gr)	13,9 ± 3,5	15,64 ± 2,7	9,75 ± 2,7	12 ± 3,7	18,91 ± 2,9	7,73 ± 2,1	19,97 ± 1,9	37,84 ± 4,1	27,62 ± 2,6	16,41 ± 2,1	13,84 ± 2,2
-1Mpa		18,76 ± 1,4	30,97 ± 3,1	15,38 ± 2,5	12,37 ± 4,1	14,71 ± 1,9	8,63 ± 2,3	21,91 ± 2,1	22,74 ± 2,3	19,53 ± 3,5	13,94 ± 1,9	13,34 ± 2,9
-0,5MPa		37,74 ± 3,8	57,52 ± 3,6	24,48 ± 2,3	22,13 ± 2,5	21,09 ± 4,4	12,85 ± 3,4	21,43 ± 2,5	19,34 ± 3,2	39,6 ± 1,9	31,45 ± 2,6	22,54 ± 3,1
-0,05MPa		53,32 ± 5,3	73,14 ± 3,7	25,9 ± 3	9,15 ± 3,6	32,47 ± 3,2	10,4 ± 2,8	37,79 ± 1,7	54,94 ± 2,9	31,7 ± 4,1	25,31 ± 3,1	25,55 ± 3,3
		Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea
-2MPa	Longitud (cm)	18,23 ± 4,3	23,85 ± 3,2	6,12 ± 3,1	13,65 ± 1,9	20,04 ± 2,5	17,03 ± 3,5	13,75 ± 2,2	38,96 ± 1,9	19,36 ± 1,8	13,21 ± 2	16,03 ± 1,8
-1Mpa		39,75 ± 5,9	44,3 ± 2	30,92 ± 2	25,32 ± 3,7	29,8 ± 1,7	16,43 ± 3,3	30,82 ± 3,2	37,16 ± 3,2	38,71 ± 2,8	32,07 ± 3,2	29,78 ± 2,8
-0,5MPa		68,98 ± 4,2	80,6 ± 5,1	38,12 ± 4,1	27 ± 3	35,73 ± 2,1	14,54 ± 4,1	32,9 ± 4,1	48,1 ± 4,1	47,64 ± 3,1	36,46 ± 2,9	26,81 ± 2
-0,05MPa		83,68 ± 4,4	98,68 ± 3,9	36,17 ± 3,3	15,19 ± 2,9	63,8 ± 1,8	14,41 ± 2,9	55,61 ± 3,1	77,81 ± 3,5	64,38 ± 2,4	61,15 ± 2,1	60,65 ± 4
		Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz	Raíz
-2MPa	Longitud (cm)	67,47 ± 2	76,37 ± 9,1	78,9 ± 6,1	66,6 ± 2,5	74,5 ± 2,8	69 ± 3,1	72,3 ± 1,8	68,5 ± 2,3	67,1 ± 2,2	68,3 ± 2,2	65,4 ± 4
-1Mpa		80,13 ± 3,7	85,28 ± 2,3	67,8 ± 2,3	72,5 ± 3,4	72,4 ± 3,3	78 ± 2	81,1 ± 2,4	70,9 ± 2,8	72,6 ± 1,9	68,8 ± 4	73,2 ± 2,2
-0,5MPa		83,9 ± 4,7	82,27 ± 5,4	78,7 ± 5,4	94,5 ± 2,8	90,6 ± 2,5	70,1 ± 3,4	76,5 ± 3,1	77,4 ± 3,1	63,4 ± 3,1	65,6 ± 3,4	74,1 ± 3,7
-0,05MPa		82,67 ± 3,6	108,17 ± 5,6	75,2 ± 3,6	69,3 ± 4,6	74,1 ± 3,9	66 ± 3	79,8 ± 1,9	81,2 ± 2,9	80,7 ± 2,7	76,2 ± 3,9	78,6 ± 2,9
		Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea	Parte Aérea
-2MPa	Longitud (cm)	72,1 ± 3,9	61 ± 4,7	40,1 ± 4,7	57,9 ± 5,1	62,3 ± 3,3	63,1 ± 3,3	51,1 ± 2,9	77,9 ± 3,8	70 ± 3,6	59,2 ± 3,3	67,5 ± 3,7
-1Mpa		76,9 ± 7,5	80 ± 1	69,1 ± 1	66,5 ± 2,8	70,8 ± 4,1	65,2 ± 2,7	65,6 ± 3,3	75,8 ± 3,1	75,8 ± 3,7	71,4 ± 2,6	68,1 ± 2,9
-0,5MPa		105,07 ± 3,7	102,53 ± 5,6	89,8 ± 6	72,5 ± 3,6	75,3 ± 1,9	74 ± 2,9	75,6 ± 2,3	87,8 ± 2,7	92,5 ± 2,6	90,5 ± 2,9	73,9 ± 2,2
-0,05MPa		132,3 ± 5	106,83 ± 1,8	73,5 ± 1,8	59,5 ± 4,1	98,9 ± 3,2	55,8 ± 3,8	90,9 ± 3,2	94,6 ± 4	93,8 ± 3,2	88,9 ± 4	99 ± 4

Tabla 5-3. Potencial hídrico foliar en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento. Los valores con * son significativamente diferentes con un $p < 0,05$

TTO	Variable	IRHO 1001	IRHO 7001	U-1076	U-1080	U-1100	U-190	U-3	U-1105	U-1121	U-1234	U-668
		Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba	Pre-alba
-2MPa	Potencial hídrico foliar (MPa)	-1,07 ± 0,06	-0,44 ± 0,03	-2,4 ± 0,08	-2,5 ± 0,08	-1,75 ± 0,08	-2,38 ± 0,04	-2,53 ± 0,04	-2,33 ± 0,18	-2 ± 0,15	-2 ± 0,08	-1,83 ± 0,04
-1MPa		-0,37 ± 0,03	-0,42 ± 0,03	-1,05 ± 0,22	-0,65 ± 0,08	-1,05 ± 0,08	-0,75 ± 0,08	-1,45 ± 0,08	-1,35 ± 0,08	-1,5 ± 0,01	-1,6 ± 0,15	-1,4 ± 0,01
-0,5MPa		-0,52 ± 0,03	-0,47 ± 0,03	-0,08 ± 0,04	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01	-0,1 ± 0,01
-0,05MPa		-0,25 ± 0,04	-0,24 ± 0,03	-0,1 ± 0	-0,05 ± 0,01	-0,08 ± 0,04	-0,1 ± 0,01	-0,08 ± 0,04	-0,08 ± 0,04	-0,08 ± 0,04	-0,05 ± 0,01	-0,08 ± 0,04
		9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h	9:00 h
-2MPa	Potencial hídrico foliar (MPa)	-1,53 ± 0,17	-1,65 ± 0,27	-2,3 ± 0,15	-1,95 ± 0,01	-2,6 ± 0,08	-2,25 ± 0,08	-2,2 ± 0,15	-2,08 ± 0,18	-2,08 ± 0,18	-2,18 ± 0,32	-2,33 ± 0,18
-1MPa		-1,97 ± 0,29	-1,82 ± 0,13	-2,1 ± 0,01	-2,1 ± 0,01	-2,05 ± 0,08	-1,85 ± 0,08	-2,1 ± 0,15	-2,05 ± 0,08	-2,25 ± 0,08	-2,3 ± 0,29	-2,1 ± 0,01
-0,5MPa		-1,68 ± 0,14	-1,72 ± 0,19	-1,45 ± 0,08	-1,5 ± 0,01	-1,45 ± 0,08	-1,4 ± 0,08	-1,4 ± 0,15	-1,43 ± 0,04	-1,7 ± 0,01	-1,5 ± 0,01	-1,45 ± 0,08
-0,05MPa		-1,71 ± 0,19	-1,78 ± 0,18	-1,5 ± 0,01	-1,45 ± 0,08	-1,35 ± 0,08	-1,55 ± 0,08	-1,45 ± 0,08	-1,7 ± 0,15	-1,38 ± 0,04	-1,55 ± 0,08	-1,4 ± 0,01

Tabla 5-4. Variables de fluorescencia en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento. Los valores con * son significativamente diferentes con un $p < 0,05$

TTO	Variable	IRHO 1001	IRHO 7001	U-1076	U-1080	U-1100	U-190	U-3	U-1105	U-1121	U-1234	U-668
-2MPa	Fv/Fm	0,72 ± 0,06	0,77 ± 0,02	0,76 ± 0,03	0,69 ± 0,11	0,61 ± 0,09	0,74 ± 0,18	0,78 ± 0,06	0,57 ± 0,33	0,62 ± 0,14	0,69 ± 0,13	0,62 ± 0,09
-1MPa		0,64 ± 0,04	0,74 ± 0,03	0,76 ± 0,04	0,77 ± 0,07	0,79 ± 0,04	0,79 ± 0,04	0,79 ± 0,03	0,82 ± 0,01	0,78 ± 0,04	0,81 ± 0,02	0,81 ± 0,02
-0,5MPa		0,79 ± 0,02	0,8 ± 0,02	0,79 ± 0,02	0,81 ± 0,02	0,8 ± 0,03	0,82 ± 0,01	0,81 ± 0,02	0,81 ± 0,01	0,81 ± 0,02	0,82 ± 0,01	0,8 ± 0,01
-0,05MPa		0,78 ± 0,02	0,82 ± 0,01	0,82 ± 0,01	0,81 ± 0,02	0,8 ± 0,03	0,79 ± 0,02	0,82 ± 0,02	0,81 ± 0,01	0,82 ± 0,01	0,81 ± 0,01	0,81 ± 0,02
-2MPa	Fv'/Fm'	0,63 ± 0,05	0,67 ± 0,03	0,64 ± 0,03	0,62 ± 0,01	0,57 ± 0,04	0,64 ± 0,04	0,66 ± 0,02	0,64 ± 0,08	0,61 ± 0,05	0,61 ± 0,03	0,59 ± 0,09
-1MPa		0,53 ± 0,04	0,63 ± 0,01	0,68 ± 0,03	0,69 ± 0,04	0,69 ± 0,03	0,7 ± 0,02	0,7 ± 0,03	0,76 ± 0,04	0,71 ± 0,03	0,73 ± 0,02	0,72 ± 0,02
-0,5MPa		0,7 ± 0,03	0,72 ± 0,02	0,72 ± 0,04	0,73 ± 0,02	0,71 ± 0,03	0,73 ± 0,01	0,74 ± 0,05	0,72 ± 0,01	0,74 ± 0,1	0,73 ± 0,02	0,7 ± 0,02
-0,05MPa		0,67 ± 0,03	0,74 ± 0,02	0,74 ± 0,04	0,73 ± 0,01	0,69 ± 0,04	0,69 ± 0,04	0,73 ± 0,02	0,76 ± 0,1	0,72 ± 0,01	0,72 ± 0,02	0,81 ± 0,09
-2MPa	ETR	38,93 ± 3,81	42,49 ± 1,92	31,95 ± 0,08	31,86 ± 0,1	34,15 ± 2,67	31,98 ± 0,19	32 ± 0,04	32,15 ± 0,72	33,01 ± 2,49	35,18 ± 1,17	33,76 ± 2,75
-1MPa		43,81 ± 2,88	50,01 ± 1,86	42,59 ± 0,13	42,61 ± 0,13	42,67 ± 0,12	42,72 ± 0,11	42,58 ± 0,12	42,44 ± 0,26	42,48 ± 0,19	42,55 ± 0,09	42,5 ± 0,14
-0,5MPa		57,09 ± 3,48	59,74 ± 1,82	43,68 ± 2,57	42,89 ± 0,12	42,88 ± 0,14	43,17 ± 0,29	43,7 ± 3,68	42,96 ± 0,09	42,9 ± 0,24	42,98 ± 0,16	42,79 ± 0,28
-0,05MPa		61,25 ± 2,33	70,28 ± 0,99	50,89 ± 6,99	47,57 ± 0,48	47,41 ± 0,38	47,17 ± 0,16	47,42 ± 0,24	47,02 ± 0,5	47,33 ± 0,29	47,11 ± 0,16	47,87 ± 3,36

Tabla 5-5. Variables fisiológicas en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento. Los valores con * son significativamente diferentes con un $p < 0,05$

TTO	Variable	IRHO 1001	IRHO 7001	U-1076	U-1080	U-1100	U-190	U-3	U-1105	U-1121	U-1234	U-668
-2MPa	Respiración de raíces (nmolO ₂ gfs ⁻¹ s ⁻¹)	0,51	0,79	0,32	0,22	1,68	0,44	0,44	0,61	1,66	0,69	0,74
-1MPa		0,49	0,74	0,44	0,23	0,25	0,25	0,38	0,66	0,32	0,55	0,18
-0,5MPa		0,46	0,4	0,12	0,27	0,33	0,15	0,72	0,3	0,46	0,33	0,02
-0,05MPa		0,26	0,31	0,11	0,28	0,08	0,28	0,17	0,18	0,04	0,33	0,07
-2MPa	Respiracion (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	-0,85 ± 0,24	-0,71 ± 0,3	-0,34 ± 0,14	-1,59 ± 0,23	-1,6 ± 0,11	-0,31 ± 0,12	-1,66 ± 0,13	-1,48 ± 0,52	-0,2 ± 0,13	-1,45 ± 0,51	-1,51 ± 0,48
-1MPa		-0,63 ± 0,09	-0,89 ± 0,07	-1,48 ± 0,26	-0,5 ± 0,13	-0,23 ± 0,05	-1,6 ± 0,3	-0,22 ± 0,07	-0,27 ± 0,19	-1,5 ± 0,47	-0,19 ± 0,08	-0,3 ± 0,14
-0,5MPa		-0,79 ± 0,36	-0,77 ± 0,38	-0,48 ± 0,17	-0,53 ± 0,12	-0,39 ± 0,15	-0,6 ± 0,12	-0,4 ± 0,13	-0,57 ± 0,23	-0,47 ± 0,09	-0,38 ± 0,2	-0,28 ± 0,11
-0,05MPa		-1,32 ± 0,85	-0,88 ± 0,41	-0,31 ± 0,16	-0,18 ± 0,03	-0,55 ± 0,21	-0,33 ± 0,19	-0,54 ± 0,13	-0,39 ± 0,14	-0,36 ± 0,19	-0,51 ± 0,21	-0,42 ± 0,09
-2MPa	Fotosíntesis (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	1,48 ± 1,41	3,5 ± 3,01	2,54 ± 0,12	2,35 ± 1,18	-0,82 ± 0,08	1,38 ± 0,33	2,32 ± 1,17	1,87 ± 1,23	0,65 ± 0,63	1,03 ± 0,34	-0,8 ± 0,59
-1MPa		3,46 ± 1,32	6,66 ± 2,42	3,1 ± 0,8	2,48 ± 0,21	1,46 ± 0,4	2,59 ± 1,4	5,01 ± 1,49	5,93 ± 0,81	1,5 ± 0,81	3,35 ± 0,85	1,82 ± 0,59
-0,5MPa		7,14 ± 0,99	8,93 ± 1,13	7,74 ± 1,08	7,77 ± 0,71	8,24 ± 0,8	7,81 ± 0,69	7,42 ± 1	8,92 ± 0,45	8,71 ± 0,7	8,15 ± 0,68	7,55 ± 1
-0,05MPa		11,67 ± 0,85	10,98 ± 0,96	11,82 ± 1,34	12,99 ± 0,52	11,09 ± 0,42	12,58 ± 1,72	10,12 ± 0,69	10,51 ± 1,14	9,21 ± 0,5	10,73 ± 0,94	10,83 ± 0,1
-2MPa	Transpiración (mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	0,56 ± 0,4	0,87 ± 0,89	0,77 ± 0,1	0,85 ± 0,46	0,23 ± 0,04	0,56 ± 0,06	0,57 ± 0,2	0,45 ± 0,23	0,37 ± 0,06	0,23 ± 0,15	0,31 ± 0,11
-1MPa		0,92 ± 0,39	1,36 ± 0,71	0,94 ± 0,17	0,7 ± 0,05	0,45 ± 0,08	0,8 ± 0,27	1,14 ± 0,33	1,38 ± 0,15	0,36 ± 0,15	0,73 ± 0,13	0,48 ± 0,1
-0,5MPa		1,31 ± 0,66	1,42 ± 0,74	1,82 ± 0,35	1,77 ± 0,11	1,98 ± 0,23	1,73 ± 0,2	2,2 ± 0,32	2,4 ± 0,18	2,24 ± 0,17	2,07 ± 0,26	1,72 ± 0,36
-0,05MPa		2,2 ± 0,61	2,31 ± 1,08	2,76 ± 0,14	3,01 ± 0,22	2,92 ± 0,31	3,11 ± 0,09	4,03 ± 0,37	2,43 ± 0,66	2,96 ± 0,63	2,14 ± 0,2	2,23 ± 0,1
-2MPa	Uso eficiente del agua (μmolCO ₂ /mmolH ₂ O)	2,65 ± 0,79	4,03 ± 1,23	3,36 ± 0,46	2,82 ± 0,64		2,46 ± 0,44	3,87 ± 1	3,88 ± 0,97	1,6 ± 1,26	4,47 ± 0,33	
-1MPa		3,77 ± 0,88	4,89 ± 0,85	3,26 ± 0,28	3,58 ± 0,39	3,26 ± 0,8	2,94 ± 1,22	4,38 ± 0,33	4,3 ± 0,27	3,99 ± 0,61	4,54 ± 0,48	3,72 ± 0,59
-0,5MPa		5,46 ± 2,53	6,27 ± 2,49	4,29 ± 0,47	4,4 ± 0,52	4,18 ± 0,18	4,53 ± 0,19	3,39 ± 0,26	3,73 ± 0,24	3,89 ± 0,14	3,97 ± 0,28	4,47 ± 0,44
-0,05MPa		5,31 ± 1,78	4,74 ± 2,22	4,28 ± 0,46	4,33 ± 0,15	3,82 ± 0,32	4,04 ± 0,51	2,52 ± 0,07	4,56 ± 1,13	3,21 ± 0,57	5,03 ± 0,29	4,86 ± 0,24

Tabla 5-6. Variables bioquímicas en plántulas de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días de tratamiento. Los valores con * son significativamente diferentes con un $p < 0,05$

TTO	Variable	IRHO 1001	IRHO 7001	U-1076	U-1080	U-1100	U-190	U-3	U-1105	U-1121	U-1234	U-668
-2MPa	Prolina (mmoles mg^{-1} pf)	0,17 ± 0,01	0,2 ± 0,01	0,72 ± 0,19	0,83 ± 0,04	0,91 ± 0,03	1,02 ± 0,06	0,8 ± 0,03	0,77 ± 0,05	0,79 ± 0,01	0,83 ± 0,03	0,76 ± 0,06
-1MPa		0,16 ± 0,03	0,2 ± 0,01	0,55 ± 0,1	0,49 ± 0,01	0,54 ± 0,14	0,57 ± 0,05	0,51 ± 0,06	0,5 ± 0,03	0,5 ± 0,01	0,5 ± 0,03	0,45 ± 0,1
-0,5MPa		0,16 ± 0,03	0,19 ± 0,01	0,39 ± 0,05	0,36 ± 0,03	0,42 ± 0,06	0,41 ± 0,07	0,35 ± 0,03	0,34 ± 0,02	0,37 ± 0,03	0,36 ± 0,03	0,36 ± 0,06
-0,05MPa		0,18 ± 0,01	0,18 ± 0,03	0,23 ± 0,06	0,23 ± 0,04	0,24 ± 0,03	0,25 ± 0,04	0,21 ± 0,03	0,23 ± 0,03	0,23 ± 0,03	0,23 ± 0,03	0,25 ± 0,07
-2MPa	Azúcares totales (mg g^{-1} pf)	133,6 ± 6,3	369,5 ± 39,02	288,52 ± 13,14	225,88 ± 10,05	218,83 ± 37,29	235,71 ± 12,4	283,99 ± 9,21	283,22 ± 12,63	282,31 ± 5,99	219 ± 11,3	279,19 ± 12,52
-1MPa		209,04 ± 28	260,03 ± 14,34	193,32 ± 7,82	155,35 ± 7,05	156,86 ± 18,73	127,63 ± 33,44	190,74 ± 4,44	184,14 ± 8,78	182,37 ± 11,42	157,87 ± 17,97	193,08 ± 7,61
-0,5MPa		157,9 ± 26,03	107,08 ± 27,94	105,65 ± 5,59	76,02 ± 4,11	80,1 ± 17,8	73,55 ± 16,21	99,94 ± 7,01	101 ± 6,69	97,78 ± 3,49	80,91 ± 11,67	102,5 ± 4,37
-0,05MPa		66,96 ± 23,57	55,3 ± 20,59	71,94 ± 3,3	50,56 ± 3,72	44,8 ± 5,28	54,81 ± 15,95	64,65 ± 6,47	65,28 ± 7,3	59,01 ± 9,33	64,32 ± 12,06	72,36 ± 6,55
-2MPa	Azúcares reductores (mg g^{-1} pf)	3,55 ± 1,48	3,03 ± 0,74	28,34 ± 4,47	33,37 ± 3,62	25,89 ± 4,3	15,69 ± 11,97	25,77 ± 1,9	24,15 ± 3,08	30,65 ± 1,42	25,74 ± 3,22	28,94 ± 0,69
-1MPa		4,41 ± 1,77	3,24 ± 0,46	20,07 ± 3,86	28,32 ± 3,18	19,26 ± 3,15	19,25 ± 3,99	16,73 ± 5,18	17,4 ± 3,17	23,86 ± 2,21	20,25 ± 1,87	21,77 ± 0,93
-0,5MPa		3,32 ± 0,55	3,64 ± 0,68	13,89 ± 3,54	18,48 ± 5,75	12,46 ± 2,48	14,19 ± 3,47	10,26 ± 2,3	10,96 ± 2,17	14,41 ± 0,77	13,01 ± 1,53	13,23 ± 0,96
-0,05MPa		3,16 ± 0,65	3,18 ± 0,5	6,93 ± 1,96	12,9 ± 2,98	7,35 ± 2,4	10,42 ± 2,83	5,85 ± 0,98	6,29 ± 1,22	9,2 ± 1,09	8 ± 1,85	7,98 ± 0,75
-2MPa	ABA (ng/ gpf)	61,42 ± 14,96	74,84 ± 9,09	41,18 ± 3,01	24,34 ± 5,43	49,48 ± 8,65	18,18 ± 3,52	31,18 ± 1,38	6,04 ± 2,08	26,03 ± 5,72	38,09 ± 1,45	61,56 ± 22,51
-1MPa		26,78 ± 9,52	43,88 ± 3,34	10,01 ± 6,99	5,46 ± 0,67	4,79 ± 4,82	8,1 ± 2,08	6,94 ± 0,48	6,97 ± 1,2	5,18 ± 2,15	5,72 ± 0,95	8,48 ± 1,53
-0,5MPa		6,13 ± 2,98	10,46 ± 3,64	0,53 ± 0,08	0,5 ± 0,08	0,8 ± 0,28	0,54 ± 0,17	0,51 ± 0,06	0,54 ± 0,15	0,52 ± 0,05	0,63 ± 0,05	0,75 ± 0,04
-0,05MPa		2,29 ± 0,52	1,88 ± 1,12	0,14 ± 0,02	0,15 ± 0,01	0,52 ± 0,07	0,47 ± 0,05	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,13 ± 0,02	0,14 ± 0,02	0,56 ± 0,05
-2MPa	Fenilalanina PAL (ng mg^{-1} pf)	0,89 ± 0,12	0,8 ± 0,09	1,72 ± 0,1	3,05 ± 0,5	2,08 ± 0,21	2,05 ± 0,09	3,43 ± 0,11	3,59 ± 0,12	3,81 ± 0,23	3,36 ± 0,25	1,64 ± 0,03
-1MPa		0,9 ± 0,1	0,75 ± 0,06	1,09 ± 0,1	1,89 ± 0,33	1,22 ± 0,17	1,49 ± 0,1	2,14 ± 0,09	2,31 ± 0,13	2,49 ± 0,19	2,07 ± 0,07	1 ± 0,04
-0,5MPa		1,02 ± 0,24	0,82 ± 0,11	0,78 ± 0,04	1,25 ± 0,2	0,92 ± 0,18	1,02 ± 0,09	1,49 ± 0,06	1,6 ± 0,05	1,69 ± 0,1	1,45 ± 0,1	0,74 ± 0,03
-0,05MPa		1,08 ± 0,23	0,81 ± 0,11	0,51 ± 0,03	0,67 ± 0,09	0,6 ± 0,08	0,61 ± 0,04	1,06 ± 0,32	0,9 ± 0,05	0,96 ± 0,04	0,76 ± 0,09	0,57 ± 0,14
-2MPa	Actividad SOD (U mg^{-1} P)	100,04 ± 3,16	87,34 ± 2,3	73,75 ± 1,78	80,42 ± 7,95	72,07 ± 7,58	73,2 ± 2,02	77,31 ± 5,5	82 ± 7,33	77,09 ± 6,97	78,68 ± 8,08	73,87 ± 2,23
-1MPa		87,99 ± 4,09	93,74 ± 3	72,12 ± 3,73	80,68 ± 5,29	76,28 ± 8,08	75,6 ± 4,67	75,45 ± 3,2	76,96 ± 9,79	78,16 ± 1,6	75,17 ± 7,49	76,2 ± 6,26
-0,5MPa		121,48 ± 3,03	84,65 ± 1,82	73,14 ± 3,51	85,85 ± 7	73,05 ± 4,32	74,29 ± 7,08	80,9 ± 8,67	76,91 ± 9,43	80,99 ± 4,83	75,03 ± 6,17	72,28 ± 4,9
-0,05MPa		111,85 ± 2,18	76,65 ± 1,36	73,79 ± 2,8	84,36 ± 10,33	76,92 ± 6,94	74,53 ± 5,67	75,5 ± 7,66	74,3 ± 4,91	77,45 ± 6	74,45 ± 5	73,74 ± 5,06
-2MPa	Actividad CAT (umoles mg^{-1} P m^{-1})	79,26 ± 24,16	28,42 ± 7,95	271,12 ± 53,52	222,82 ± 11,81	242,23 ± 10,53	249,48 ± 13,81	187,88 ± 30,53	231,48 ± 29,46	256,75 ± 58,43	210,17 ± 18,45	203,48 ± 46,73
-1MPa		82,8 ± 41,1	26,85 ± 12,4	226,58 ± 28,49	180,67 ± 18,29	194,03 ± 17,64	175,7 ± 30,65	170,46 ± 13,66	175,5 ± 20,44	193,19 ± 34,19	155,56 ± 23,09	183,05 ± 13,48
-0,5MPa		83,35 ± 40,17	32,26 ± 9,79	146,21 ± 34,64	127,17 ± 16,59	134,88 ± 12,7	141,04 ± 8,66	108,89 ± 9,33	116,84 ± 33,49	126,88 ± 15,6	108,32 ± 23,45	122,04 ± 14
-0,05MPa		64,05 ± 41,87	45,6 ± 16,31	90,96 ± 25,72	68,36 ± 17,03	84,42 ± 10,08	75,71 ± 14,53	55,82 ± 9,72	63,89 ± 14,91	76,88 ± 24,9	58,02 ± 5,94	66,89 ± 17,05
-2MPa	Actividad APX (umoles mg^{-1} P m^{-1})	1852,97 ± 310,9	1719,58 ± 323,87	2538,18 ± 434,96	1382,28 ± 133,4	1859,88 ± 167,7	1910,6 ± 136,39	1612,73 ± 448,31	2378,44 ± 493,84	2699,99 ± 846,94	1374,51 ± 96,84	1698,69 ± 346,18
-1MPa		1787,16 ± 193,64	1798,15 ± 361,85	1961,35 ± 193,14	1000,01 ± 88,3	1576,25 ± 61,03	1562,17 ± 335,25	1609,43 ± 316,03	1864,92 ± 228,93	2606,26 ± 767,31	966,28 ± 185,51	1614,44 ± 125,4
-0,5MPa		1729,08 ± 316,68	1662,7 ± 306,33	1332,31 ± 308,17	886,66 ± 121,83	1336,29 ± 122,03	1454,66 ± 155,74	1714,6 ± 685,53	1891,42 ± 456,39	2220,34 ± 454,31	838,46 ± 208,74	1316,05 ± 57,45
-0,05MPa		1401,28 ± 232,27	1863,17 ± 247,35	1213,17 ± 216,58	690,95 ± 194,12	1161,58 ± 115,59	1183,66 ± 64,8	1289,31 ± 450,98	1547,37 ± 313,16	1818,94 ± 284,37	832,58 ± 230,63	969,1 ± 187,35
-2MPa	Actividad GR (umoles mg^{-1} P m^{-1})	9,71 ± 0,13	9,59 ± 0,38	14 ± 2,4	7,63 ± 0,74	10,25 ± 0,94	10,53 ± 0,75	8,9 ± 2,47	13,12 ± 2,73	14,89 ± 4,67	7,6 ± 0,54	9,35 ± 1,9
-1MPa		9,67 ± 0,43	9,63 ± 0,17	10,82 ± 1,07	5,51 ± 0,49	8,69 ± 0,33	8,61 ± 1,85	8,87 ± 1,75	10,28 ± 1,26	14,36 ± 4,23	5,33 ± 1,02	8,9 ± 0,7
-0,5MPa		9,71 ± 0,17	9,65 ± 0,21	7,34 ± 1,69	4,9 ± 0,68	7,38 ± 0,68	8,03 ± 0,87	9,45 ± 3,78	10,43 ± 2,53	12,25 ± 2,51	4,63 ± 1,16	7,26 ± 0,31
-0,05MPa		9,63 ± 0,19	9,65 ± 0,15	6,69 ± 1,2	3,82 ± 1,07	6,41 ± 0,64	6,52 ± 0,37	7,1 ± 2,48	8,54 ± 1,74	10,02 ± 1,56	4,59 ± 1,28	5,35 ± 1,04

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales permitió comprender el aporte de las diferentes variables a la varianza de la información (Figura 5-2) definiendo que con las 3 primeras componentes se explica el 73% y con dos un 65%, para efectos de seleccionar variables diagnosticas y teniendo en cuenta que la 3 componente aporta un 8% el análisis de la relación entre los vectores de las variables y los cultivares se llevó a cabo con dos componentes.

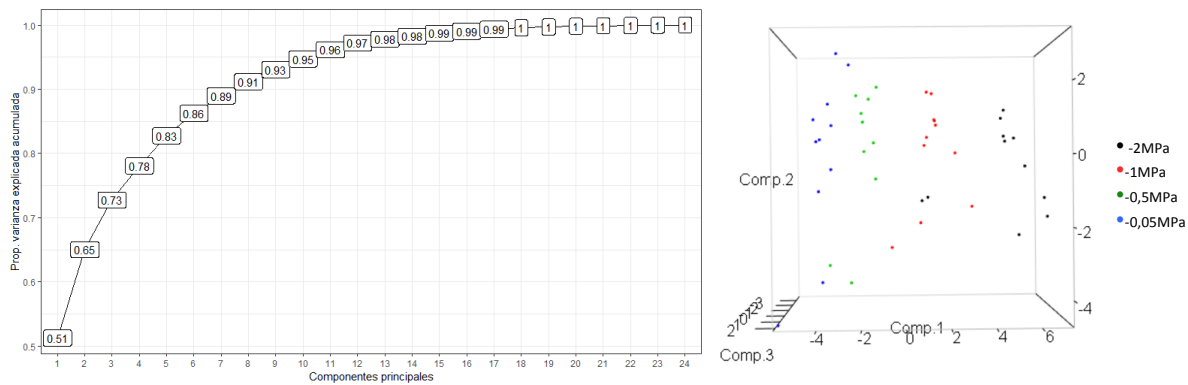


Figura 5-2. PCA para 24 variables y 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días. Izquierda: Curva acumulada de la variabilidad de la muestra explicada por los componentes principales consecutivos. Derecha: agrupamiento de los cultivares en función de 3 componentes principales.

Se generó un claro agrupamiento de los cultivares, explicado por las componentes 1, 2 y 3 (Figura 5-2), a excepción de los cultivares IRHO, de acuerdo a los niveles de tensión hídrica en el suelo, mostrando la potencia de las variables usadas frente al evento estresante, de hecho, con el 65% de explicación (2 componentes) se logró separar los cultivares de tal manera que las relaciones positivas y negativas de cada componente discriminaron la respuesta diferencial de las palmas. Al relacionar la respuesta de los cultivares a las 4 tensiones hídricas con las variables evaluadas se genera una gráfica biplot con 2 componentes (figura 5-3) donde todos los cultivares sometidos a cada tratamiento son separados claramente por la componente 1, y dentro de cada tratamiento son separados por la componente 2.

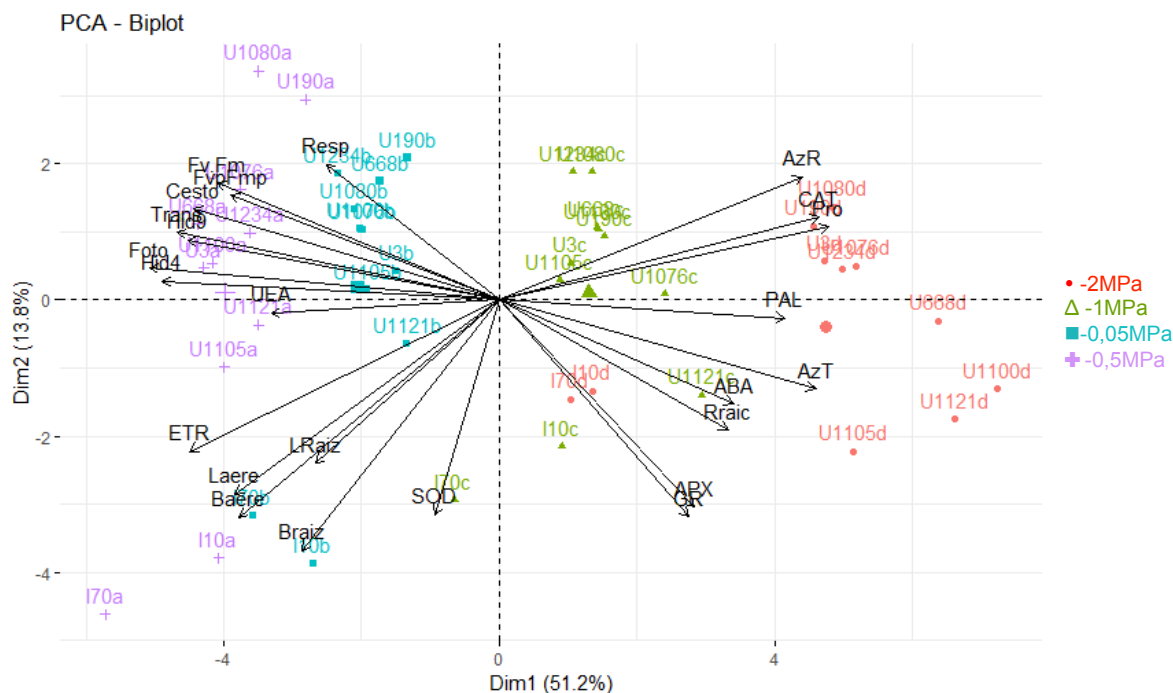


Figura 5-3. Análisis del componente principal biplot de los parámetros de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos de 11 cultivares de palma de aceite (*E. guineensis*) sometidos a cuatro tensiones hídricas durante 60 días.

Para tener una visión más específica de las interacciones de las variables y los cultivares en cada tensión se realizó un PCA en cada tratamiento (Figura 5-4), se encontró una respuesta diferencial de los cultivares a cada nivel de agua en el suelo y un notable cambio en la importancia de las variables frente a la respuesta de las plantas. En el tratamiento -0,05 MPa, cuando todas las plantas se encuentran en buenas condiciones hídricas, la mayor varianza está dada por las variables de crecimiento, acumulación de osmolitos y la respiración tanto de raíces como a nivel foliar. Cuando las plantas se someten a un estrés suave (-0,5 MPa), la varianza es explicada por las variables de potenciales hídricos, biomasa, ABA y osmolitos. En un estrés moderado (-1 MPa) el ABA sube como una fuente alta de variación junto con enzimas antioxidantes y osmolitos, se suman también los factores de intercambio de gases. Y cuando el estrés es severo (-2 MPa) las variables más relevantes son la actividad catalasa, osmolitos, intercambio de gases, potenciales hídricos y ETR.

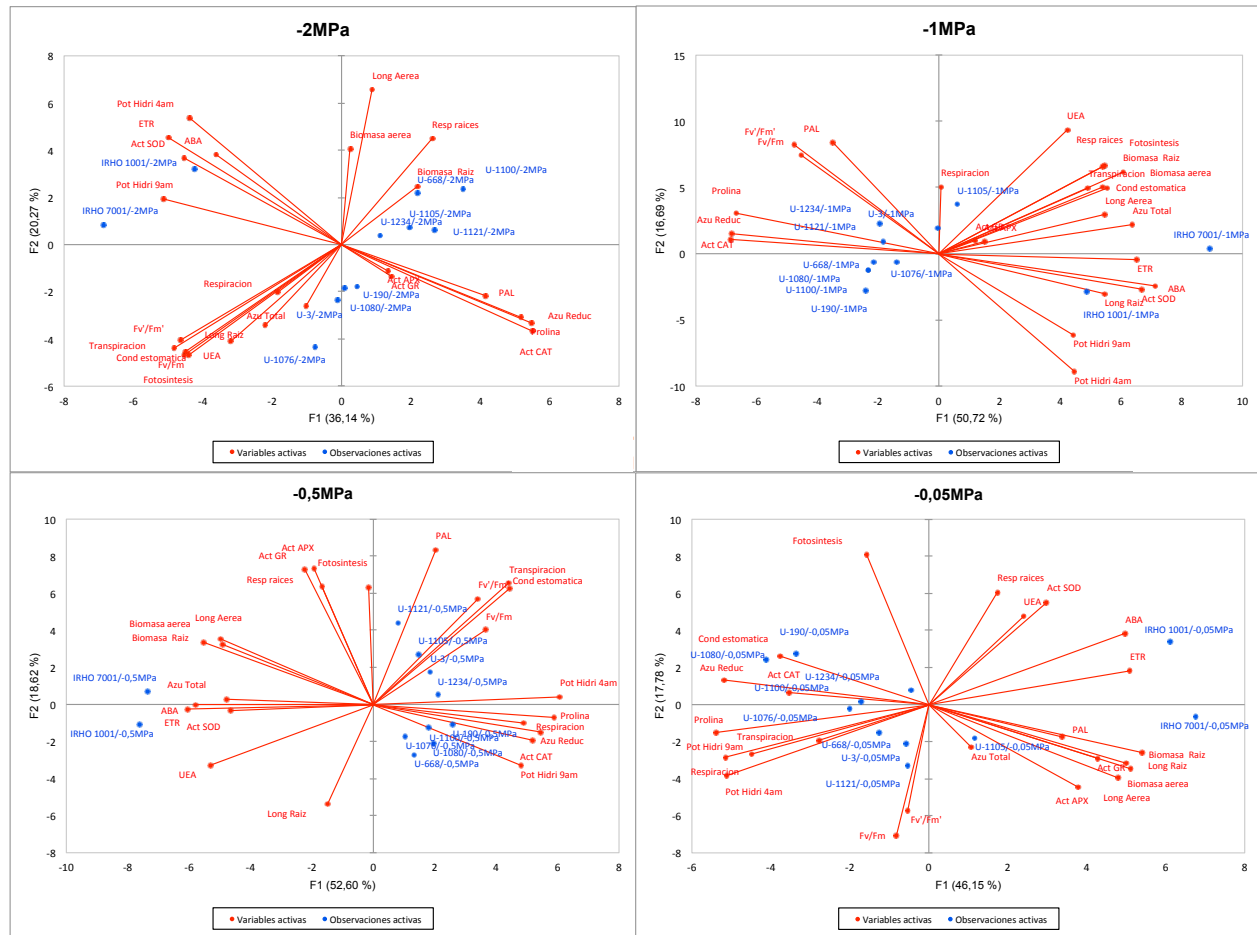


Figura 5-4. Análisis del componente principal biplot de los parámetros de crecimiento, fisiológicos y bioquímicos de 11 cultivares de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) para cada una de las tensiones hídricas impuesta. Arriba izquierda: -2 MPa; arriba derecha: -1 MPa; abajo izquierda: -0,5 MPa; abajo derecha: -0,05 MPa

5.1.5 Discusión

En investigaciones realizadas en palma de aceite, se ha definido que el déficit hídrico puede afectar, “en diferentes grados”, características de crecimiento y de funciones metabólicas como resultado de una interacción entre el genotipo y la severidad del estrés (Bayona y Romero, 2019; Jazayeri *et al.*, 2015; Reyes *et al.*, 2014, 2013a; Silva *et al.*, 2017, 2016; Suresh *et al.*, 2012), evidenciando que la tolerancia a la sequía debe ser una particularidad compleja controlada por múltiples genes, que interactúan para generar cambios en el crecimiento y en los

procesos fisiológicos de las plantas permitiéndoles soportar la deficiencia hídrica (Campbell *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Rival, 2017; Zargar *et al.*, 2017). En diversas especies, para definir genotipos promisorios se ha utilizado la detección temprana de tolerancia a la sequía, mediante la exposición de plantas jóvenes al estrés hídrico en condiciones controladas (Babita *et al.*, 2010; Maheswari *et al.*, 2016; Montesinos-Pereira *et al.*, 2014; Mwadzingeni *et al.*, 2016; Reis *et al.*, 2014) evaluando diferentes parámetros de respuesta.

Dentro de las respuestas relacionadas con variaciones en el crecimiento y desarrollo de las plantas de palma de aceite bajo déficit hídrico se ha encontrado que la biomasa y la longitud, tanto de la parte aérea como de la raíz, son afectadas por el contenido de agua en el suelo (Duangpan *et al.*, 2018; Jazayeri *et al.*, 2015; Legros *et al.*, 2009; Putra *et al.*, 2016; Reyes *et al.*, 2013a) siendo resultados similares a los encontrados en los 11 cultivares evaluados bajo las 4 tensiones hídricas de este trabajo, mostrando que en la biomasa y elongación de la parte aérea y la raíz se produjo un marcada diferencia de biomasa de las plantas con mejores condiciones de agua en el suelo (-0,05 MPa y -0,5 MPa) y los tratamientos con baja disponibilidad de agua (-1 MPa y -2 MPa). En palma de aceite (Henson y Chai, 1997) desarrollaron un trabajo en Malasia sobre biomasa, distribución y productividad del sistema radical. El trabajo se llevó a cabo en dos zonas con contraste de humedad en el suelo. Sin embargo, ellos no reportan variación significativa en la biomasa de raíz, posiblemente dicen ellos, debido a periodos cortos de sequía. No obstante, sí encontraron variaciones en la parte de biomasa aérea y la relación raíz-tallo, algo similar se encuentra en los resultados obtenidos en este trabajo y los reportados por Duangpan *et al.* (2018), Nodichao *et al.* (2011) y Reyes *et al.* (2013a). Por otra parte, las raíces de plantas sometidas a potenciales más negativos presentaron mayor tasa de respiración, lo que concuerda con algunos estudios donde muestran que las raíces responden a un ambiente seco aumentando la tasa de respiración, como en el caso de la remolacha azucarera (Lafta y Fugate, 2009) y del trigo (Liu *et al.*, 2004). Al igual que lo visto con las características de crecimiento, se aprecian variaciones en el potencial hídrico de la hoja en los 11 cultivares, en los trabajos de Jazayeri *et al.* (2015), Reyes *et al.* (2013b), Silva *et al.* (2017) y Suresh *et al.* (2010) se define que los cultivares que presentan valores menos negativos del potencial hídrico de la hoja cuando están sometidos a un déficit hídrico son potencialmente más tolerantes al evento estresante. Similares conclusiones se han encontrado en otras monocotiledóneas como caña de azúcar (Eksteen *et al.*, 2014), trigo (Mahdid *et al.*, 2011), maíz (Maheswari *et al.*, 2016) y en dicotiledóneas como caucho (Zhang *et al.*, 2016) y papa (Banik *et al.*, 2016).

Otro aspecto clave es lo relacionado con el intercambio de gases. Las tasas de fotosíntesis y de transpiración en los cultivares de palma de aceite se vieron, en la mayoría de cultivares, drásticamente afectadas a medida que disminuyó el agua disponible en el suelo, esta es una respuesta generalizada que se ha evaluado por muchos investigadores a través del tiempo (Duangpan *et al.*, 2018; Henson and Mohd Haniff, 2005; Jazayeri *et al.*, 2015; Reyes *et al.*, 2014; Silva *et al.*, 2016; Smith, 1993, 1989; Suresh *et al.*, 2012) y permite discriminar, en buena medida, cultivares que presentan mejor grado de sobrellevar periodos con limitaciones hídricas. Adicionalmente, se corroboró lo visto por Rivera *et al.* (2012) en lo relacionado con respiración, encontrado mayores tasas en los cultivares cuando estuvieron sometidos al evento estresante. Por otra parte, como factor importante del intercambio gaseoso, es cuantificar el uso del agua (Blum, 2009) para la fijación de carbono, que básicamente es la relación de la fotosíntesis con la transpiración, esta variable no se presentó patrones similares entre los cultivares, lo que implica una respuesta diferencial de cada cultivar frente al gasto de agua asociado a la necesidad de realizar fotosíntesis. Entiéndase que un mejor uso del agua no implica mayor fotosíntesis, es la capacidad que tienen las plantas para aprovechar el agua disponible en el suelo y poder realizar una fotosíntesis que les permita mantener su metabolismo, como se ha reportado en trigo (Li *et al.*, 2017) y alfalfa (Erice *et al.*, 2011). Además, se encuentran las variables relacionadas con la fluorescencia de la clorofila a, de acuerdo a Maxwell y Johnson (2000) los valores inferiores a 0,80 en el índice de Fv/Fm implican un bajo rendimiento fotosintético de la planta y consecuentemente es una afectación por algún tipo de estrés. No obstante, para Baker (2004) el déficit hídrico leve no afecta los eventos fotoquímicos primarios del PSII ni modifica los parámetros de inducción de fluorescencia asociados, como Fv/Fm, razón por la cual es posible que los cultivares de palma expuestos a un estrés suave y hasta moderado no presentaron un cambio drástico en este parámetro. Sin embargo, cuando el estrés se hace más severo, en los 11 cultivares, hubo una caída en lo que respecta al rendimiento cuántico, la tasa de transferencia (ETR) y en la eficiencia máxima del PII, igual comportamiento fue reportado por Cha-um *et al.* (2013; 2010) y Suresh *et al.* (2010) lo que sugiere un desequilibrio entre las rutas fotoquímicas de la fotosíntesis, lo que potencialmente podría conducir a la sobreproducción de ROS en los cloroplastos y desencadenar daños oxidativos en las células (Silva *et al.*, 2016) razón por la cual aquellos cultivares con tolerancia pueden generar mecanismos para disminuir el impacto como lo visto en moringa (Araújo *et al.*, 2016).

Por último se tiene la respuesta bioquímica, la cual va encaminada a evitar que el déficit hídrico genere pérdida de turgencia, cambios en la fluidez y composición de la membrana plasmática,

por lo que generalmente las plantas realizan cambios a nivel celular y molecular, como la acumulación de diversas moléculas osmorreguladoras y proteínas (Ali *et al.*, 2017) que generan la protección de membranas y el ajuste osmótico necesario para mantener la turgencia en respuesta a la sequía (Chaves *et al.*, 2003). Se ha visto que un estrés severo causado por déficit hídrico puede aumentar la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Mittler, 2002) que causan enormes problemas en las plantas (Gill and Tuteja, 2010; Yi *et al.*, 2016). En palma de aceite, los cultivares en los que se tiene reportes de rasgos bioquímicos asociados a la tolerancia, muestran un sistema antioxidante “mejorado” (Silva *et al.*, 2017). Se ha evidenciado que la actividad de POD y SOD aumentan al principio del evento estresante para mitigar los daños del déficit hídrico, no obstante a medida que avanza el tiempo de estrés, el índice de conductividad y lesiones relativo de las plántulas se incrementan significativamente (Cao *et al.*, 2011). En cuanto a la acumulación de osmolitos protectantes se ha evidenciado que en algunos cultivares de palma de aceite se presenta la acumulación de prolina y azúcares, generando un mantenimiento de turgor en las plantas sometidas a déficit hídrico (Azzeme *et al.*, 2017; Cha-um *et al.*, 2013; Yamada *et al.*, 2011) respuesta que se encontró en los cultivares evaluados en este trabajo. Adicionalmente, la acumulación de ácido abscísico (ABA) visto en los 11 cultivares, sobre todo en los tratamientos con menor contenido de agua en el suelo, pueden estar asociados como respuesta al evento estresante, toda vez que el ABA desempeña un papel importante en las respuestas de adaptación al estrés ambiental como la sequía (Krannich *et al.*, 2015), ya que se ha visto su función en las vías de transducción de señales entre la percepción de una señal de estrés hídrico y la expresión génica (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Zargar *et al.*, 2017; Omidvar *et al.*, 2013; Omidvar *et al.*, 2012). Si bien es cierto que la acumulación de ABA en muchos casos está directamente relacionada con el cierre de estomas (Moreno, 2009) provocando por lo tanto una disminución en la tasa transpiratoria, en este trabajo no se apreció una relación directa de esta aseveración en ninguno de los cultivares, lo que puede indicar probablemente que el ABA acumulado este produciendo otro tipo de respuesta tipo acumulación de proteínas de embriogénesis tardía (LEA).

Teniendo en cuenta que cada una de las variables evaluadas han sido reportadas en trabajos con palma de aceite y asociados al déficit hídrico como se mostró anteriormente, es importante ver el aporte que dan estas variables para discriminar a los cultivares por su respuesta a las tensiones hídricas impuestas y que permitan definir si un cultivar tiene tolerancia o no. Las 8 variables que mayor contribución dieron (de acuerdo a los cosenos cuadrados del PCA) para diferenciar de manera general los cultivares fueron en orden de importancia: fotosíntesis

(0,886), potencial hídrico pre-alba (0,803), prolina (0,706), transpiración (0,732), actividad catalasa (0,725), azúcares totales (0,708), potencial hídrico foliar (0,686) y la tasa de transferencia de electrones (0,678). Apoyados en el PCA se observó una clara predominancia de los cultivares Deli x La Mé (IRHOs) en separarse de los demás cultivares relacionados en cada tratamiento. Los IRHO son cultivares que bajo un estrés moderado a severo presentaron mayores tasas de fotosíntesis y de transpiración comparados con los demás cultivares; los potenciales hídricos fueron los menos negativos tanto en pre-alba como en el horario de 9:00am y 11:00am, adicionalmente estos cultivares tuvieron una mayor ETR y las mayores concentraciones de azúcares. No obstante, en cuanto a acumulación de prolina y actividad catalasa fueron mucho menores que los demás cultivares, lo que posiblemente indique el uso de otro osmolito (tipo azúcar) toda vez que los IRHOs tuvieron la mayor concentración de azúcares totales, y adicionalmente la posibilidad de contar con un camino de tolerancia relacionado con señales mediadas por ABA, ya que estos cultivares presentaron las mayores concentraciones de esta hormona sumado a la actividad de la SOD. En un estrés suave a moderado, además de los cultivares IRHO se encuentra el cultivar U1100 como cultivares con un buen comportamiento respecto al evento estresante.

5.1.6 Conclusiones

El estrés por sequía severo y moderado afectó negativamente las tasas de fotosíntesis, transpiración, el crecimiento y F_v/F_m de los 11 cultivares de palma de aceite. El contenido de prolina y de azúcares fue acumulado en la mayoría de cultivares en función de la restricción de agua de igual manera que lo ocurrido con la enzimas del sistema ROS. Seis caracteres evaluados (fotosíntesis, potencial hídrico pre-alba, prolina, transpiración, actividad catalasa, azúcares) fueron determinados como los más discriminantes para la selección de cultivares de palma de aceite con tolerancia al déficit hídrico. Los DTI, el análisis de PCA y el método de clasificación integrado mostraron que el cultivar IRHO 7001 y el cultivar IRHO 1001 fueron identificados como potencialmente tolerantes a diferentes niveles de estrés. Es importante determinar cual es el mecanismo que tienen los cultivares IRHO para tolerar el estrés hídrico.

5.1.7 Agradecimientos

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural por el financiamiento y al Fondo de Fomento Palmero. Al personal del programa de Biología y Mejoramiento de Cenipalma por su colaboración en el registro de la información.

5.1.8 Referencias

- Ali, F., Bano, A., Fazal, A., 2017. Recent methods of drought stress tolerance in plants. *Plant Growth Regul.* 0, 0. doi:10.1007/s10725-017-0267-2
- Araújo, M., Santos, C., Costa, M., Moutinho-Pereira, J., Correia, C., Dias, M.C., 2016. Plasticity of young *Moringa oleifera* L. plants to face water deficit and UVB radiation challenges. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* 162, 278–285. doi:10.1016/j.jphotobiol.2016.06.048
- Azzeme, A.M., Abdullah, S.N.A., Aziz, M.A., Wahab, P.E.M., 2017. Oil palm drought inducible DREB1 induced expression of DRE/CRT- and non-DRE/CRT-containing genes in lowland transgenic tomato under cold and PEG treatments. *Plant Physiol. Biochem.* 112, 129–151. doi:10.1016/j.plaphy.2016.12.025
- Azzeme, A.M., Abdullah, S.N.A., Aziz, M.A., Wahab, P.E.M., 2016. Oil palm leaves and roots differ in physiological response, antioxidant enzyme activities and expression of stress-responsive genes upon exposure to drought stress. *Acta Physiol. Plant.* 38, 52. doi:10.1007/s11738-016-2073-2
- Babita, M., Maheswari, M., Rao, L.M., Shanker, A.K., Rao, D.G., 2010. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids. *Environ. Exp. Bot.* 69, 243–249. doi:10.1016/j.envexpbot.2010.05.006
- Baker, N.R., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.* 55, 1607–1621. doi:10.1093/jxb/erh196
- Banik, P., Zeng, W., Tai, H., Bizimungu, B., Tanino, K., 2016. Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes. *Environ. Exp. Bot.* 126, 76–89. doi:10.1016/j.envexpbot.2016.01.008
- Baron, K.N., Schroeder, D.F., Stasolla, C., 2012. Transcriptional response of abscisic acid (ABA)

- metabolism and transport to cold and heat stress applied at the reproductive stage of development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci.* 188–189, 48–59. doi:10.1016/j.plantsci.2012.03.001
- Bates, L.S., R.P.W.I.D.T., 1973. Short communication: Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 205–207.
- Bayona-Rodríguez, C.J., Ochoa-Cadavid, I., Romero, H.M., 2016. Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia. *Agron. Colomb.* 34, 329. doi:10.15446/agron.colomb.v34n3.55565
- Bayona-Rodríguez, C.J., Romero, H.M., 2019. Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons 13, 424–432. doi:10.21475/ajcs.19.13.03.p1354
- Bergmeyer, H.U., 1974. *Methods of enzymatic analysis*, Second. ed. Academic Press, New York. doi:10.1016/B978-0-408-00109-0.50001-8
- Blum, a., 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *F. Crop. Res.* 112, 119–123. doi:10.1016/j.fcr.2009.03.009
- Bradford, M., 1976. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Anal. Biochem.* 72, 248–254. doi:10.1006/abio.1976.9999
- Campbell, D.N., Na, C.-I., Rowland, D.L., Schnell, R.W., Ferrell, J.A., Wilkie, A.C., 2015. Development of a regional specific crop coefficient (Kc) for castor (*Ricinus communis* L.) in Florida, USA by using the sap flow method. *Ind. Crops Prod.* 74, 465–471. doi:10.1016/j.indcrop.2015.04.006
- Cao, H., Sun, C., Shao, H., Lei, X., 2011. Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African J. Biotechnol.* 10, 2630–2637. doi:10.5897/AJB10.1272
- Cha-um, S., Takabe, T., Kirdmanee, C., 2010. Osmotic potential, photosynthetic abilities and

- growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq .) seedlings in responses to polyethylene glycol-induced water deficit. *African J. Biotechnol.* 9, 6509–6516. doi:10.5897/AJB10.809
- Cha-um, S., Yamada, N., Takabe, T., Kirdmanee, C., 2013. Physiological features and growth characters of oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) in response to reduced water-deficit and rewatering. *Aust. J. Crop Sci.* 7, 432–439.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Review : Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239–264.
- Cros, D., Tchounke, B., Nkague-Nkamba, L., 2018. Training genomic selection models across several breeding cycles increases genetic gain in oil palm in silico study. *Mol. Breed.* 38, 1–12. doi:10.1007/s11032-018-0850-x
- Duangpan, S., Buapet, P., Sujitto, S., Eksomtramage, T., 2018. Early assessment of drought tolerance in oil palm D × P progenies using growth and physiological characters in seedling stage. *Plant Genet. Resour. Characterisation Util.* 1–11. doi:10.1017/S1479262118000151
- DuBois, M., Gilles, K. a., Hamilton, J.K., Rebers, P. a., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28, 350–356. doi:10.1021/ac60111a017
- Eksteen, A., Singels, A., Ngxaliwe, S., 2014. Water relations of two contrasting sugarcane genotypes. *F. Crop. Res.* 168, 86–100. doi:10.1016/j.fcr.2014.08.008
- Erice, G., Louahlia, S., Irigoyen, J.J., Sánchez-Díaz, M., Alami, I.T., Avice, J.C., 2011. Water use efficiency, transpiration and net CO₂ exchange of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Environ. Exp. Bot.* 72, 123–130. doi:10.1016/j.envexpbot.2011.02.013
- Euler, M., Hoffmann, M.P., Fathoni, Z., Schwarze, S., 2016. Exploring yield gaps in smallholder oil palm production systems in eastern Sumatra, Indonesia. *Agric. Syst.* 146, 111–119. doi:10.1016/j.agsy.2016.04.007
- Fedepalma, 2018. Anuario Estadístico 2018 La agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo. Bogotá.

- Feller, U., 2016. Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol.* 203, 84–94. doi:10.1016/j.jplph.2016.04.002
- Fernández, E., Galván, A., n.d. Métodos para la cuantificación de proteínas.
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48, 909–930. doi:10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Henson, I.E., Chai, S.H., 1997. Analysis of oil palm productivity. II. Biomass distribution, and turnover of the root system. *Elaeis* 9, 78–92.
- Henson, I.E., Mohd Haniff, H., 2005. The influence of climatic conditions on gas and energy exchanges above a young oil palm stand in north Kedah, Malaysia. *J. Oil Palm Res.* 17, 73–91.
- Jazayeri, S.M., Rivera Méndez, Y.D., Camperos Reyes, J.E., Romero Angulo, H.M., 2015. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. *Agron. Colomb.* 33, 164–173. doi:10.15446/agron.colomb.v33n2.49846
- Kireyko, A. V, Veselova, I.A., Shekhovtsova, T.N., 2006. Mechanisms of peroxidase oxidation of *o*-dianisidine, 3,3',5,5'-tetramethylbenzidine, and *o*-phenylenediamine in the presence of sodium dodecyl sulfate. *Russ. J. Bioorganic Chem.* 32, 71–77. doi:10.1134/S1068162006010079
- Krannich, C.T., Maletzki, L., Kurowsky, C., Horn, R., 2015. Network candidate genes in breeding for drought tolerant crops. *Int. J. Mol. Sci.* 16, 16378–16400. doi:10.3390/ijms160716378
- Lafta, A.M., Fugate, K.K., 2009. Dehydration accelerates respiration in postharvest sugarbeet roots. *Postharvest Biol. Technol.* 54, 32–37. doi:10.1016/j.postharvbio.2009.05.008
- Lau, B.Y.C., Othman, A., Ramli, U.S., 2018. Application of Proteomics Technologies in Oil Palm Research. *Protein J.* 37, 473–499. doi:10.1007/s10930-018-9802-x
- Legros, S., Mialet-Serra, I., Caliman, J.-P., Siregar, F. a, Clément-Vidal, a, Dingkuhn, M., 2009. Phenology and growth adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to photoperiod and climate variability. *Ann. Bot.* 104, 1171–82. doi:10.1093/aob/mcp214
- Li, Yuping, Li, H., Li, Yuanyuan, Zhang, S., 2017. Improving water-use efficiency by decreasing

-
- stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *Crop J.* 1–7. doi:10.1016/j.cj.2017.01.001
- Liu, H.-S., Li, F.-M., Xu, H., 2004. Deficiency of water can enhance root respiration rate of drought-sensitive but not drought-tolerant spring wheat. *Agric. Water Manag.* 64, 41–48. doi:10.1016/S0378-3774(03)00143-4
- Liu, H.R., Sun, G.W., Dong, L.J., Yang, L.Q., Yu, S.N., Zhang, S.L., Liu, J.F., 2017. Physiological and molecular responses to drought and salinity in soybean. *Biol. Plant.* 1–8. doi:10.1007/s10535-017-0703-1
- Mahdid, M., Kameli, A., Ehlert, C., Simonneau, T., 2011. Rapid changes in leaf elongation, ABA and water status during the recovery phase following application of water stress in two durum wheat varieties differing in drought tolerance. *Plant Physiol. Biochem.* 49, 1077–83. doi:10.1016/j.plaphy.2011.08.002
- Maheswari, M., Tekula, V.L., Yellisetty, V., Sarkar, B., Yadav, S.K., Singh, J., G., S.B., Kumar, A., Amirineni, S., Narayana, J., Maddi, V., 2016. Functional mechanisms of drought tolerance in maize through phenotyping and genotyping under well watered and water stressed conditions. *Eur. J. Agron.* 79, 43–57. doi:10.1016/j.eja.2016.05.008
- Masani, M.Y.A., Izawati, A.M.D., Rasid, O.A., Parveez, G.K.A., 2018. Biotechnology of oil palm: Current status of oil palm genetic transformation. *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 15, 335–347. doi:10.1016/j.bcab.2018.07.008
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51, 659–668.
- Mccord, J., Fridovich, I., 1977. a review of methodology, in: *Superoxide and Superoxide Dismutases*. Academic Press, pp. 11–17.
- McCord, J.M., Fridovich, I., 1969. Superoxide dismutase an enzymic function for erythrocyte (hemocuprein). *J. Biol. Chem.* 244, 6049–55.
- Mejía, J., 2000. Consumo de agua por la palma de aceite y efectos del riego sobre la producción de racimos, una revisión de literatura. *Rev. Palmas* 21, 51–58.
- Mittler, R., 2002. Oxidative stress , antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405–

410.

- Montesinos-Pereira, D., Barrameda-Medina, Y., Romero, L., Ruiz, J.M., Sánchez-Rodríguez, E., 2014. Genotype differences in the metabolism of proline and polyamines under moderate drought in tomato plants. *Plant Biol.* 16, 1050–1057. doi:10.1111/plb.12178
- Moreno, L.P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agronomía Colombiana*, 27(2), 179–191.
- Mwadzingeni, L., Shimelis, H., Dube, E., Laing, M.D., Tsilo, T.J., 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *J. Integr. Agric.* 15, 935–943. doi:10.1016/S2095-3119(15)61102-9
- Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. *Plant cell Physiol.* 22, 867–880.
- Nodichao, L., Chopart, J.L., Roupsard, O., Vauclin, M., Aké, S., Jourdan, C., 2011. Genotypic variability of oil palm root system distribution in the field. Consequences for water uptake. *Plant Soil* 341, 505–520. doi:10.1007/s11104-010-0663-0
- Norton, N., 1944. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. Biol. Chem.* 03, 375–380.
- Omidvar, V., Abdullah, S.N.A., Ebrahimi, M., Ho, C.L., Mahmood, M., 2013. Gene expression of the oil palm transcription factor EgAP2-1 during fruit ripening and in response to ethylene and ABA treatments. *Biol. Plant.* 57, 646–654. doi:10.1007/s10535-013-0355-8
- Omidvar, V., Abdullah, S.N.A., Ho, C.L., Mahmood, M., Al-Shanfari, A.B., 2012. Isolation and characterization of two ABRE-binding proteins: EABF and EABF1 from the oil palm. *Mol. Biol. Rep.* 39, 8907–8918. doi:10.1007/s11033-012-1758-x
- Palat, T., Nakharin, C., 2008. A review of 15 years of oil palm irrigation research. *Planter* 1–12.
- Putra, E.T.S., Issukindarsyah, Taryono, Purwanto, B.H., Indradewa, D., 2016. Induction of biochemical resistance of oil palm seedlings to drought stress using boron and silicon applications. *J. Biol. Sci.* 16, 155–166. doi:10.3923/jbs.2016.155.166
- Reis, R.R., Andrade Dias Brito da Cunha, B., Martins, P.K., Martins, M.T.B., Alekcevetch, J.C., Chalfun-Júnior, A., Andrade, A.C., Ribeiro, A.P., Qin, F., Mizoi, J., Yamaguchi-Shinozaki,

- K., Nakashima, K., Carvalho, J. de F.C., de Sousa, C.A.F., Nepomuceno, A.L., Kobayashi, A.K., Molinari, H.B.C., 2014. Induced over-expression of AtDREB2A CA improves drought tolerance in sugarcane. *Plant Sci.* 221–222, 59–68. doi:10.1016/j.plantsci.2014.02.003
- Reyes, R., Riaño, N., Chinchilla, C., Ibarra, N., 2014. Physiological response of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) to soil water availability under field conditions in Tumaco, Colombia. *Rev. Oil Palm Pap.* 42, 11–20.
- Reyes, R., Riaño, N., Chinchilla, C., Ibarra, N., 2013a. Physiological response of Young oil palms (*Elaeis guineensis*) to a steady water supply under greenhouse conditions. *Rev. Oil Palm Pap.* 41, 1–11.
- Reyes, R., Riaño, N., Chinchilla, C., Ibarra, N., 2013b. Physiological response of Young oil palms (*Elaeis guineensis*) to soil drying by evapotranspiration in two soil types under greenhouse conditions and possible implications for spear rot development. *Rev. Oil Palm Pap.* 40, 1–15.
- Rival, A., 2017. Breeding the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) for climate change. *OCL* 24, D107. doi:10.1051/ocl/2017001
- Rivera, Y., Moreno, L., Bayona, C.J., Romero, H.M., 2012. Physiological response of oil palm interespecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. *Brazilian J. Plant Physiol.* 24, 273–280.
- Saunders, J.A., McClure, W., 1975. Phytochrome controlled phenylalanine ammonia lyase in *Hordeum vulgare* plastids. *Phytochemistry* 14, 1285–1289.
- Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., 1997. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol.* 115, 327–334.
- Silva, P.A., Cosme, V.S., Rodrigues, K.C.B., Detmann, K.S.C., Leão, F.M., Cunha, R.L., Festucci Buselli, R.A., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., 2017. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. *Acta Physiol. Plant.* 39, 58. doi:10.1007/s11738-017-2354-4
- Silva, P.A., Oliveira, I. V., Rodrigues, K.C.B., Cosme, V.S., Bastos, A.J.R., Detmann, K.S.C., Cunha, R.L., Festucci-Buselli, R.A., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., 2016. Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to

- drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees - Struct. Funct.* 30, 203–214. doi:10.1007/s00468-015-1289-x
- Smith, B.G., 1993. Correlations between vegetative and yield characteristics and photosynthesis rate and stomatal conductance in the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Elaeis* 5, 12–25.
- Smith, B.G., 1989. The Effects of Soil-Water and Atmospheric Vapor-Pressure Deficit on Stomatal Behavior and Photosynthesis in the Oil Palm. *J. Exp. Bot.* 40, 647–651.
- Somogyi, M., 1945. Determination somogyi. *J. Biol. Chem.* 61–68.
- Suresh, K., Nagamani, C., Kantha, D.L., Kumar, M.K., 2012. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica* 50, 549–556. doi:10.1007/s11099-012-0062-2
- Suresh, K., Nagamani, C., Ramachandrudu, K., Mathur, R.K., 2010. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica* 48, 430–436. doi:10.1007/s11099-010-0056-x
- Tiemann, T.T., Donough, C.R., Lim, Y.L., Härdter, R., Norton, R., Tao, H.H., Jaramillo, R., Satyanarayana, T., Zingore, S., Oberthür, T., 2018. Feeding the Palm, in: *Advances in Agronomy*. pp. 149–243. doi:10.1016/bs.agron.2018.07.001
- Yamada, N., Cha-Um, S., Kageyama, H., Promden, W., Tanaka, Y., Kirdmanee, C., Takabe, T., 2011. Isolation and characterization of proline/betaine transporter gene from oil palm. *Tree Physiol.* 31, 462–468. doi:10.1093/treephys/tpr017
- Yannarelli, G.G., Fernández-Alvarez, A.J., Santa-Cruz, D.M., Tomaro, M.L., 2007. Glutathione reductase activity and isoforms in leaves and roots of wheat plants subjected to cadmium stress. *Phytochemistry* 68, 505–512. doi:10.1016/j.phytochem.2006.11.016
- Yi, X.P., Zhang, Y.L., Yao, H.S., Luo, H.H., Gou, L., Chow, W.S., Zhang, W.F., 2016. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *J. Plant Physiol.* 194, 23–34. doi:10.1016/j.jplph.2016.01.016
- Zargar, S.M., Gupta, N., Nazir, M., Mahajan, R., Malik, F.A., Sofi, N.R., Shikari, A.B., Salgotra, R.K., 2017. Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. *Plant Gene* 11,

154–159. doi:10.1016/j.plgene.2017.04.003

Zhang, S., Huang, W., Zhang, J., Cao, K., 2016. Differential responses of photosystems I and II to seasonal drought in two *Ficus* species. *Acta Oecologica* 73, 53–60. doi:10.1016/j.actao.2016.03.001

Zulkifli, Y., Norziha, A., Naqiuddin, M., Fadila, A., Nor Azwani, A., Suzana, M., Samsul, K., Onf-Abdullah, M., Singh, R., Ghulam, K., Kushairi, A., 2018. DESIGNING THE OIL PALM OF THE FUTURE. *J. Oil Palm Res.* 29, 440–455. doi:10.21894/jopr.2017.00015

Capítulo 6. Conclusiones y recomendaciones

6.1 Corolario general

La palma de aceite desempeña un papel importante en la economía de Colombia y es por lo tanto uno de los pilares agroindustriales del país. La ventaja como cultivo agrícola es su producción durante todo el año generando ingresos regulares a los cultivadores. No obstante, las condiciones climáticas de cada región, específicamente aquellas donde los periodos secos son prolongados, producen bajos rendimientos en los cultivares que no han sido establecidos con la mejor relación genotipo-ambiente.

En el proceso para determinar cultivares comerciales de palma de aceite que sean tolerantes al déficit hídrico, en este trabajo inicialmente, se quiso responder a una serie de preguntas que permitirían llegar a encontrar el cultivar con las características deseadas. Para esto, se inició definiendo el movimiento del agua en la palma de aceite, se utilizó un sistema de flujo de savia basado en el método del radio de calor, el cual ha sido usado principalmente en plantas dicotiledóneas, lo que supuso un reto para estandarizar la medición en palma de aceite. No obstante, se logró establecer una metodología de alta repetibilidad y se realizó el primer reporte de transpiración total en palma de aceite en Colombia y el segundo en el mundo, con valores similares a los reportados para Indonesia demostrando una vez más la confiabilidad de la información obtenida. Se definió que la transpiración de la palma es muy sensible al déficit de presión de vapor, implicando una estrecha relación de las condiciones medioambientales con el funcionamiento de la palma. Por esta razón, se avanzó en la solución de la siguiente pregunta, relacionada con el impacto de la época seca sobre el cultivo de palma de aceite. De esta manera, bajo condiciones comerciales de cultivo en palma de aceite y con características de los Llanos Orientales, se evaluaron palmas adultas de la especie *E. guineensis* y del híbrido OxG, se encontró que el potencial hídrico foliar es un primer indicador de un evento estresante haciendo más negativo cuando el agua disponible en el suelo es reducida por las condiciones

ambientales. Además, que tanto la tasa de fotosíntesis y la tasa de transpiración se ven reducidas en época seca a menos que se cuente con riego, lo que evita tener disminuciones en el intercambio de gases en el cultivo. Igualmente se reportó que bajo las condiciones de estudio el híbrido OxG mostro una menor sensibilidad al déficit hídrico.

Teniendo en cuenta esta información se decidió evaluar la respuesta de diferentes cultivares de palma de aceite a condiciones contrastantes, esto se realizó en la zona central de Colombia. En palma adulta y con 9 de los cultivares comerciales más sembrados en Colombia de la especie *E. guineensis* y 2 cultivares del híbrido OxG, se observó su comportamiento en dos épocas del año. De igual manera que en los Llanos orientales, las palmas tuvieron un efecto negativo debido a la época seca, se vieron potenciales hídricos foliares más negativos y la tasa de fotosíntesis y de transpiración disminuyeron significativamente por la época. No obstante, cada cultivar se comporto de manera diferente, evidenciando una respuesta en función de su genotipo y mostrando la capacidad que tiene cada cultivar en enfrentar la disminución de agua en el suelo. Características como un incremento en azúcares, aumento (menos negativos) en los potenciales hídricos foliares, mantenimiento de altas tasas de fotosíntesis y de transpiración y una alta eficiencia del uso del agua durante la época seca fueron los parámetros para establecer los cultivares de palma de aceite con mejor aclimatación a la limitación hídrica bajo las condiciones de zona central. De igual manera se determinó que no hubo efecto de la época seca con la calidad del aceite.

Una vez comprobado que existía una respuesta diferente por los genotipos al déficit hídrico, y teniendo en cuenta que algunas variables evaluadas en campo permitieron realizar un acercamiento a cultivares con tolerancia, se procedió a realizar bajo condiciones controladas y con diferentes niveles de estrés un experimento que permitiera definir las variables diagnósticas para la selección de cultivares de palma de aceite tolerantes al déficit hídrico. Para esto, se sometieron 11 cultivares comerciales de palma de aceite a 4 tensiones hídricas del suelo, contando con una variación desde capacidad de campo hasta un estrés muy severo. En concordancia con lo visto en campo, las plantas jóvenes tuvieron efectos negativos con los diferentes niveles de estrés, inclusive para algunos cultivares el estrés más severo condujo a un marchitamiento de las palmas. La respuesta del potencial hídrico foliar, el intercambio de gases y la acumulación de azúcares se mantuvo en las palmas jóvenes siendo una forma indirecta de comprobar una respuesta sostenida en estados de desarrollo. Adicionalmente, junto con las variables medidas en campo, se sumaron otras de orden bioquímico, para lograr tener un gran abanico de variables respuesta que permitieran discriminar de manera precisa cultivares con

tolerancia. Seis de los caracteres evaluados fueron determinados como los más discriminantes para la selección de cultivares de palma de aceite con tolerancia al déficit hídrico, lo que permitió desarrollar una metodología de selección temprana de cultivares de palma de aceite con tolerancia al déficit hídrico.

6.2 Conclusiones

1. A pesar de la estigmatización que tiene la palma como cultivo altamente demandante de agua, se encontró que los máximos consumos (transpiración) promedio diarios de la especie no son mayores a 1,5 mm (105 litros palma día)
2. Se determinó que del pool de variables evaluadas el intercambio de gases, específicamente la fotosíntesis y transpiración en combinación con el potencial hídrico de la hoja, la acumulación de prolina, la acumulación de azúcares y la actividad catalasa, presentaron la mayor significancia para discriminar cultivares de palma de aceite tolerantes al déficit hídrico.
3. Se desarrolló un método como herramienta de selección temprana para la selección de cultivares de palma de aceite potencialmente tolerantes al déficit hídrico que podrán ser sembrados en zonas con limitaciones hídricas en Colombia.
4. Se reportan en este trabajo los cultivares comerciales IRHO 7001 e IRHO 1001 como aquellos con mayor grado de tolerancia al déficit hídrico y debido a esta característica tiene un gran potencial para ser sembrados en zonas de Colombia donde se presenten bajas precipitaciones.
5. El desarrollo de este trabajo abrió la puerta para la investigación de mecanismos moleculares que permitirán discernir los genes asociados a la tolerancia al déficit hídrico en palma de aceite y su uso potencial en la generación de organismos genéticamente modificados (OGM).

6.3 Recomendaciones

Durante el desarrollo de este trabajo se presentaron dificultades de orden económico, logístico y académico, muchas se sortearon logrando obtener excelentes resultados. Sin embargo, de las experiencias vividas quedaron anécdotas que pueden ser motivos de recomendaciones para futuros trabajos:

1. Al establecer trabajos en campo, la variabilidad climática es el mayor problema en el desarrollo de evaluaciones ecofisiológicas, por lo que es indispensable programar amplios periodos de tiempo para el trabajo de campo con el fin de encontrar la época correcta para ejecutar las mediciones.
2. Si bien es cierto que a partir de este trabajo se desarrolló una tesis doctoral encaminada a identificar los genes asociados a la tolerancia al déficit hídrico, es importante dar el siguiente paso para la edición de genoma. La generación de organismos genéticamente modificados reducirá los tiempos en el mejoramiento genético y propenderá por obtener palmas competitivas y adaptadas para el cambio climático.
3. Para futuros trabajos se recomienda ejecutar pruebas regionales con el fin de identificar la respuesta genotipo-ambiente que potencialice los óptimos de producción de los cultivos que sean liberados.
4. Es importante evaluar cultivos híbridos O x G provenientes de diversas casas comerciales, toda vez que se tienen muchos orígenes y gran oferta de este tipo de cultivos, pero para los cuales que se desconoce su respuesta frente a estas condiciones limitantes.

**Anexo 1: Desarrollo de una metodología
para la selección temprana de cultivares
de *Elaeis guineensis* Jacq., según su
respuesta al estrés por déficit hídrico**



N° 186 Septiembre de 2017

Ceniavances

Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite - Cenipalma ISSN 0123-8353



desde 1991

Desarrollo de una metodología para la selección temprana de cultivares de *Elaeis guineensis* Jacq., según su respuesta al estrés por déficit hídrico

Arley Caicedo¹, Stephany Guataquirá¹, Cristhian Bayona¹, Alonso Pardo¹, Iván Ayala¹, Rodrigo Ruiz², y Hernán Mauricio Romero^{1,2} *¹ Programa de Biología y Mejoramiento de la Palma, Cenipalma

² Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

* Autor para correspondencia. E-mail: hromero@cenipalma.org

Notas del Director

Los programas de mejoramiento en palma de aceite se caracterizan por requerir de periodos prolongados de evaluación, los cuales pueden superar los diez años. Es importante considerar que resultados de evaluación en campo de unos pocos años no son suficientes para determinar el comportamiento de un genotipo, debido a las fluctuaciones climáticas entre los años. A esto se suma el tiempo requerido para lograr los cruzamientos a partir de materiales parentales. Siendo así, la obtención de nuevos cultivares y su caracterización es una inversión muy importante, debido en gran parte al ciclo mismo del cultivo.

Cenipalma cuenta actualmente con diversas colecciones biológicas provenientes de diferentes lugares del mundo, entre las cuales se encuentran las de origen africano Camerún y Angola, las cuales se caracterizan por presentar una alta variabilidad genética. Sin embargo, estas deben ser estudiadas y evaluadas por sus características de interés. El centro de investigación, desde hace años, viene trabajando en la evaluación de los genotipos por su respuesta frente a varios tipos de estrés, se está trabajando, entre otros, en la identificación de manera temprana de genotipos con mejor adaptación al estrés hídrico. Así, se puede avanzar en la selección y producción de cultivares genéticos adaptados frente a una condición que cada vez toma más relevancia por las variaciones que se presentan con el clima y que viene afectando la productividad del cultivo.

Este Ceniavances presenta la metodología que constituye una de las herramientas que utiliza Cenipalma para la búsqueda de genotipos promisorios, los cuales serán la línea base para la producción de cultivares con tolerancia al déficit hídrico, que también pueda ser utilizada por los palmicultores cuando lo requieran.

Alexandre Patrick Cooman, PhD.

Director General Cenipalma

Introducción

La disponibilidad hídrica para la agricultura colombiana varía dependiendo de la zona agroecológica del país. Existen zonas con épocas secas marcadas, que ocasionan un fuerte déficit hídrico, por periodos de hasta ocho meses, como es el caso en la Zona Norte (Romero *et al.*, 2007). El déficit hídrico es un factor limitante de la productividad de la palma de aceite (Corley, 1976) y tiene como consecuencia el cierre de estomas (Smith, 1989; Corley y Tinker, 2003), el incremento de la temperatura foliar (Corley, 1976), la reducción de la tasa fotosintética y de transpiración (Smith, 1989), así como la variación en la proporción de inflorescencias masculinas y femeninas (Corley, 1976), entre otras. Todas estas respuestas afectan directamente la fisiología de la palma y perjudican la productividad del cultivo (Mejía, 2000; Romero *et al.*, 2007).

Las alternativas para mitigar el efecto de la baja disponibilidad del recurso hídrico son limitadas, debido a la falta o escasa disponibilidad de agua que se deriva del progresivo deterioro de cuencas hídricas, así como

Cenivances N° 186

- de un elevado costo para la implementación de sistemas de riego eficientes, en las grandes extensiones del cultivo (Leyva, 2001).

Bajo los escenarios actuales de cambio climático que provocan alteraciones en el régimen pluviométrico, altas temperaturas, mayor brillo solar y baja disponibilidad hídrica del suelo, el mejoramiento genético de la palma de aceite se convierte en una alternativa de manejo duradera, que se encamina a encontrar cultivares con características de tolerancia al estrés hídrico, para mantener u optimizar el rendimiento productivo, en condiciones menos favorables que las óptimas para el cultivo (Rey *et al.*, 2003).

Las metodologías tradicionales de mejoramiento en palma de aceite requieren grandes esfuerzos económicos y de tiempo (años), para la evaluación y producción de materiales que responden adecuadamente a las necesidades locales y regionales de los productores, debido al prolongado ciclo de vida y productivo del cultivo (Corley y Tinker, 2003). Sin embargo, en el presente documento se presenta y describe una metodología desarrollada por Cenipalma que permite reducir los tiempos y costos de evaluación, a través del tamizaje y la selección temprana (etapa de vivero) de cruzamientos promisorios, por su respuesta al déficit hídrico.

Materiales y Métodos

Trabajos realizados por Cenipalma sobre la respuesta ecofisiológica de la palma de aceite al déficit hídrico han mostrado una serie de variables de respuesta, a nivel fisiológico y bioquímico, que permiten discriminar cultivares con diferentes grados de tolerancia a la baja disponibilidad de agua en el suelo (Bayona *et al.*, 2007; Rivera *et al.*, 2012). Así, se ha generado una metodología que permite realizar un screening para clasificar cultivares con un alto potencial de tolerancia al déficit hídrico al igual que aquellos que presentan susceptibilidad al mismo estrés. A continuación se describe la metodología que se desarrolló en el Campo Experimental Palmar de La Vizcaína (Santander), y que se utiliza actualmente para evaluar sus colecciones biológicas de palma de aceite por tolerancia al déficit hídrico.

Material vegetal

Semillas sanas y germinadas, en el estado fenológico BBCH 004, (Hormaza *et al.*, 2011) (Figura 1) son puestas en germinadores de arena cubiertos con polisombra



Figura 1. Semillas en estado BBCH 004, plúmula y radícula diferenciadas

(80 %), en los cuales se realiza riego y manejo fitosanitario, para asegurar el crecimiento uniforme de las plántulas, hasta el estado fenológico BBCH 102 (Figura 2), (Forero *et al.*, 2011).

Infraestructura

Se usa una casa de mallas de 4 m de altura, con techo de policarbonato alveolar, filtro UV y pared de mallas de 5 mm de luz. Con estas condiciones se evita que la lluvia afecte la evaluación de los periodos de estrés en



Figura 2. Plántulas en estadio fenológico BBCH 102 establecidas en sustrato de arena, listas para ser usadas en la evaluación de su comportamiento frente a déficit hídrico.

Cenivances N° 186

los diferentes materiales y se protejan las plántulas de insectos plaga. Dentro de la casa de mallas se ubican mesas metálicas tubulares, sobre las cuales se disponen contenedores plásticos con capacidad de 20 kg de suelo, en los que se siembra una palma por recipiente.

Adicionalmente, se instala un sistema de riego automatizado con cuatro válvulas solenoides y un controlador para garantizar el suministro de agua por goteo, según el tratamiento aplicado a las plántulas en el screening.

De igual manera se instalan sensores de humedad del suelo SM150 marca Delta-T asociados a un datalogger HH2 de la misma marca, con el fin de controlar y registrar la humedad del suelo en los diferentes tratamientos y así definir los tiempos de riego.

Relación sustrato-suelo y propiedades físicas y químicas de este para el crecimiento de las plántulas

Se utiliza suelo de la región como sustrato para las palmas y se realiza una mezcla 3:1 con arena. Posteriormente se envía una muestra de suelo al Instituto Geográfico Agustín Codazzi para determinar la curva de retención de humedad, textura y densidad aparente, con el fin de reconocer la capacidad de agua en el suelo y definir los niveles de agotamiento de agua, a los cuales serán sometidas las plantas. De la misma manera, se toman muestras de suelos que son enviadas al Laboratorio de Análisis Foliare y de Suelos de Cenipalma para determinar el estado de nutrimentos y corregir los desbalances nutricionales.

Siembra y aplicación de tratamientos en casa de mallas

Se seleccionan plántulas sanas y uniformes en estadio fenológico BBCH 102 provenientes del germinador de arena. Estas se siembran individualmente en contenedores plásticos. Por cada recipiente se coloca un gotero con estacas, para controlar el suministro de agua (Figura 3).

En la primera fase del trabajo se mantienen todas las plántulas a capacidad de campo, con una duración de 30 días, permitiendo una buena adaptación de las palmas a su nueva condición. Posteriormente, las plántulas se someten a dos tratamientos por 30 días más: i) capacidad de campo y ii) -1MPa (déficit hídrico severo).



Figura 3. Superior: Plántulas en evaluación por su respuesta al déficit hídrico en casa de mallas. Inferior: Suministro de agua por goteo, sensor y medidor manual HH2. Los sensores de humedad deben permanecer enterrados.

Con el fin de controlar una tensión hídrica homogénea en el suelo, y basado en los registros de los sensores de humedad y las características del suelo, se calcula la lámina de agua mediante las siguientes ecuaciones:

Ecuación 1. Lámina de riego a aplicar en cada tratamiento.

$$m = 100 * H * Da (\delta T_r - \delta T_{Lec}) * DPM$$

Dónde:

m Lámina de riego ($m^3 ha^{-1}$)

H Profundidad efectiva de raíces (m)

Cenivances N° 186

- δT_r Humedad equivalente al potencial hídrico deseado (% vol)
- δT_{Lec} Humedad actual del suelo (% vol)
- DPM Porcentaje de agotamiento del agua entre episodios de riego (0,5)

Ecuación 2. Lámina de riego en litros.

$$m_{Litros} = \frac{m(m^2 ha^{-1}) * \phi_{Riego}}{10}$$

Dónde:

- m Lámina de agua (L.m-2)
- ϕ_{Riego} Área de humedecimiento (m2)

El tiempo de riego se determina a través de la Ecuación 3. Es importante conocer el caudal de los goteros.

Ecuación 3. Tiempo de riego (Tr)

$$Tr_{(min)} = \frac{m(l)}{Q_{Goteros}} * 60$$

Donde:

- Tr Tiempo de riego (minutos)
- m Lámina de agua (L.m⁻²)
- $Q_{Goteros}$ Caudal de los goteros (L h⁻¹)

Medición de variables de respuesta al estrés por déficit hídrico

De acuerdo con los resultados de investigación que ha generado Cenipalma (Bayona *et al.*, 2007; Rivera *et al.*, 2012), se determinó que las variables con mejor información, para discriminar cultivares con potencial de tolerancia al déficit hídrico, son: i) Variables asociadas al intercambio de gases, ii) Potencial hídrico de la hoja, iii) Variables bioquímicas (azúcares totales y reductores, actividad enzimática catalasa, actividad enzimática superóxido dismutasa, actividad enzimática glutatión reductasa). En la siguiente sección se describen las variables y la forma de medirlas.

Intercambio de gases

Cuando las plantas se encuentran sometidas a déficit hídrico, responden fisiológicamente con el cierre de estomas, lo que conlleva a una reducción en la transpiración, y por ende a una disminución en la tasa fotosintética (Smith, 1989; Romero *et al.*, 2007; Rivera *et al.*, 2012). Para medir los parámetros asociados al intercambio de gases, es decir, cuantificar la tasa de fotosíntesis (A), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y el uso eficiente del agua para la fotosíntesis (UEA_p) se utiliza un medidor de fotosíntesis portátil LI-6400XT (Figura 4) (LICOR Inc. USA), que tiene como fundamento el análisis de gases por infrarrojo. Este equipo permite establecer algunas variables que redundan en información estable y confiable. Por lo tanto, para las mediciones se fijan las siguientes condiciones: i) Concentración de CO₂ de referencia en 400 ppm; ii) Flujo de aire en 170 μmol s⁻¹; iii) Radiación fotosintéticamente activa saturante, de 1000 μmol m² s⁻¹. Las mediciones de intercambio de gases se realizan a los 30 días de aplicación de los tratamientos y se llevan a cabo entre las 8:00 y las 11:00 a.m., sobre la hoja número +3 de cada plántula.

La relación entre la fotosíntesis y la transpiración puede convertirse en una herramienta útil en la selección de materiales, a través de la determinación del Uso Eficiente del Agua para la fotosíntesis (UEA_p), por cuanto la fijación de gas carbónico se relaciona con el consumo de agua de la planta (Ecuación 4). Este índice es una herramienta de gran utilidad en el manejo de cultivos y en programas de selección de materiales de alta productividad y reducido consumo de agua (Romero *et al.*, 2007).



Figura 4. Medidor de fotosíntesis portátil LI-6400XT en hoja +3.

Ecuación 4. Forma de calcular el Uso Eficiente del Agua (UEA) asociado a fotosíntesis

$$UEA = \frac{\text{Fotosíntesis (mmCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})}{\text{Transpiración (mmH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})}$$

Potencial hídrico de la hoja

El potencial hídrico es una característica física que permite explicar la circulación del agua en las plantas y su medición proporciona información del estado hídrico de las mismas. El agua, generalmente se mueve desde la región con mayor potencial a la región con menor potencial hídrico, y tal flujo ocurre hasta que los potenciales hídricos se igualen o alcancen valores de cero (Sánchez y Aguirreolea, 2000). En el interior de la planta el potencial es más elevado en las raíces, disminuyendo en el tallo y observando los valores más bajos en las hojas. Normalmente en las horas de la madrugada o prealba el potencial hídrico de una planta tiende a equilibrarse con el potencial hídrico del suelo (homeostasis hídrica), por tal motivo, si el suelo tiene buena disponibilidad de agua, la planta se estabilizará en un potencial hídrico cercano a cero, y por otro lado, si el suelo tiene bajo contenido de agua, su potencial será más negativo y por lo tanto, la planta se equilibrará en potenciales menores. En consecuencia, conocer el potencial hídrico foliar, tanto en condiciones de sequía como en condiciones de riego adecuado, es una herramienta para determinar la capacidad que pueden tener los cultivos para ajustar dichos valores en condiciones limitantes. Para plantas tienen la capacidad de realizar ajustes en

las variables hídricas para evitar la deshidratación y la pérdida de turgencia (Castro-Díez y Navarro, 2007).

La determinación del potencial hídrico foliar se realiza en la hoja número +3 de las plántulas. Es una medida destructiva, por lo que se debe cortar la hoja de la palma. Las mediciones ocurren en el horario de las 4:00 a las 6:00 a.m., (Rivera *et al.*, 2012). Para su determinación se utiliza el método de la cámara de presión o cámara de Schölander (Soilmoisture Equipment Corp, USA), cuyo fundamento se basa en la aplicación de una presión mediante la inyección de nitrógeno gaseoso a la hoja, la cual se encuentra ubicada en el interior de una recámara que tiene el equipo (Figura 5) y de la cual se expone la punta del peciolo, en donde a medida que se aumenta la presión dentro de la recámara, se observa la aparición de una gota en la superficie del peciolo (Bayona *et al.*, 2007), registrando el valor de presión en el manómetro del equipo con valor negativo.

Variables bioquímicas

El efecto físico más evidente del estrés hídrico en las plantas es la reducción del crecimiento, debido a la disminución de la expansión y presión de turgencia en las células (Sánchez y Aguirreolea, 2000). El metabolismo y la estructura fina celular se alteran al estar sometidos a un déficit hídrico, teniendo un efecto negativo en la síntesis de proteínas, encendido de cadenas de señalización metabólica y un incremento en el contenido de especies reactivas de oxígeno (ROS por sus siglas en inglés), que son moléculas con una moderada o eleva-

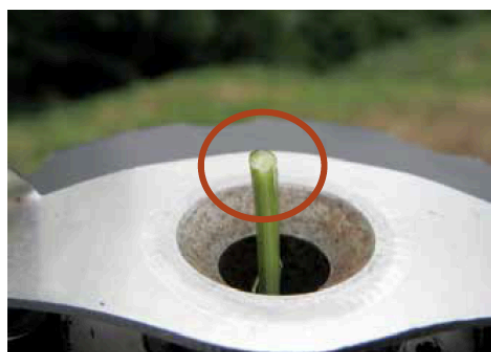


Figura 5. Izquierda: Cámara de Schölander usada para determinar el potencial hídrico foliar. Derecha: Detalle de la parte del peciolo que sobresale de la cámara hermética, en donde se observa la gota de agua, y que indica a través de la lectura en el manómetro, la presión a la cual el agua se mueve al interior de los tejidos.

Cenivances N° 186

● da reactividad química, que tienen en algunos casos, la capacidad de dañar biomoléculas celulares de la célula (Sweetlove y Moller 2009). Los dos mecanismos de defensa para el control de estas especies reactivas de oxígeno son el sistema no enzimático antioxidante (ácido ascórbico, polifenoles, carotenoides, glutatión, entre otras) y el sistema enzimático antioxidante (catalasa, peroxidasa, ascorbato peroxidasa, glutatión reductasa, entre otras). Estos mecanismos producen especies de oxígeno no reactivas o menos reactivas, regulando la cadena incontrolada de oxidación (Moreno *et al.*, 2010). Adicionalmente, las plantas pueden generar un incremento en la concentración de osmolitos compatibles, como prolina y azúcares, logrando generar osmoprotección y disminuyendo el potencial osmótico de la célula (Gómez *et al.*, 2010).

Para la cuantificación de las variables bioquímicas en las plántulas bajo tratamiento, se realiza la colecta de la hoja +3 de las plántulas, la cual se envuelve en papel aluminio y se sumerge en nitrógeno líquido para ser preservada y llevada al laboratorio hasta su análisis, en donde son maceradas con nitrógeno líquido para liberar todos los analitos de interés. Del macerado se toman submuestras para los diferentes protocolos de determinación:

1. Azúcares totales y reductores, determinados por los métodos de Dubois *et al.*, 1956 y Nelson, 1944 y Somogyi, 1952.
2. Actividad enzimática catalasa determinada mediante el método permanganométrico (Ulrich, 1974).
3. Actividad enzimática superóxidodismutasa se realizó mediante el método de formación de azul de nitrotetrazolio (Eauchamp y Fridovich, 1971).
4. Actividad enzimática glutatión reductasa, mediante Yannarelli *et al.*, 2007.

De acuerdo a los resultados obtenidos de las variables de respuesta, se establece que las características que debe tener un material con tolerancia al déficit hídrico son aquellas que mantienen un buen Uso Eficiente del Agua para la fotosíntesis (UEA_f) tanto en condiciones de estrés hídrico como en capacidad de campo, lo que implica mantener altas tasas fotosintéticas junto con bajas tasas de transpiración. De igual manera, se definen que los materiales tolerantes son aquellos que mantie-

nen potenciales hídricos más cercanos a los del suelo en el momento de la evaluación. Así mismo, un aumento en osmolitos protectantes y mayor actividad enzimática son también indicadores de materiales con capacidad de tolerar el déficit hídrico.

CONCLUSIONES

El mejoramiento genético es una alternativa de manejo frente al déficit hídrico que a través de herramientas de selección temprana, como la metodología presentada en este documento, permite avanzar en menor tiempo que el requerido en los modelos y alternativas tradicionales en la selección y producción de materiales genéticos adaptados

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bayona, C., Ayala, I. y H. Romero. 2007. Relaciones hídricas en ocho materiales de palma de aceite durante época de lluvias, en el Campo Experimental Palmar de La Vizcaína. *Cenivances* No 153. 4 p.
- Castro-Diez, P. Navarro, J. 2007. Water relations of seedlings of three *Quercus* species: variations across and within species grown in contrasting light and water regimes. *Tree Physiol* 27. 1011-1018.
- Cenipalma. 2003. Manejo de viveros de palma de aceite. Manual Técnico Primera edición. Bogotá. 74 p.
- Corley R. H. V. 1976. Inflorescence abortion and sex differentiation. En R. H. V. Corley, J. J. Hardon, and B. J. Wood [eds.], *Developments in crop science*, vol. 1, Oil palm research, 37-54. Elsevier, Amsterdam, Netherlands
- Corley R, Tinker P. 2003. The oil palm. 4th Ed. World Agricultural Series Blackwell Publishers Ltd, Oxford UK.
- Dubois M, K.A. Gilles, J.K. Hamilton, P.A. Rebers and F. Smith, 1956 "Colorimetric method for determination of sugars and related substances". *Anal Chem.* 28:350-356.
- Eauchamp C., Fridovich I. 1971. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem*, 44: 276-286.

- Forero, D; Hormanza, P; Romero, H.M. 2011. Phenological growth stages of African oil palm (*Elaeis guineensis*). *Annals of Applied Biology*, 160: 56 – 65.
- Gómes, F. P., Oliva, M. A., Mielke, M. S., Almeida, A. F., & Aquino, L. A. 2010. *Scientia Horticulturae* Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 126(3), 379–384.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 2006. *Métodos Analíticos del Laboratorio de Suelos*. Subdirección de Agrología, Bogotá, Colombia. p. 487-538
- Leyva P. 2001. *El medio ambiente en Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, IDEAM. 2a Edición. Bogotá, pp: 530
- Mejía, J.O. 2000. Consumo de agua por la palma de aceite y efectos del riego sobre la producción de racimos, una revisión de literatura. *Revista Palmas*, 21 (1): 51-58
- Moreno, L; Crespo, S; Pérez, W; Melgarejo, L. Pruebas bioquímicas como herramientas para estudios en fisiología. Capítulo 10, p. 187248. En: Melgarejo LM, Editor. *Experimentos en fisiología vegetal*. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia 2010. p. 187205.
- Nelson, N. 1944. A photometric adaptation of the Somogyi method for determination of glucose. *J.Biol. Chem.* 153:257-262.
- Rey L., Delgado W., Rocha P. 2003. Colecta y Caracterización del Banco de Germoplasma de *Elaeis oleifera* Cortez. De Ceniapalma. *Ceniavances* 1001. Enero 2003. Ceniapalma
- Rivera, Y., Moreno-Chacón, A.L., Bayona, C.J. Romero. H. M., 2012. Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortez versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. *Braz. J. Plant Physiol.* 24, 273 – 280.
- Romero, H., Ayala, I. y R. Ruiz. 2007. *Ecofisiología de la palma de aceite*. Palmas 28(Especial, Tomo I), 176 - 184.
- Sánchez M, Aguirreolea J. 2000. Capítulo 3: Movimientos estomáticos y transpiración. pp. 31-42. En: Azcón-Bieto J. y M. Talon (eds.). *Fisiología y bioquímica vegetal*. Primera edición. Madrid: McGraw-Hill-Interamericana de España, 581 p.
- Somogyi M. 1952. Notes of sugar determination, *Journal of Biological Chemistry* 19-23.
- Smith B. 1989. The Effects of Soil Water and Atmospheric Vapor Pressure Deficit on Stomatal Behavior and Photosynthesis in the Oil Palm. *J. Exp. Bot.* 40 (215): 647-651.
- Sweetlove, L.J. Moller, I.M. 2009. Chapter 1 Oxidation of Proteins in Plants - Mechanisms and Consequences. En: *Advances in Botanical Research*. 52. 1-23.
- Ulrich BH. 1974. *Method Enzimology*. New York. Academic Press pp 109-115.
- Yannarelli G.G., Fernández A., Santa-Cruz D, Tomaro M. 2007. Glutathione reductase activity and isoforms in leaves and roots of wheat plants subjected to cadmium stress. *Phytochemistry* 68, 505-512.

Cenivances N° 186

Esta publicación es propiedad del Centro de Investigación en Palma de Aceite, Cenipalma, por tanto, ninguna parte del material ni su contenido, ni ninguna copia del mismo puede ser alterada en forma alguna, transmitida, copiada o distribuida a terceros sin el consentimiento expreso de Cenipalma. Al realizar la presente publicación, Cenipalma ha confiado en la información proveniente de fuentes públicas o fuentes debidamente publicadas. Contiene recomendaciones o sugerencias que profesionalmente resultan adecuadas e idóneas con base en el estado actual de la técnica, los estudios científicos, así como las investigaciones propias adelantadas. A menos que esté expresamente indicado, no se ha utilizado en esta publicación información sujeta a confidencialidad ni información privilegiada o aquella que pueda significar incumplimiento a la legislación sobre derechos de autor. La información contenida en esta publicación es de carácter estrictamente referencial y así debe ser tomada y está ajustada a las normas nacionales de competencia, Código de Ética y Buen Gobierno de la Federación, respetando en todo momento la libre participación de las empresas en el mercado, el bienestar de los consumidores y la eficiencia económica.



Director general: Alexandre Patrick Cooman, Ph.D.
Revisión de textos: Comité de Publicaciones de Cenipalma
Coordinación editorial: Yolanda Moreno Muñoz - Esteban Mantilla
Diagramación: Jenny Angélica Ramírez Jácome
Impresión: Javegraf

Esta publicación contó con el apoyo de Fedepalma y el
Fondo de Fomento Palmero

Anexo 2: Estimation of transpiration in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) with the heat ratio method

Estimation of transpiration in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) with the heat ratio method

Estimación de la transpiración en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) por el método del radio de calor

Cristhian Jarri Bayona-Rodríguez¹ and Hernán Mauricio Romero^{1,2}

ABSTRACT

Sap flow sensors were installed on the leaf petioles of 5-year-old oil palms (*Elaeis guineensis* Jacq.) to measure the xylem water flow for 12 days based on the heat ratio method (HRM). It was found that young leaves have higher sap flow rates, reaching values of over 250 cm³ h⁻¹, and that sap flow fluctuations are directly related to weather conditions, particularly the vapor pressure deficit (VPD) component. It was observed that the sap flow rates remained constant and very close to 0 cm³ h⁻¹ between 18:00 and 6:00 h and that the upward and downward movement of sap was faster during the day, with peak levels between 9:00 and 16:00 h. Under the evaluation conditions, the oil palm crop transpiration was estimated to be 1.15 mm H₂O/ha-day. The HRM is a highly repeatable method and an useful tool to quantify the total oil palm transpiration. It could potentially be applied to irrigation.

Key words: transpiration, sap flow, vapor pressure deficit.

RESUMEN

En palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) de 5 años de edad se colocaron en la base peciolar de las hojas sensores de flujo de savia, basados en el método del radio de calor (HRM), para cuantificar durante 12 días el movimiento de agua xilemática en la palma. Se encontró que las hojas jóvenes tienen un mayor flujo de savia con valores superiores a los 250 cm³ h⁻¹, se determinó que las fluctuaciones del flujo de savia están directamente relacionadas con las condiciones climáticas siendo el déficit de presión de vapor (VPD) el componente de mejor explicación para dicha variación. Se observó que el flujo de savia es constante y muy cercano a 0 cm³ h⁻¹ desde las 18:00 horas hasta las 6:00 horas, y en el día su ascenso y descenso son rápidos y mantiene sus valores máximos entre las 9:00 y 16:00 h. Se estimó que bajo las condiciones de la evaluación el cultivo de palma de aceite presentó una transpiración de 1,15 mm H₂O/ha-día. El HRM resultó un método con alta repetibilidad entre las palmas siendo una buena herramienta para cuantificar la transpiración total de la palma de aceite y podría ser utilizada potencialmente para la aplicación de riego.

Palabras clave: transpiración, flujo de savia, déficit de presión de vapor.

Introduction

Oil palm cultivation in Colombia has grown significantly in recent years (Fedepalma, 2014), with a planted area of 450 thousand hectares distributed in different regions of the country. Oil palm requires large amounts of water for good production (Corley and Tinker, 2003; Paramanathan, 2003; Carr, 2011) assuming an average water requirement of 6 mm per day. However, the measurements used to determine the overall transpiration rate of oil palm have been based on allometric parameters (Kallarackal *et al.*, 2004; Legros *et al.*, 2009) or on gas exchange measurements (Suresh *et al.*, 2010; Rivera *et al.*, 2012; Suresh *et al.*, 2012). All of these studies have allowed us to partly understand

the water demand of oil palms under different controlled conditions; however, the water requirements of oil palm in the field are not well known. Therefore, it is necessary to take direct measurements to determine water use under field conditions over time.

Different measurement methods have been used to quantify the transpiration of plants, including the estimation of water use based on water balance and measurements of precipitation, drainage and changes in the water reserve available to plants (Ruiz-Peñalver *et al.*, 2014), along with the lysimeter method, which, for perennials, requires a large infrastructure, such as that used in the study conducted on date palm (Tripler *et al.*, 2012). However, even though

Received for publication: 9 February, 2016. Accepted for publication: 30 June, 2016.

Doi: 10.15446/agron.colomb.v34n2.55649

¹ Oil Palm Biology and Breeding Research Program, Colombian Oil Palm Research Center (Cenipalma), Bogota (Colombia).

² Department of Biology, Faculty of Sciences, Universidad Nacional de Colombia, Bogota (Colombia). hmromeroa@unal.edu.co



this method has been improved, the size of the plant is still a major limitation. For smaller species, inexpensive lysimeters can be used, as reported by Ruiz-Peñalver *et al.* (2014). Another method used is the Granier method (Granier, 1987) and its modifications (Burgess *et al.*, 2001), a technique that measures sap flow rates and the volumetric flow of water in xylem tissue with a short heat pulse as an indicator. This is performed by measuring the ratio of the amount of heat transported to two symmetrically arranged temperature sensors to calculate the quantity and direction of the water flow (Smith and Allen, 1996; Bleby *et al.*, 2004). Research with sap flow meters has been corroborated by other techniques, such as the lysimeter and water balance, with a high correlation between the different techniques. These results show the usefulness of this technique (Trcala and Čermák, 2012; Langensiepen *et al.*, 2014).

The aim of most of the studies that used the heat pulse method was to determine the water balance and flow of assimilates, such as the study by Haijun *et al.* (2015) under mesh-house conditions, in which the total transpiration of banana plants was determined. Based on information provided by the device, they were able to determine the water demand of the plants and, therefore, the optimum irrigation schedule to prevent water stress. The same has been done with cacao (López-López *et al.* 2013) and eucalyptus (Bleby *et al.*, 2012); various studies were able to determine and quantify the sap flow rate with a high degree of accuracy using the heat pulse method.

The aim of this study was to measure the total transpiration of a commercial oil palm plantation under field conditions. We examined climate variables in order to understand which of them play significant roles in transpiration fluctuations. Furthermore, we studied the influences of leaf age on whole plant transpiration. The results have a potential to be used as a decision making tool in water management and supply under a precision agriculture scheme.

Materials and methods

Location of the study area

This study was conducted in the Palmar de la Vizcaína Experiment Field Station, Santander, Colombia (6°58' N; 73°42' W), at an altitude of 140 m, with 75% relative humidity and 32°C of average daily temperature. Five years-old oil palms (*Elaeis guineensis*) arranged in a 9 m wide triangle were selected for evaluation in a 10-ha lot planted in 2011.

During the months of the study, the average rainfall was 280 mm.

Sap flow measurement

The heat ratio method (Bleby *et al.*, 2012; Hölttä *et al.*, 2015) was used to measure the sap flow with SFM1 sensors from ICT International (Australia). These sensors consisted of three needles. One of the needles generates a heat pulse, and the other two are each fitted with two thermocouples (Fig. 1). Three sensors were installed in each palm, in leaves 9, 17 and 25, just before the rudimentary leaflets. The information was recorded every 10 min. throughout the day for cycles of 12 d, which is the time that it takes for the leaf to change positions in the phyllotaxy of the palm. The heat pulse used was 35 J, a value found in previous settings (data not shown). Additionally, tissue samples were collected from the petiole base to determine the leaf tissue thermal diffusivity constant by measuring the wet weight, dry weight and volume of fresh tissue. The heat ratio method (HRM) measures the ratio of the increase in temperature, following the release of a pulse of heat, at points equidistant downstream and upstream from a line heater. Heat pulse velocity is calculated as:

$$V_h = \frac{k}{x} \ln(v_1/v_2)3600 \quad (1)$$

Where k is thermal diffusivity of green (fresh) wood, x is distance (cm) between the heater and either temperature probe, and v_1 and v_2 are increases in temperature (from initial temperatures) at equidistant points downstream and upstream, respectively, x cm from the heater. The probe positions relative to the heater used with the HRM are -0.5 and 0.5 cm, hence $x = 0.5$ cm.

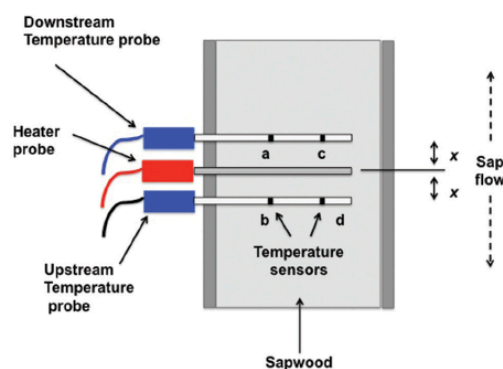


FIGURE 1. Diagram of the heat ratio method used in the sap flow meters. Modified from the Heat Ratio Method (HRM) Installation & Operation Manual, ICT International Pty Ltd., Australia.

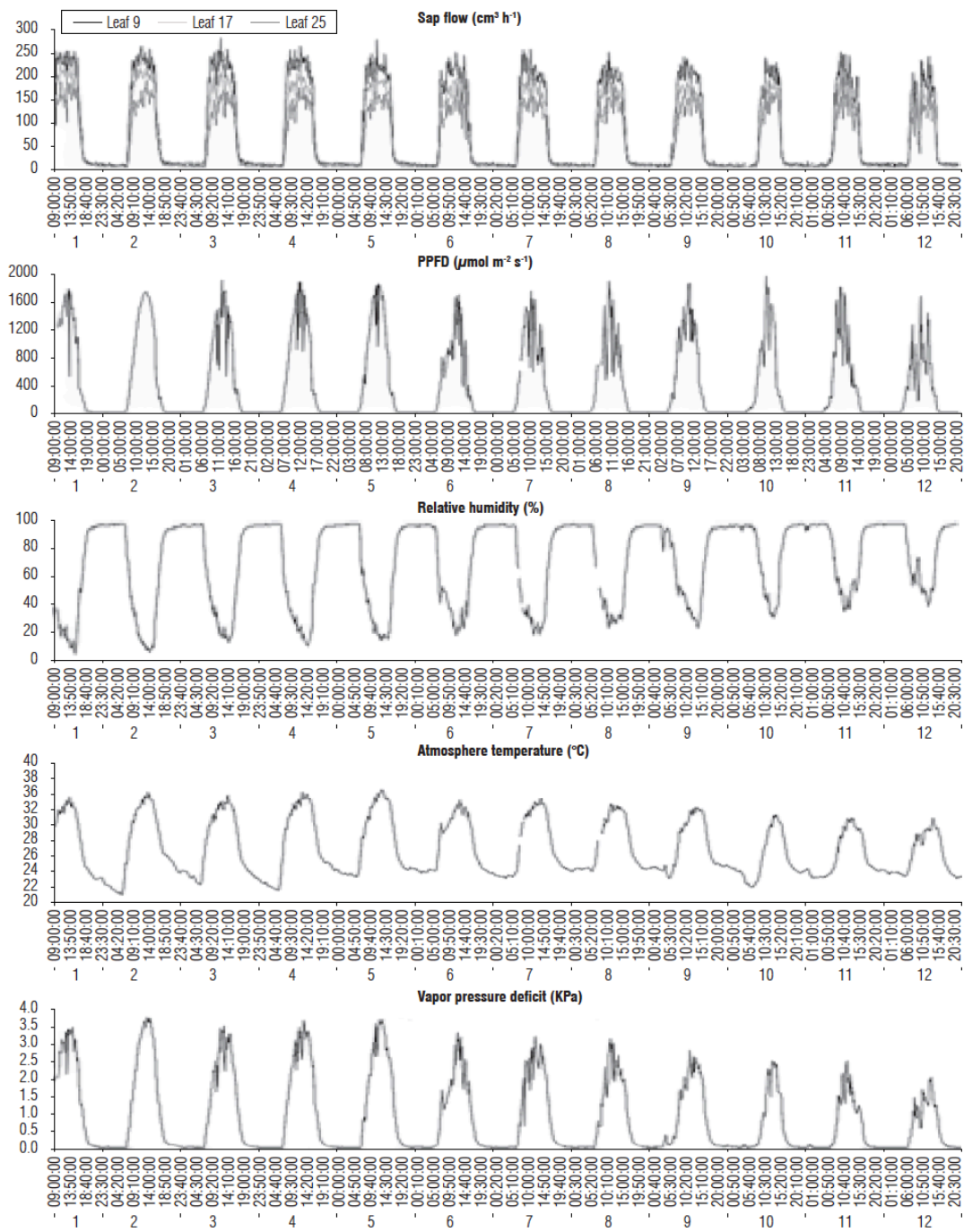


FIGURE 2. Daily sap flow rate in 3 leaves of oil palm during a 12-day sampling period by the heat ratio method ($n=4$). PPFD, photosynthetic photon flux density; RH, relative humidity; AT, ambient temperature; VPD, vapor pressure deficit. Environmental variables throughout the sampling period.

Climate data

Air temperature, relative humidity, photosynthetically active radiation, soil moisture, soil temperature, rainfall and net radiation data were recorded with a Biomet weather station (Sutron Corp - Sterling, VA) anchored to the Eddy Covariance system installed in the study area. The VPD was calculated using software free to Autogrow (<http://www.autogrow.com>) with temperature data, relative humidity and radiation.

Data analysis

The sap flow data were analyzed with SapFlowTool 1.4.1 software from ICT-International / Phyto - IT (Australia). The daily flow and water consumption accumulation over time were calculated to estimate the total transpiration. The data were statistically analyzed with SAS software, the statistical assumptions (homogeneity of variance, normal distribution and randomness) were tested. In order to determine the differences between the palms and leaves, Anova, Duncan's multiple range test, and multiple regressions associated with weather data were performed.

Results

During the sampling days, the soil water potential was constant in a range of -0.1 to -0.2 MPa, and the sap flow showed no significant difference in any of the evaluated palms. However, differences were found between leaf 9 and leaf 25, where leaf 17 had an intermediate value between them. A similar pattern was found in each of the sampled leaves (Fig. 2), where the sap flow rate ranged from 10 to 20 $\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$ overnight - from 18:00 HR to approximately 6:00 HR - increasing 20-fold 2 h after the arrival of the first rays of light (Fig. 2A). The highest flow rates occurred between 9:00 and 16:00 HR (220 $\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$), with fluctuations between 20 and 40 $\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$. At 16:00 HR, the flow rate started to

decrease, reaching the lowest values after 18:00 HR; this cycle repeated every day during the sampling period. Additionally, a reduction in the sap flow was observed after day 7 of the evaluation, associated with a decrease in vapor pressure deficit (VPD).

The volume of water transported through the leaf petiole bases during the sampling period was calculated based on the recorded information (Fig. 3). Leaf 9 transported the largest volume of water (21.65 L), followed by leaf 17 (17.20 L) and leaf 25 (14.6 L) during the 12 d of sampling. This variable showed statistically significant differences over time from day 4. No statistically significant differences were found between palms, which indicated a good repeatability of sampling. Additionally, the volume of water transported increased during the day, as illustrated by valleys related to the lower volume of water transported during the night.

Discussion

The results are similar to those found in pindo palm (Madurapperuma *et al.*, 2009), pine (Chang *et al.*, 2014) and wheat (Langensiepen *et al.*, 2014), among other species. Daily fluctuations are directly associated with soil water conditions and weather variations that influence gas exchange in plants. For example, in jujube (Chen *et al.*, 2014), a reduction in soil water potential and change of meteorological factors caused a direct response in photosynthesis and transpiration rates, which was reflected in reduced sap flow. We found that sap flow rates are closely related to weather variables (Fig. 4), where the vapor pressure deficit (VPD) was the most correlated factor. These results are similar to those reported for oil palm in Indonesia (Niu *et al.*, 2015). A multiple regression was also performed, taking into account the main components (AT, PPF and VPD) (Fig. 5), in which a high linearity was found. However, it is

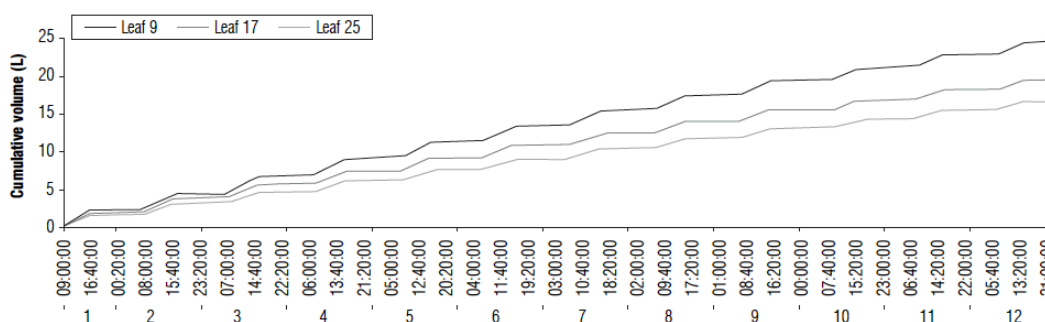


FIGURE 3. Accumulated volume of water transported by 3 leaves of oil palm during a 12-day sampling period by the heat ratio method ($n = 4$).

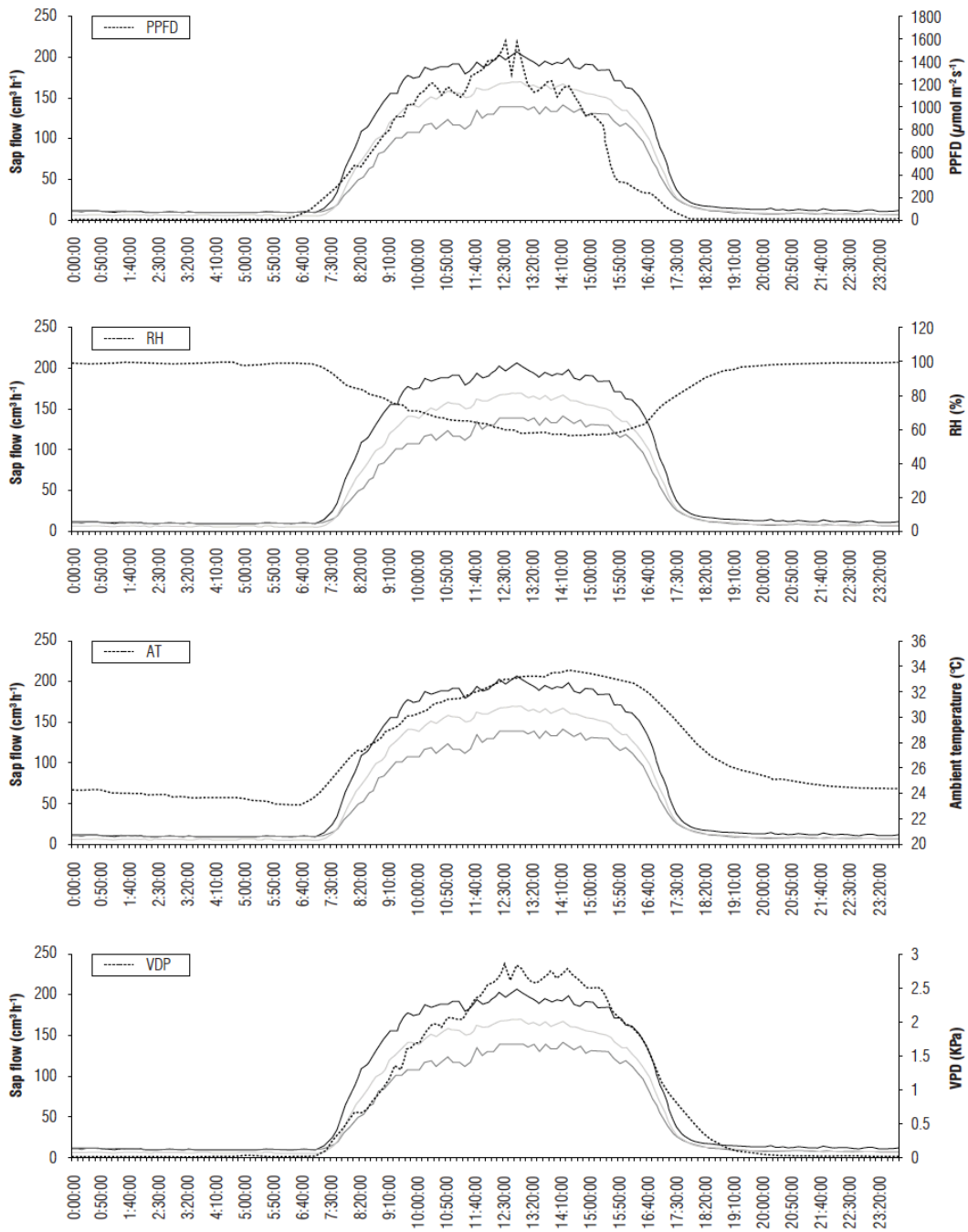


FIGURE 4. Relationship of sap flow rates of 3 leaves of oil palm by the heat ratio method with climate variables. PAR, photosynthetically active radiation; RH, relative humidity; AT, ambient temperature; VPD, vapor pressure deficit ($n = 4$). — Leaf 9, — leaf 17 and — leaf 25.

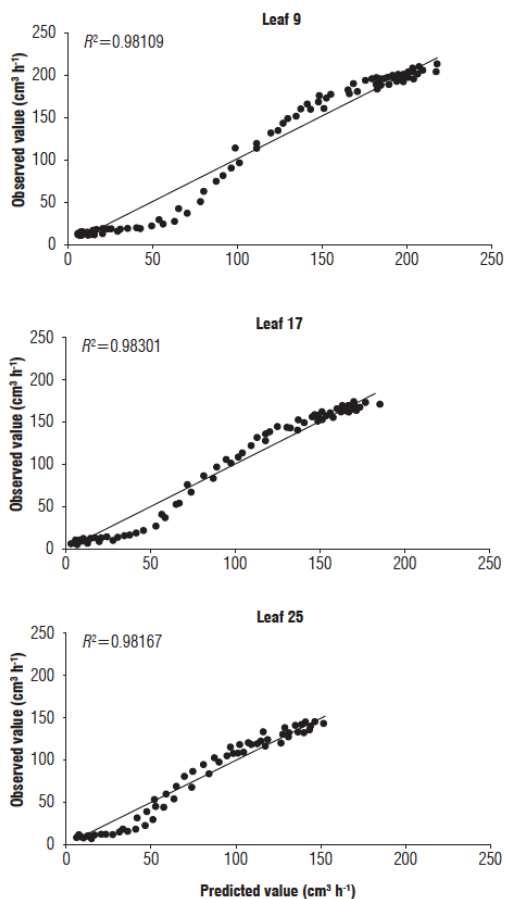


FIGURE 5. Multiple regression for leaves 9, 17 and 25 of oil palm, taking VPD, PPFD and RH into account to develop predictive models ($n=4$).

necessary to include other variables to complete a predictive model for irrigation, as was done for *jujube* and *banana* (Lu *et al.*, 2002; Haijun *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2014).

Based on the water flow data, including 33 leaves, our estimates of whole-plant water use were calculated as the sum of the rates from individual leaves, which is necessary and useful to assess canopy variability. We found that water use per palm was substantially higher in young leaves than in older leaves. The estimated water consumption per palm was 80.5 L d^{-1} , for a transpiration of 1.15 mm d^{-1} , very similar to the value reported by Niu *et al.* (2015). In the literature (Mutert *et al.*, 1999; Corley and Tinker, 2003), the estimated values based on evapotranspiration

and allometric calculations are higher, possibly because those estimations do not directly measure plant water consumption.

Conclusions

The analysis of sap flow measurements showed that each leaf had a different water consumption rate, and young leaves had higher water consumption values. This monitoring allowed us to determine that, for the measurement conditions, the transpiration of one hectare of oil palm was 1.15 mm d^{-1} . The sap flow rates in the oil palm were closely related to weather variations, particularly vapor pressure deficit, VPD, which is the variable that best explains the fluctuations in water movement in oil palm. Additionally, measurements showed high repeatability using the heat ratio method (HRM) of ICT-International (Australia). However, it is necessary to assess the crop in different seasons to determine water requirements during the dry season and to integrate crop transpiration data with the evapotranspiration data of the ecosystem.

Acknowledgments

This research at Cenipalma was funded by the Colombian Oil Palm Promotion Fund (FFP), administrated by Fedepalma (Federación Nacional de Cultivadores de Palma de Aceite) and Ministry of Agriculture and Rural Development of Colombia.

Literature cited

- Bleby, T.M., S.S.O. Burgess, and M.A. Adams. 2004. A validation, comparison and error analysis of two heat-pulse methods for measuring sap flow in *Eucalyptus marginata* saplings. *Funct. Plant Biol.* 31, 645-658. Doi: 10.1071/FP04013
- Bleby, T.M., I.J. Colquhoun, and M.A. Adams. 2012. Hydraulic traits and water use of *Eucalyptus* on restored versus natural sites in a seasonally dry forest in southwestern Australia. *For. Ecol. Manage.* 274, 58-66. Doi: 10.1016/j.foreco.2012.02.029
- Burgess, S.S., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, A.A. Khan, and T.M. Bleby. 2001. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiol.* 21, 589-98. Doi: 10.1093/treephys/21.9.589
- Carr, M.K.V. 2011. The water relations and irrigation requirements of oil palm (*Elaeis guineensis*): a review. *Exp. Agric.* 47, 629-652. Doi: 10.1017/S0014479711000494
- Chang, X., W. Zhao, and Z. He. 2014. Radial pattern of sap flow and response to microclimate and soil moisture in Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the upper Heihe River Basin of arid northwestern China. *Agric. For. Meteorol.* 187, 14-21. Doi: 10.1016/j.agrformet.2013.11.004
- Chen, D., Y. Wang, S. Liu, X. Wei, and X. Wang. 2014. Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil

- moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China. *Agric. Water Manage.* 136, 23-33. Doi: 10.1016/j.agwat.2014.01.001
- Corley, R.H. and P.B. Tinker. 2003. *The oil palm*. 4th ed. Blackwell Science, Oxford, UK. Doi: 10.1002/9780470750971
- Granier, A. 1987. Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. For.* 44, 1-14. Doi: 10.1051/forest:19870101
- Haijun, L., S. Cohen, J.H. Lemcoff, Y. Israeli, and J. Tanny. 2015. Sap flow, canopy conductance and microclimate in a banana screenhouse. *Agric. For. Meteorol.* 201, 165-175. Doi: 10.1016/j.agrformet.2014.11.009
- Höjlttä, T., T. Linkosalo, A. Riikonen, S. Sevanto, and E. Nikinmaa. 2015. An analysis of Granier sap flow method, its sensitivity to heat storage and a new approach to improve its time dynamics. *Agric. For. Meteorol.* 211-212, 2-12. Doi: 10.1016/j.agrformet.2015.05.005
- Kallarackal, J., P. Jeyakumar, and S.J. George. 2004. Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular India. *J. Oil Palm Res.* 16, 45-53.
- Langensiepen, M., M. Kupisch, A. Graf, M. Schmidt, and F. Ewert. 2014. Improving the stem heat balance method for determining sap-flow in wheat. *Agric. For. Meteorol.* 186, 34-42. Doi: 10.1016/j.agrformet.2013.11.007
- Legros, S., I. Mialet-Serra, J.-P. Caliman, F.A. Siregar, A. Clément-Vidal, and M. Dingkuhn. 2009. Phenology and growth adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to photoperiod and climate variability. *Ann. Bot.* 104, 1171-82. Doi: 10.1093/aob/mcp214
- López-López, R., W. Ojeda-Bustamante, A.P. López Andrade, and E.A. Catalán-Valencia. 2013. Heat pulse method and sap flow for measuring transpiration in cacao. *Rev. Chapingo Ser. Zo. Áridas* 7, 85-96. Doi: 10.5154/r.rchsza.2012.06.023
- Lu, P., K.-C. Woo, and Z.-T. Liu. 2002. Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *J. Exp. Bot.* 53, 1771-1779. Doi: 10.1093/jxb/erf019
- Madurapperuma, W.S., T.M. Bleby, and S.S.O. Burgess. 2009. Evaluation of sap flow methods to determine water use by cultivated palms. *Environ. Exp. Bot.* 66, 372-380. Doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.04.002
- Mutert, E., T.H. Fairhurst, and R.H. Von Uexküll. 1999. Agronomic management of oil palms on deep peat. *Better Crops Int.* 13, 22-27.
- Niu, F., A. Roll, A. Hardanto, A. Meijide, M. Kohler, Hendrayanto, and D. Hölscher. 2015. Oil palm water use: calibration of a sap flux method and a field measurement scheme. *Tree Physiol.* 35, 563-573. Doi: 10.1093/treephys/tpv013
- Paramananthan, S. 2003. Land selection for oil palm. In: Härdter, R. and T. Fairhursteds (ed.). *Oil palm: management for large and sustainable yields*. PPI, PPIC and IPI, Singapore.
- Rivera, Y., L. Moreno, C.J. Bayona, and H.M. Romero. 2012. Physiological response of oil palm interespecific hybrids (*Elaeis oelifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficit. *Braz. J. Plant Physiol.* 24, 273-280. Doi: 10.1590/S1677-04202012000400006
- Ruiz-Peñalver, L., J.A. Vera-Repullo, M. Jiménez-Buendía, I. Guzmán, and J.M. Molina-Martínez. 2014. Development of an innovative low cost weighing lysimeter for potted plants: application in lysimetric stations. *Agric. Water Manage.* 151, 103-113. Doi: 10.1016/j.agwat.2014.09.020
- Smith, D.M. and S.J. Allen. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *J. Exp. Bot.* 47, 1833-1844. Doi: 10.1093/jxb/47.12.1833
- Suresh, K., C. Nagamani, D.L. Kantha, and M.K. Kumar. 2012. Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica* 50, 549-556. Doi: 10.1007/s11099-012-0062-2
- Suresh, K., C. Nagamani, K. Ramachandrudu, and R.K. Mathur. 2010. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica* 48, 430-436. Doi: 10.1007/s11099-010-0056-x
- Trcala, M. and J. Čermák. 2012. Improvement of the trunk heat balance method including measurement of zero and reverse sap flows. *Agric. For. Meteorol.* 136, 120-126. Doi: 10.1016/j.agrformet.2012.07.009
- Tripler, E., U. Shani, A. Ben-Gal, and Y. Mualem. 2012. Apparent steady state conditions in high resolution weighing-drainage lysimeters containing date palms grown under different salinities. *Agric. Water Manage.* 107, 66-73. Doi: 10.1016/j.agwat.2012.01.010

Anexo 3: Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia

Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia

Impacto de la época seca sobre el intercambio de gases en progenies de palma de aceite (*Elaeis guineensis*) y del híbrido interespecífico (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) bajo condiciones de campo en la zona oriental de Colombia

Cristhian Jarri Bayona-Rodríguez¹, Iván Ochoa-Cadavid², and Hernán Mauricio Romero³

ABSTRACT

Elaeis guineensis palms and its interspecific hybrid (*E. oleifera* x *E. guineensis*) were planted in 2004 in the Cuernavaca farm of Unipalma S.A., located in the municipality of Paratebueno (Cundinamarca, Colombia). The palms were planted in two fields: Mecasaragua and Aurora. The first field has never been irrigated, and the second one (Aurora) has always been flood-irrigated during the dry season according to the parameters of the plantation. In this study, physiological parameters (gas exchange and water potential) were assessed in three seasons of the year 2013 (dry season, dry-to-wet transition season and wet season). Significant gas exchange differences were found among the seasons in the field with no irrigation (Mecasaragua). Likewise, differences between the genetic materials were observed during the dry season. For example, the photosynthesis decreased by 75% compared with the palms planted in the irrigated field. No differences among seasons or materials were found in the irrigated field (Aurora). *E. guineensis* palms were more sensitive to water stress compared with the O×G interspecific hybrid. Both genetic materials responded rapidly to the first rains by leveling their photosynthetic rates and demonstrated an excellent capacity to recover from water stress.

Key words: photosynthesis, transpiration, water deficit, Eastern Plains.

RESUMEN

En la hacienda Cuernavaca de la plantación Unipalma S.A. ubicada en el municipio de Paratebueno (Cundinamarca, Colombia) se encuentran sembradas desde el año 2004 palmas de la especie *Elaeis guineensis* y del híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. oleifera*). Las palmas están ubicadas en dos lotes Mecasaragua y la Aurora, estos sitios han presentado la siguiente condición durante las épocas secas: el primero nunca ha tenido suministro de agua y el segundo siempre ha tenido riego por inundación de acuerdo a los parámetros de la plantación. En este trabajo se evaluaron parámetros fisiológicos (intercambio de gases y potenciales hídricos) en tres épocas del año 2013 (época seca, transición seca-húmeda y época húmeda). En el lote sin suministro de agua se encontraron diferencias en el intercambio de gases entre épocas, adicionalmente hubo diferencia entre materiales durante la época seca, periodo en el cual la fotosíntesis disminuyó hasta en un 75% comparada con palmas del lote con suministro de agua. En la Aurora no se encontraron diferencias entre épocas ni entre materiales. La especie *E. guineensis* mostró ser más sensible al efecto del déficit hídrico comparada con el híbrido interespecífico O×G. Ambos materiales, respondieron satisfactoriamente al inicio de lluvias nivelando sus tasas fotosintéticas evidenciando una excelente recuperación al evento estresante.

Palabras clave: fotosíntesis, transpiración, déficit hídrico, Llanos orientales.

Introduction

The African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) has become one of the most important industrial crops in Colombia and worldwide. Additionally, the interspecific hybrid [*Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortés x *Elaeis guineensis* Jacq. (O×G)] has gained importance over the last decade due

to the advantages that it offers, especially those related to disease resistance (Zambrano and Amblard, 2007). Despite the high yield potential of both the hybrid and *E. guineensis* (Bastidas *et al.*, 2007), it has been determined that the oil production is associated with soil nutrient and climate conditions, which have fluctuations throughout the year. This variation is reflected in the concentration of most of

Received for publication: 02 February, 2016. Accepted for publication: 30 November, 2016.

Doi: 10.15446/agron.colomb.v34n3.55565

¹ Oil Palm Biology and Breeding Research Program, Colombian Oil Palm Research Center (Cenipalma). Bogota (Colombia).

² Unipalma de los Llanos S.A. Bogotá (Colombia).

³ Oil Palm Biology and Breeding Research Program, Colombian Oil Palm Research Center (Cenipalma). Bogota; Department of Biology, Faculty of Sciences, Universidad Nacional de Colombia, Bogota (Colombia). hmrromeroa@unal.edu.co



the harvest in short periods of time, largely associated with the rainfall patterns (Henson and Chai, 1998).

Water is the main factor involved in the biochemical processes of photosynthesis and plays an essential role in the absorption and transport of nutrients from the soil (Cao *et al.*, 2011). Photosynthesis may be inhibited during dry periods due to an increased vapor pressure deficit that forces the stomata closing (Dufrene and Saugier, 1993). Additionally, dry seasons are associated with higher temperatures, which may induce a reduction in the photochemical efficiency (Corley, 1982). However, according to Corley and Tinker (2008) high yields can still be obtained from palms that grow in suboptimal conditions due to the flexibility of this species to withstand adverse conditions over extended periods.

In the Eastern Plains of Colombia, almost the entire annual rainfall occurs during seven to eight months and a four-month dry season receives less than 50 mm of monthly rainfall (Rippstein *et al.*, 2001). Considering that an adequate water supply and temperature are the most important factors that determine the performance of oil palms in the tropics and subtropics (Barrios *et al.*, 2003; Corley *et al.*, 1971), low rainfall, affects the oil production due to its effects on the fruit filling, abortion of inflorescences and sexual differentiation, among other processes (Corley and Tinker, 2008; Henson *et al.*, 2005).

To avoid the adverse effects of dry seasons, growers use a variety of irrigation methods. Empirical methods are the most widely used, although they are not the most advisable (Lascano 1998). There are structured irrigation systems (gated pipe, spray, drip irrigation, etc.) that could be more expensive (Monroy 2010). Additionally, the irrigation practices depend on the increasingly limited availability of water (Domínguez *et al.*, 2008), which makes harder watering the plantations. These situations lead basically to two options: finding materials tolerant to water deficit or the implementation of efficient, low-cost irrigation systems. Therefore, it is necessary to understand the physiological response of different materials to water deficit events.

Material and methods

Location

The research was conducted in the Mecasaragua and Aurora fields in the Cuernavaca estate of Unipalma S.A. plantation. This farm is located in the foothills of the eastern plains (4°19' N and 73°13' W), in the municipality of Paratebueno (Cundinamarca, Colombia), at an altitude of 245 m a.s.l. The annual average temperature is 28°C, the

annual rainfall is 2,800 mm and the relative humidity is 80%.

Plant material

Nine-year old *E. guineensis* and O×G interspecific hybrid palms (planted in 2004) were planted with at 9×9 m staggered spacing. Palms planted in the Aurora field were flood-irrigated during the dry seasons. Palms planted on the Mecasaragua field were maintained under rain-fed only conditions and were never artificially irrigated. Evaluation was performed over 16 palms per material type in each field during three seasons (wet season, dry season and dry-to-wet transition season). For the dry season, the assessments were performed after 70 d with no rain.

Plant water potential

The leaf water potential was determined by using a pressure chamber (Schölander pump, PMS Instrument, Albany, OR) (Bayona *et al.*, 2007). The operating principle consists of introducing leaflets in an airtight chamber immediately after being cut; the lid has a small opening where the base of the leaf central vein is exposed; pressure is applied inside the chamber by injecting nitrogen gas to counteract the negative pressure of the water column on the leaf until a drop is observed in the exposed base of the vein. The pressure is recorded on a built-in pressure gauge. This measurement was performed between 4:00 and 6:00 h (predawn) to verify whether the plants were stressed.

Gas-exchange measurements

To quantify the gas exchange (photosynthesis, transpiration and stomatal conductance) a portable photosynthesis meter was used (LiCor 6400XT, LI-COR Biosciences, Lincoln, NE) with the following benchmark parameters: 400 ppm CO₂ and 1,000 μmol m⁻² s⁻¹ PAR radiation. The maximum photosynthesis was measured between 8:30 and 11:30 h. And the instantaneous water-use efficiency to photosynthesis (WUE_p) was determined by the ratio of PN to E.

Chlorophyll fluorescence

The chlorophyll fluorescence was determined using a portable photosynthesis system with an integrated fluorescence chamber (6400-40) LiCor 6400XT (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE); Suresh *et al.* (2010) methodology was used with some modifications over time to adapt to darkness and saturating light pulse. We recorded the parameters of the maximum quantum yield (F_v/F_m), the photochemical efficiency of photosystem II (φPSII) and the electron transfer rate (ETR). Three leaflets from leaf 17 were taken from each palm and adapted to the darkness for 2 h; the F_v/F_m

was measured; the leaflet was then saturated with 3,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ radiation for 1 min, after which time the ETR and ϕPSII data were recorded. The measurements were performed only during the dry and wet seasons.

Statistical analysis

The information was obtained by sampling, in a completely randomized design, and analyzed using the SAS software. We performed an analysis of variance and a comparison of means with the Tukey test.

Results

Water potential

Figure 1 shows the predawn water potential of the palms evaluated in different seasons. Significant differences were found between the dry season and the dry-to-wet transition season in the hybrid material planted in the field with irrigation; the recorded values in each season were -51 ± 13 KPa and -118 ± 35 KPa, respectively. In the field with no irrigation, the water potential pattern was different and showed more negative values during the dry and dry-to-wet transition seasons compared with the wet season. However, no statistically differences were found in this field, where the reported values were -143 ± 100 KPa, -160 ± 52 KPa and -84 ± 53 KPa, respectively. *E. guineensis* palms recorded the most negative values during the dry season in the field with no irrigation (-509 ± 95 KPa), which indicates a severe stress. These values showed significant differences with respect to the seasons and the other groups evaluated.

Gas exchange

Figure 2 shows the behavior of the materials evaluated in the two fields (irrigated and non-irrigated) over time during three different seasons (dry, transitional and wet seasons)

with respect to photosynthesis (A_{sat}) and water-use efficiency to photosynthesis (WUE_p). Significant differences in photosynthesis were found between the irrigated and non-irrigated treatments in the dry season for both *E. guineensis* and the hybrid. During the transitional season there were also differences in the hybrid but not in *E. guineensis*. No differences were found between the two treatments during the wet season. In a separate evaluation of the two fields, with an average A_{sat} of 11.81 ± 2.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for *E. guineensis* and 11.64 ± 2.3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for the hybrid, no significant differences between materials over time were found in the irrigated field. However, significant differences were found among seasons in the field without irrigation. The A_{sat} averages reported for *E. guineensis* were 4.52 ± 1.08 ; 10.41 ± 0.86 and 13.14 ± 0.99 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, in the dry, transitional and wet seasons, respectively, and 6.52 ± 1.45 ; 9.44 ± 1.07 and 12.98 ± 0.89 on average for the hybrid during the same seasons. However, no statistical significant differences were found between the two materials.

The transpiration rate (E) of the materials showed a similar pattern. Statistically significant differences were found for *E. guineensis* between the dry season and the transitional season, while for the hybrid, differences between fields were found only during the dry season. In a separate analysis of the two fields, no statistically significant differences were found between materials over time in the field with irrigation, with an average transpiration rate of 3.37 ± 0.58 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for *E. guineensis* and 3.34 ± 0.33 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for the hybrid. In the field without irrigation, no differences were found for *E. guineensis* between the dry and the transition seasons, where the transpiration rate raised to 1.67 ± 0.23 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Instead, during the wet season, the transpiration rate was 3.54 ± 0.64 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The transpiration rate of the hybrid

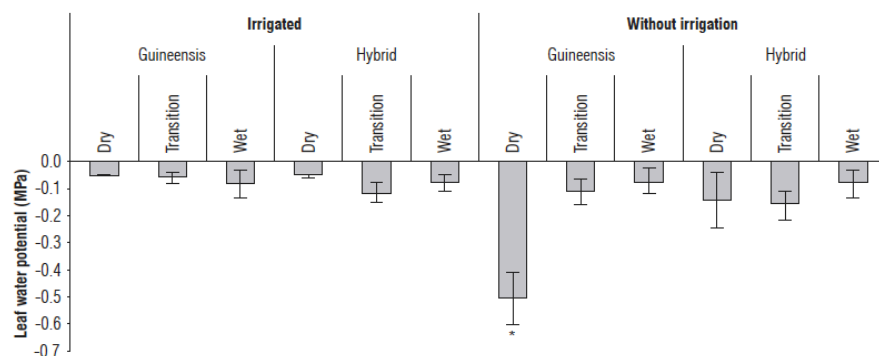


FIGURE 1. Predawn leaf water potential (Ψ) of the oil palm *E. guineensis* and the *E. oleifera* x *E. guineensis* hybrid in contrasting seasons. Means marked with * indicate significant differences according to the Tukey test ($P \leq 0.05$). Vertical bars represent SD for $n=16$.

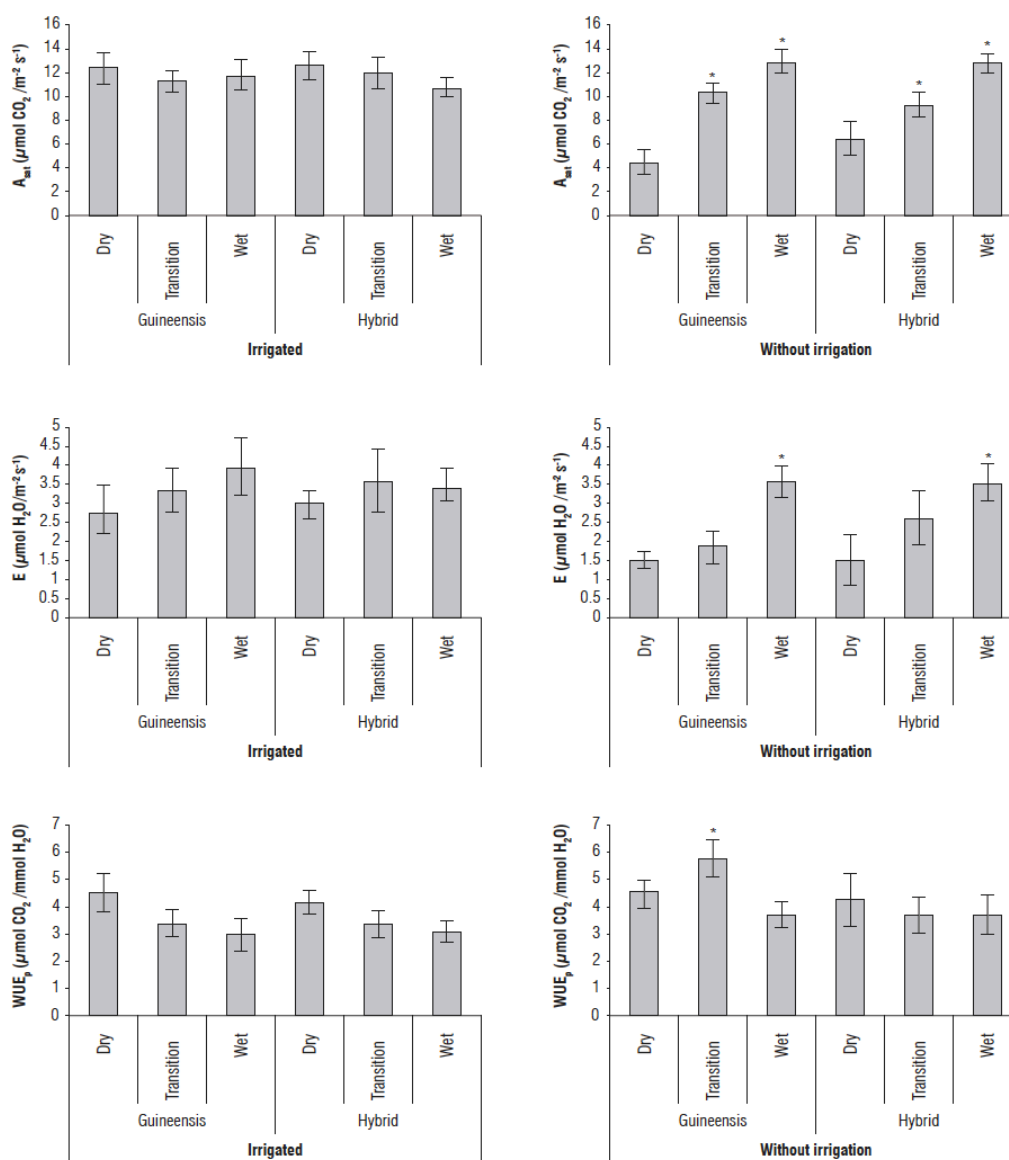


FIGURE 2. Response of the gas exchange, maximum photosynthesis (A_{max}), transpiration rate (E), and water-use efficiency to photosynthesis (WUE_p) in the oil palm *E. guineensis* and the *E. oleifera* x *E. guineensis* hybrid in contrasting seasons. Means marked with * indicate significant differences according to the Tukey test ($P \leq 0.05$). Vertical bars represent SD for $n=16$.

showed an interesting pattern because significant differences were found between the dry and wet seasons, but with an intermediate transpiration rate values during the dry-to-wet transition season. The values reported for the dry, transitional and wet seasons were 1.52 ± 0.67 ; 2.62 ± 0.70 and 3.53 ± 0.48 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively.

The ratio of the photosynthetic rate to the transpiration rate determines the efficient use of water by the process of photosynthesis (WUE_p ; Blum, 2009). This ratio is basically the ratio of the water released by the plant to fix a given amount of CO_2 . Therefore, a higher WUE_p value means a greater efficiency in the use of water for photosynthesis.

In the field with irrigation, significant differences in both materials were found between the dry and wet seasons, with values of 4.47 ± 0.68 and $2.96 \pm 0.60 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$, respectively. Instead, the transition season showed intermediate values. No significant differences were found between the materials, which during the dry season were more efficient in the use of water. The field without irrigation showed different responses. No significant differences were found for the hybrid with respect to the WUE_p over time, with an average value of $3.89 \pm 0.78 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$. However, the WUE_p of *E. guineensis* decreased significantly in the wet season.

Chlorophyll fluorescence

The maximum quantum efficiency (F_v/F_m) showed no significant differences in any of the comparisons (Fig. 3). The average value was 0.81 ± 0.02 , and no trends related to the field or the seasons were found. In the field with irrigation, the non-photochemical quenching (NPQ) of the palms

showed no significant variations and was slightly higher in both materials during the wet season. However, the NPQ differences among seasons were found in the field with no irrigation for both materials and reached the highest values during the wet season. The photochemical efficiency of photosystem II (Φ_{PSII}) and the electron transfer rate (ETR) responded similarly. These variables are closely related and no significant differences were found among seasons for *E. guineensis* in the field with irrigation. However, the values for the wet season were lower than those found in the dry season.

Discussion

The carbon dioxide fixation by palms planted in Aurora field (irrigated) did not change with respect to the season of the year or the rainfall rate. Under optimal conditions for healthy, well-irrigated palms, the CO_2 fixation rate showed a tendency to increase during the dry season,

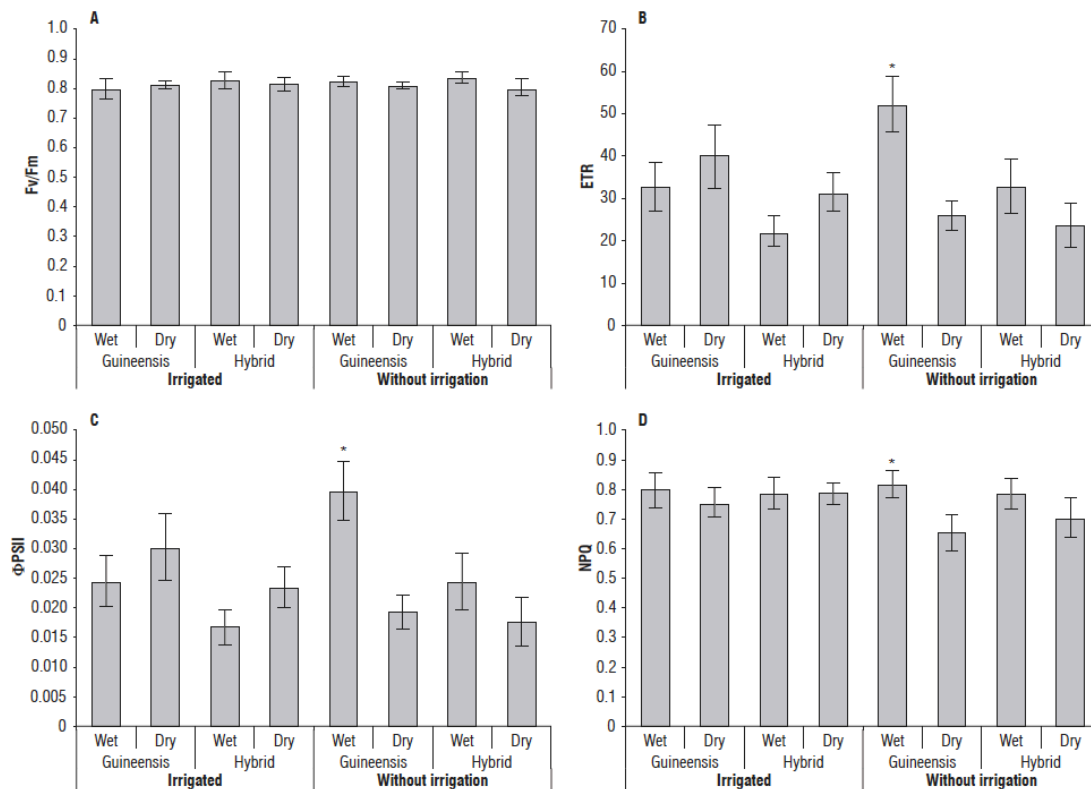


FIGURE 3. A. Maximum quantum efficiency (F_v/F_m); B. Electron transfer rate (ETR); C. Photochemical efficiency of photosystem II (Φ_{PSII}); D. Non-photochemical quenching (NPQ) in the oil palm *E. guineensis* and the *E. oleifera* \times *E. guineensis* hybrid in two contrasting seasons. Means marked with * indicate significant differences according to the Tukey test ($P < 0.05$). Vertical bars represent SD for $n=16$.

which suggests that the water supplied by irrigation not only offsets the lack of rain but also creates a synergy with the weather conditions that stimulate the gas exchange. Henson and Mohd Hanif (2005) confirmed that, during the dry season, the most immediate response is the stomatal closure and thus the reduction of the transpiration rates. However, as shown in figure 2, although there is a decrease in the transpiration rates during the dry season, there were no significant differences among seasons for both *E. guineensis* and the hybrid. With an efficient irrigation system, the plants had enough water available to keep the stomata open and prevent a reduction in the photosynthesis. This outcome is reinforced by the increase in the proportion of absorbed energy for the photosynthetic process with an increased Φ_{PSII} (Fig. 3). Additionally, the maximum variable fluorescence of chlorophyll (Fv/Fm) remained unchanged, which suggests that the dry season did not create stress on the palms in the field with irrigation. However, the availability of water during the dry season led to a significant increase in the efficient use of water for photosynthesis, which had previously been reported for other species in which the WUEp increases with irrigation during droughts (Avola *et al.*, 2008; Kiziloglu *et al.*, 2009; Singh and Reddy, 2011). Moreover, the water potential data showed that, with flood irrigation, the water potential remained similar between materials and sampling periods, which suggest that, during the dry season, the plants did not experience water deficit stress.

In the field with no irrigation (Mecasaragua), the lack of water available during the dry season had a strong impact on the physiology of the palms. The gas exchange was heavily affected, and the leaf water potential significantly decreased, particularly in *E. guineensis*. The photosynthetic rates were reduced by 66% in the non-irrigated field compared with the irrigated field, and the photosynthesis rate decreased by 70% compared with the palms of that same field during the wet season. Similar results had been obtained in nursery plants under water deficit, in *E. guineensis* progenies (Jazayeri *et al.*, 2015) and interspecific OxG hybrids (Rivera *et al.*, 2013). However, the Fv/Fm had no significant changes, which suggest that the palms may have adaptive or early recovery mechanisms in the photosystem II, which was not affected by the water stress.

Furthermore, the amount of energy received during the dry season cannot be used by palms in the same way in which well-irrigated palms use it, especially because of the effects that the water stress can have on the cellular biochemistry

(Silva *et al.*, 2013). Therefore, there is a significant decrease in the Φ_{PSII} (Fig. 3) related to problems in the electron transfer rate (ETR). This decline is closely related to the stomatal closure because the transpiration rate went from $3.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in the wet season to $1.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ during the dry season.

The dry-to-wet transition season is a reflection of the metabolic plasticity of the palms in their rehydration process. The recovery of the photosynthesis and transpiration levels in the field without irrigation suggests the presence of biochemical mechanisms that allow the cells to rapidly return to their normal state after water stress events. These results had been observed in young palms (Suresh *et al.*, 2010) and other species such as olives (Sofa *et al.*, 2009) that were subjected to water stress and then returned to an appropriate level of soil moisture. Under these conditions cases an excellent recovery of the plants after a severe stress was observed and the plants reached normal levels of the different variables measured in a short period of time.

These findings support the need for irrigation to prevent palms from being affected by the lack of rain. Kallarackal *et al.* (2004) found that regardless of the microclimate observed in three oil palm-growing regions of India, irrigation prevented a negative effect on the production during dry periods. However, determining the best irrigation system has been a widely discussed topic. For example, a review of 15 years of irrigation in southern Thailand (Titinutchanon *et al.*, 2008) showed no differences among four irrigation systems. Moreover, favoring any type of irrigation is associated with the cost of implementation. Hence, irrigation must always be aimed at increasing the production potential of oil palms (Mejía 2000).

Conclusions

The comparison of the gas exchange in the fields with and without irrigation in three contrasting seasons showed the drastic impact of the dry season on the photosynthesis rate in both the hybrids and *E. guineensis*, with a reduction of up to 70%. In addition, the capacity of the palms to recover after a period of water deficit stress was confirmed. Considering these results, it is recommended to supply irrigation to avoid a drastic reduction in the carbon sequestration. Future works may study the impact of irrigation on the bunch production to quantify the fruit loss caused by periods of water stress.

Literature cited

- Avola, G., V. Cavallaro, C. Patanè, and E. Riggi. 2008. Gas exchange and photosynthetic water use efficiency in response to light, CO₂ concentration and temperature in *Vicia faba*. *J. Plant Physiol.* 165, 796-804. Doi: 10.1016/j.jplph.2007.09.004
- Barrios, R, A. Arteaga., A. Florentino, and G. Amaya. 2003. Evaluación de sistemas de subirrigación y de aspersión en suelos cultivados con palma aceitera. *Rev. Multidiscipl. Esc. Ing. Agron. Univ. Oriente* 3, 39-46.
- Bastidas, S., E. Peña, R. Reyes, J. Pérez, and W. Tolosa. 2007. Comportamiento agronómico del cultivar híbrido RC1 de palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) Corpoica *Cienc. Tecnol. Agropecu.* 8, 5-11. Doi: 10.21930/rcta.vol8_num1_art:77
- Bayona, C.J., I.M. Ayala, and H.M. Romero. 2007. Relaciones hídricas en ocho materiales de palma de aceite en el Campo Experimental Palmar de la Vizcaina. *Ceniavances* 1-4.
- Cao, H., C. Sun, H. Shao, and X. Lei. 2011 Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *Afr. J. Biotechnol.* 10, 2630-2637. Doi:10.5897/AJB10.1272
- Corley, R.H.V. 1982. Germination and seedling growth. pp. 23-26. In: Corley, R.H.V., J.J. Hardon, and B.J. Woods (eds.) *Oil palm research*. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Corley, R.H.V. and P.B. Tinker. 2008. *The oil palm*. 4th ed. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Corley, R.H.V., J.J. Hardon, and Y. Tang. 1971. Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) I. Estimation of growth parameters and application in breeding. *Euphytica* 20, 307-315. Doi: 10.1007/BF00056093
- Domínguez, E., H.G. Rivera, R. Vanegas, and P. Moreno. 2008. Relaciones demanda-oferta de agua y el índice de escasez de agua como herramientas de evaluación del recurso hídrico colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fis. Nat.* 32,195-212.
- Dufréne, E. and B. Saugier. 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Funct. Ecol.* 7(1), 97-104. Doi: 10.2307/2389872
- Henson, I.A., M.N.M. Roslan, M.H. Harun, Z. Yahya, and A.M.S. Nor. 2005. Stress development and its detection in young oil palms in north kedah, malaysia. *J. Oil Palm Res.* 17, 11-26.
- Henson, I.E. and S.H. Chai. 1998. Analysis of oil palm productivity. III. Seasonal variation in assimilate requirements, assimilation capacity, assimilation late storage and apparent photosynthetic conversion efficiency. *J. Oil Palm Res.* 10, 35-51.
- Jazayeri, S.M., Y.D. Rivera, J.E. Camperos-Reyes, and H.M. Romero. 2015. Physiological effects of water deficit on two oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes. *Agron. Colombia.* 33(2), 164-173. Doi: 10.15446/agron.colomb.v33n2.49846
- Kallarackal, J., P. Jeyakumar, and S.J. George. 2004. Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular India. *J. Oil Palm Res.* 16, 45-53.
- Kiziloglu, F.M., U. Sahin, Y. Kuslu, and T. Tunc. 2009. Determining water-yield relationship, water use efficiency, crop and pan coefficients for silage maize in a semiarid region. *Irrig. Sci.* 27, 129-137. Doi:10.1007/s00271-008-0127-y
- Lascano, R. 1998. Bases tecnológicas para el riego en palma de aceite. *Rev. Palmas* 19, 229-241.
- Mejía, J. 2000. Consumo de agua por la palma de aceite y efectos del riego sobre la producción de racimos: una revisión de literatura. *Rev. Palmas* 21, 51-58.
- Monroy, J.J. 2010. Sistema de riego por superficie mediante el metodo de tubería de ventanas en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Rev. Palmas* 31, 36-44.
- Rippstein, G., G. Escobar, and F. Motta. 2001. Agroecología y biodiversidad de las sabanas en los Llanos orientales de Colombia. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Rivera, Y.D., D.G. Cayón, and J.E. López. 2013. Physiological and morphological characterization of american oil palms (*Elaeis oleifera* HBK Cortes) and their hybrids (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*) on the Indupalma plantation. *Agron. Colomb.* 31(3), 314-323.
- Singh, S.K. and K.R. Reddy. 2011. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought. *J. Photochem. Photobiol. B Biol.* 105, 40-50. Doi: 10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001
- Silva, M. de A., J.L. Jifon, C.M. dos Santos, C.J. Jadoski, and J.A.G. da Silva. 2013. Photosynthetic capacity and water use efficiency in sugarcane genotypes subject to water deficit during early growth phase. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 56, 735-748. Doi: 10.1590/S1516-89132013000500004
- Sofo, A., B. Dichio, G. Montanaro, and C. Xiloyannis. 2009. Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering. *Agric. Water Manag.* 96, 1201-1206. Doi:10.1016/j.agwat.2009.03.004
- Suresh, K., C. Nagamani, K. Ramachandrudu, and R.K. Mathur. 2010. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica* 48, 430-436. Doi:10.1007/s11099-010-0056-x
- Tittinutchanon, P., C. Nakharin, J.H. Clendon, and R.H.V. Corley. 2008. A review of 15 years of oil palm irrigation research in Southern Thailand. *Planter* 84(989), 537-546.
- Zambrano, J.E. and P. Amblard. 2007. Resultados de los primeros ensayos del cultivo de híbrido interespecifico de *Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis* en el piedemonte llanero colombiano (Hacienda la Cabaña S.A.). *Rev. Palmas* 28, 234-240.

Anexo 4: Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasons

Physiological and agronomic behavior of commercial cultivars of oil palm (*Elaeis guineensis*) and OxG hybrids (*Elaeis oleifera* x *Elaeis guineensis*) at rainy and dry seasonsCristihian Jarri Bayona-Rodriguez¹, Hernán Mauricio Romero^{*1,2}¹Oil Palm Biology and Breeding Research Program, Colombian Oil Palm Research Center - Cenipalma, Calle 50 N° 20 - 49, Barrancabermeja C.P. 687039, Colombia²Department of Biology, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 # 45-02 111321, Bogota, Colombia

*Corresponding author: hromero@cenipalma.org

Abstract

Oil palm is the most productive and efficient oilseed crop in the world. Oil palm is planted in various geographical areas, where the frequency of extreme weather events is expected to increase because of climate change. The characterization of the response of oil palm cultivars to climatic conditions will allow identifying sources of tolerance to different types of stress caused by climate change, leading to the determination of the best genotype x environment relationships. The physiological responses, oil quality and yield of 11, six-year-old commercial oil palm cultivars with different origins were evaluated in two periods of contrasting climate conditions (rainy and dry seasons between the years 2008 and 2010). We found that the first impact of a period with water deficit was the reduction on gas exchange of all cultivars. Photosynthesis fell between 25% to 40% and transpiration decreased between 10% and 50%. During the dry season, leaf sugar concentration increased respect to the rainy season between 14% to 114%, and certain cultivars showed up to 27% higher photosynthetic water use efficiency. This variation could be due to the genetics of different cultivars. No significant differences were observed between the seasons in terms of oil quality. In general, changes in oil palm physiology observed in response to water deficit were related to the ability of the palm to adapt and survive periods of drought stress. The cultivars evaluated showed a good response to dry periods, with the IRHO being the most outstanding at each evaluated season.

Keywords: photosynthesis, transpiration, water deficit, water use efficiency.**Abbreviations:** A_{sat} _Photosynthesis with saturate light; Ψ_{leaf} _Leaf water potential; WUE_p _photosynthetic water use efficiency; F_v/F_m _The maximum quantum yield of PSII.**Introduction**

Approximately 17 million hectares worldwide are planted with oil palm, which produce more than 33% of the world's supply of oils and fats (Fedepalma, 2016). The phenomena associated with climate change have strongly affected oil palm-growing areas, to the extent that in many cases it has not been possible to obtain the expected yields, leading to a loss of profitability for agribusiness and adverse impacts on the supply of oil to the world market (Barcelos, 2015; Pirker et al., 2016; Rival, 2017). The most important factors likely to be affected by climate change are water and temperature. They are determining factors for oil palm yield in the tropics and subtropics (Romero et al., 2007; Corley and Tinker, 2008), due to their impact on fruit set, influence on inflorescence abortion and sexual differentiation, among others (Henson et al., 2005). Water is the main factor in photosynthetic biochemical processes, in addition it is the most important means of absorption and transport of soil nutrients (Cao et al., 2011). During the dry season, photosynthesis can be inhibited due to an increased vapor pressure deficit that causes stomata to close (Smith, 1989; Duffrene and Saugier, 1993). Dry seasons are associated with high temperatures, which induce a reduction in

photochemical efficiency (Corley et al., 1973) negatively affecting photosynthesis and, thus, productivity. The relationship between the intensity and duration of dry and rainy seasons throughout the year is reflected in how most of the harvest is concentrated in short periods of time (Henson and Chai, 1998). The increased incidence of water deficit and thermal stress in many oil palm-growing regions as a result of climate change increases the urgency of understanding how crops respond and adapt to these stresses (Berger et al., 2016). Some studies have shown that modern cultivars are not well-adapted to recent climate changes (Martre et al., 2017). That finding is why oil palm breeding programs should be a multidisciplinary team effort that involves molecular tools (Rival, 2017), understanding the response of oil palm cultivars to limiting conditions due to abiotic (Rivera et al., 2012; Suresh et al., 2012; Jazayeri, 2015) and biotic factors (Moreno-Chacn and Camperos-Reyes, 2013; Avila et al., 2014; Navia et al., 2014) and conducting socioeconomic and crop feasibility studies either by defined agro-climatic regions (Pirker et al., 2016) or site-specific cases where oil palm plantations can be established (Rhebergen et al., 2016), estimating limitations in available

land (Mejjide et al., 2017). In Colombia, there is a wide variety of oil palm genetic materials from different origins that can be used to start the search for sources of tolerance to different stresses. For example, *E. guineensis* cultivars are grown from breeding programs in Malaysia, Zaire, Nigeria, Ivory Coast, Indonesia and Papua New Guinea and have been developed for the environmental conditions of those areas (Rey et al., 2004). Additionally, OxG interspecific hybrids (*E. guineensis* x *E. oleifera*) are also grown in response to plant health problems that *E. guineensis* suffered South America (Zambrano and Amblard, 2007). These interspecific hybrids have several advantages in terms of slow growth, high production of fresh fruit bunches and oil quality, which make them very promising materials for commercial cultivation worldwide. Despite the high yield potential of the OxG interspecific hybrids and high production of *E. guineensis* cultivars, there are differences in growth and productivity caused by the genotype-environment interactions (Rafii et al., 2012). Thus, it is necessary to better study the cultivars behaviour under different environments to place them under the conditions where they can achieved the best possible performance, according to the soil/climate conditions of each area and their eco-physiological response (Romero et al., 2007). The purpose of this research was to characterize the physiological and agronomic behavior of different commercial oil palm cultivars under contrasting climate conditions as a first step to identify sources of tolerance to the stress imposed by extreme conditions resulting from climate change. This information could be used to determine the best planting location for each cultivar according to the response to changing and limiting conditions, particularly in terms of water supply (Kallarackal et al., 2004).

Results

Physiological parameters

Leaf water potential (Ψ_{leaf} ; Fig 1.) showed significant differences between cultivars and between seasons. During the rainy season, less negative values (maximum Ψ_{leaf} : -0.99 MPa and minimum Ψ_{leaf} : -0.66 MPa) were recorded for all cultivars compared to the dry season (maximum Ψ_{leaf} : -1.50 MPa and minimum Ψ_{leaf} : -1.06 MPa). The IRHO 1001 cultivar had the lowest Ψ_{leaf} difference between the evaluated periods, with 27% higher water tension in the rainy compared to the dry season, whereas the OxG 2783 hybrid showed the greatest Ψ_{leaf} difference: 116% more negative in the dry season than the rainy. Additionally, the gas exchange response (Fig 2), as evidenced by the maximum values of photosynthesis ($A_{sot}=15.47 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and transpiration ($E=4.18 \text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$), was recorded for the IRHO 1001 cultivar; whereas ASD DXG had the lowest A_{sot} ($11.89 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and ASD DXN the lowest E ($3.70 \text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$). During the dry season, IRHO 1001 had the highest A_{sot} ($10.59 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) and E ($3.7 \text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$). ASD DXN had the lowest values for photosynthesis and transpiration ($8.11 \mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and $1.87 \text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectively). These values indicate that for the dry season the cultivars had, in general, a 25% to 40% lower A_{sot} and lower values for E by 9% to 50% compared to the rainy season values.

As for the photosynthetic water use efficiency (WUE_p), the response was quite heterogeneous, and although differences were found between cultivars and seasons, there was no consistent pattern: some cultivars (i.e., Corpoica, IRHO 1001, IRHO 1401, OxG 2783) showed a reduction of up to 37% in WUE_p in the transition from the rainy to dry season, whereas other cultivars (ASD DxN, DAMI 114,112, IRHO2528) had an improvement of up to 23% in WUE_p . The maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm) remained similar between seasons and cultivars, although with significant differences ($p < 0.5$). It was found that for all evaluations the Fv/Fm was above the benchmark values (>0.80) for healthy plants.

Biochemical parameters

The biochemical variables evaluated (proline and reducing sugars) showed statistically significant differences between seasons and between cultivars. All cultivars showed a decrease in proline concentration during the transition from rainy to dry season, with reductions between 11.41% in the IRHO 2528 cultivar and 39.63% in the Corpoica cultivar. In contrast, during the same transition, the concentration of reducing sugars was 14.91% higher in the Unilever cultivar and up to 114% higher in the IRHO 1001 cultivar, compared to the rainy season (Fig. 3)

Oil production and quality parameters

The cultivars showed a trend in yield increase over time. In 2008, the palms were 5 years old (3 years of production) which explains, to a large extent, a normal increase of this variable due to their growth stage. However, significant differences were found between cultivars over time, with ABW ranging between 6.7kg - 10.6kg for the first year, 10.2kg - 13.1kg for the second and 10.5 kg - 14 kg in the last year evaluated. The averages for each year were 8.68 kg for year 1, 11.69 kg for year 2 and 12.05 kg for year 3. Figure 4 presents the variation in ABW for each cultivar over the evaluation period, which was correlated with the rainfall during the 6 months before harvest.

We attempted to determine whether the harvesting time of the year influenced oil quality. Therefore, bunches harvested in dry and rainy seasons were evaluated (Figure 5). No differences were found in the percentage of fatty acids due to the harvesting time of the year. However, as expected, there were statistically significant differences regarding the concentration of oleic, palmitic, stearic acids, and iodine index in OxG hybrid cultivars compared to *E. guineensis*. Additionally, a tendency toward higher concentrations of stearic acid was observed in *E. guineensis* during the dry-season harvest.

Discussion

The evaluation of the commercial oil palm cultivars in Palmar de la Vizcaína uncovered a differential response to environmental conditions. Oil palm water status during the rainy season showed adequate hydration, with leaf water potential (Ψ_{leaf}) greater than -1 MPa, similar to that seen in well-hydrated oil palm seedlings under semi-controlled conditions (Suresh et al., 2012) and below that reported for 4-year-old irrigated palms at three sites in India (Kallarackal

et al., 2004) However, during the dry season, the water potentials were more negative due to lower soil water availability. Ψ_{leaf} values (-1.5 MPa) during the dry season indicate a medium level of stress; therefore, the response of cultivars such as IRHO 1001, with lower leaf water potential during the dry season with respect to the rainy season, may be an indicator of a mechanism associated with water deficit response (Azzeme et al., 2016).

During the rainy season, the cultivars reached the maximum photosynthetic values due, in part, to the effect of low Ψ_{leaf} which inhibits stomatal closure, allowing the palms to maintain high transpiration rates. This behavior was also observed in oil palms under field conditions in eastern Colombia (Bayona and Romero 2016) and in oil palm seedlings under mesh-house conditions (Silva et al. 2017). When environmental conditions changed during the transition to the dry season, all cultivars showed a significant reduction in CO_2 assimilation and transpiration rate, a generalized response in many species subjected to water stress (Cruz et al., 2016; Gleason et al., 2016; Li et al., 2017; Urban et al., 2017). The cultivars evaluated showed gas exchange adjustments in response to changes in environmental factors in the short term. This underpins the importance of understanding the physiological plasticity that results from the genotype-environment interaction (Gratani, 2014).

The maximum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) was stable regardless of the season, and despite having significant differences among cultivars. Values were between 0.80 and 0.85, which is considered to be in the range for healthy plants and similar to that found in cotton (Yi et al., 2016), suggesting that there was no damage to PSII. This might be associated with some protective factor such as the accumulation of pigments (chlorophyll a, b and carotenes), such as occurs in *Moringa oleifera* when it is exposed to water deficit (Araújo et al., 2016). Additionally, a significant reduction in the Fv/Fm index in *Elaeis guineensis* seedlings was observed after 14 days without irrigation (Suresh et al. 2010), suggesting that adult plants may be more tolerant to drought, as there is a great difference in pigment contents between seedlings, juvenile palms and adult palms (Apichatmeta et al., 2017) as well as a better formed root structure in adult plants.

Although the photosystem II efficiency did not reflect a stressful event, an overall reduction in gas exchange was observed in the dry season, because drought is one of the most important factors that inhibit photosynthesis (Sami et al., 2016). Therefore, the accumulation of compounds associated with tolerance to water deficit was quantified. These compounds include sugars that accumulate in response to stress, can function as osmolytes to maintain cell turgor, and have the ability to protect membranes and proteins from stress damage (Krasensky and Jonak, 2012). Oil palm cultivars respond biochemically, triggering the accumulation of sugars during the dry season. For example, IRHO 1001 increased sugar levels by 114% and improved WUE_p by 27%. Similar results have been observed in different species under stress conditions (Wu et al., 2014; Pandey and Shukla, 2015; Harsh et al., 2016) and in oil palm seedlings under water stress conditions (Rivera et al., 2012). Proline content, which acts as an osmotic adjustment mediator and a source of carbon and nitrogen, was also quantified (dos Santos and Verissimo, 2013). Although an

increase in the concentration of proline has been reported in seedlings subjected to water deficit (Mohd Hannif, 1997; Yamada et al., 2011), this response in adult palms under field conditions was not found in this research. In fact, the proline concentration decreased in all cultivars during the dry season. The Ψ_{leaf} values found in the dry season are not lower than -1.5 MPa, which suggests that the palms were subjected to moderate to low stress, unlike the -2.16 MPa reported by Mohd Hannif (1997). On the other hand, it has been established that more metabolic energy may be required for the biosynthesis of nitrogen-rich compounds such as proline compared to carbon-rich compounds, such as carbohydrates (Kim et al., 2016). In this way, less metabolic energy can be used for osmotic adjustment in plants with some degree of tolerance; therefore, a relatively lower level of proline and a relatively higher level of carbohydrates are maintained, as was observed in this study (Harsh et al., 2016).

Regarding production, it was found that cultivars such as IHRO 1401, OxG 2783 and ASD DXN had high positive correlations ($R = 0.98, 0.82$ and 0.72 , respectively) between average bunch weight (ABW) and the amount of rainfall 6 months before harvest. Cultivars with low to negative correlations were also found, such as IRHO 2528, OxG 2803 and ASD DXG, which is evidence that some cultivars are more sensitive to rainfall, resulting in differences in ABW. Additionally, despite the short dry periods, the yields of the cultivars evaluated were relatively uniform, similar to those reported for Malaysia (Corley and Tinker 2008), with no more than 40% production concentration in peak months, as it is the case in areas with marked dry seasons (Carr, 2011). The response of the cultivars regarding fatty acid profile in contrasting seasons did not show significant differences. This response is similar to that reported for olive and almond trees subjected to water-deficit stress (Zhu et al., 2015), where the oil quality showed very small variations that may not reflect the response to water deficit, unlike other annual oilseeds such as soybean, sunflower and canola that significantly change the concentrations of fatty acids in response to drought stress (Ali et al., 2009; Zarei et al., 2010; Candogan et al., 2013).

For the evaluation of genotypes, it is very important to know their response in different environments (Feller, 2016). To this end, hierarchical clustering was performed using the Ward method based on the physiological and biochemical responses of the 11 cultivars to dry and rainy seasons (Fig 6). This analysis generated two large clades, clearly differentiated by sampling season. In the rainy season, there are two groups: Group A, with two subgroups: ASD cultivars that share Deli Dura as the female parent and, although one has Calabar (ASD DXG) and the other Nigeria (ASD DXN) as male parents, both are from the NIFOR (Nigerian Institute for Oil Palm Research) breeding program. There are also Dami cultivars that may have the same genetic base as the Deli Dura as female parents but with Avros as male parent. The second subgroup consists of Corpoica, Unilever cultivars and the OXG hybrid. The first two of this subgroup share a male parent from Congo (Yangambi) and are probably linked to the hybrid by the La Mé parent. Group B consists of Deli x La Mé, i.e., IRHO cultivars. Cultivars of Group A, compared to Group B, had, on average, 10% less CO_2 fixation, 30% higher proline concentration and 16% higher sugar concentration.

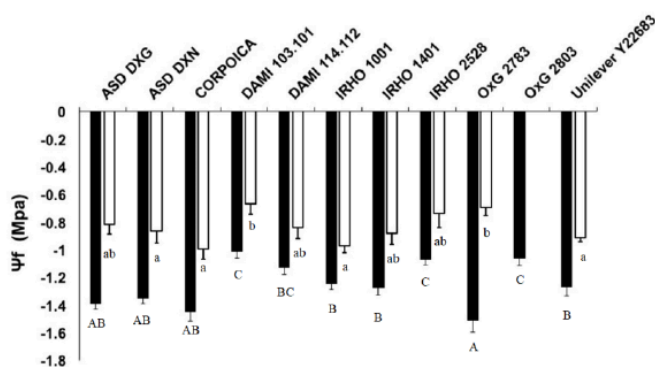


Fig 1. Leaf water potential (Ψ_{leaf}) in 11 oil palm cultivars, under field conditions in the dry season (black boxes) and rainy season (white boxes). Means with different letters are significantly different above the SE-bar ($n=9$) indicate significant differences according to Tukey's test ($p < 0.05$).

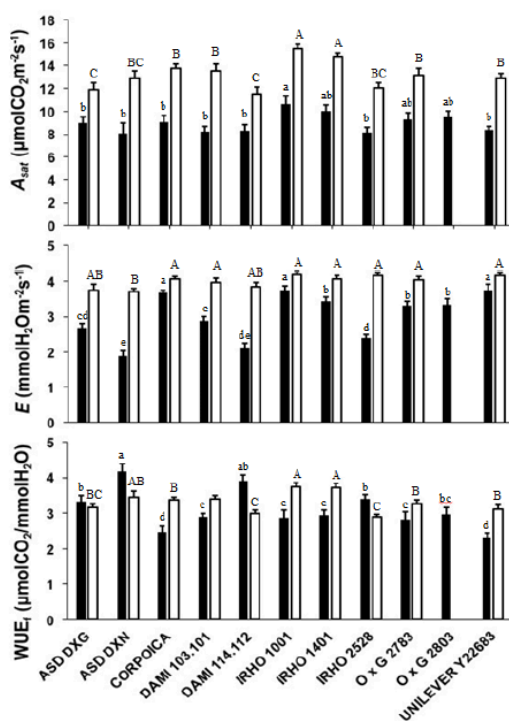


Fig 2. Photosynthetic rate (A_{sat}), transpiration rate (E), photosynthetic water use efficiency (WUE_A), maximum quantum yield of PSII (F_v / F_m), and leaf water potential (Ψ_{leaf}) in 11 oil palm cultivars under field conditions in the dry season (black boxes) and rainy season (white boxes). Means with different letters are significantly different above the SE-bar ($n=9$) indicate significant differences according to Tukey's test ($p < 0.05$).

This part of the dendrogram showed a clustering similar to that reported from SRR-type molecular markers (Arias et al., 2012), suggesting that during the rainy season these cultivars express general traits associated with the molecular markers used (Martre et al., 2017). However, when the environmental conditions changed to dry season, the phenotypic response was different. The second part of the clade, as during the rainy season, shows the formation of 2 groups, but the association of the

cultivars was different. A group C was formed by ASD DxG, IRHO 2528, Dami 114.112 and ASD DxN cultivars, which have Deli as the female parent but different male parents (Calabar, La Mé, Avros and Nigeria, respectively). Group D had greater heterogeneity, with Deli x Avros (Dami 103.101), Deli x La Mé (IRHO 1001, IRHO 1401), Deli x Yangambi (Corpoica), Ekona x Yangambi (Unilever) and Coari x La Mé (OxG 2783 and OxG 2803). The response of the cultivars of Group C, compared to those of Group D, showed lower rates

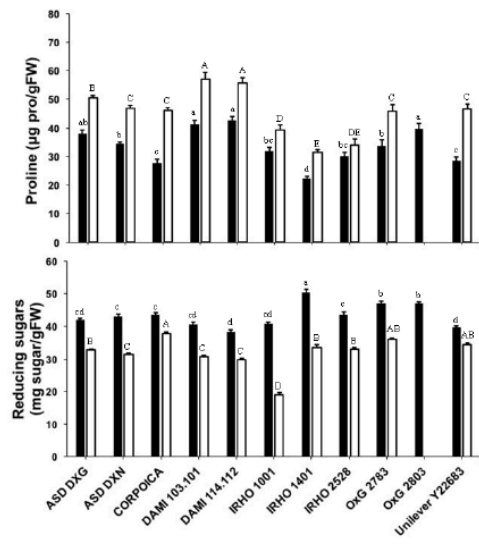


Fig 3. Leaf concentration of proline and reducing sugars in 11 oil palm cultivars, in the dry season (black boxes) and rainy season (white boxes). Means with different letters are significantly different above the SE-bar (n=9) indicate significant differences according to Tukey's test (p < 0.05).

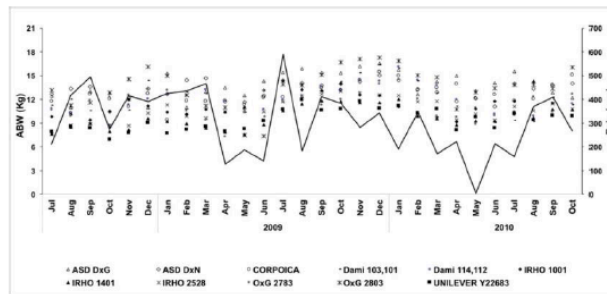


Fig 4. Rainfall behavior (line) and average bunch weight (ABW) of 11 commercial cultivars over the 3-year evaluation period.

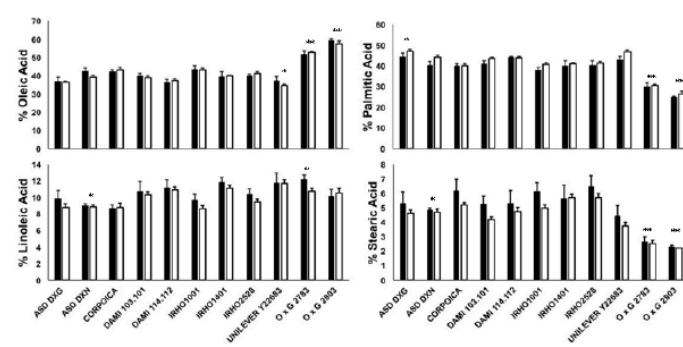


Fig 5. Fatty acid composition in fruits of 11 oil palm commercial cultivars harvested in the dry season (black boxes) and rainy season (white boxes). Vertical bars represent SE for n = 4, Values marked with * are significantly different at p < 0.05

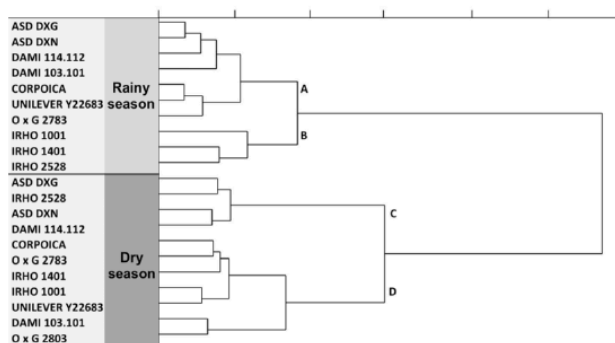


Fig 6. Ward's method dendrogram (minimum variance – Multi-base) of 11 oil palm cultivars, based on physiological (Asat, E, PWUE, and Ψ_{leaf}) and biochemical data (concentration of proline and reducing sugars) obtained during dry and rainy seasons.

of photosynthesis and transpiration, an improvement in photosynthetic water-use efficiency and lower sugar levels. These characteristics show the susceptibility of the cultivars of group C to lack of water during the dry season.

Materials and methods

Location

This work was carried out between 2008-2010 in the Experimental Field Palmar de la Vizcaína, Department of Santander - Colombia (6° 58 N, 73° 42 O). The site is located 140 m above sea level, with a relative humidity of 75%, average temperature of 29°C, and bimodal average annual rainfall of 3200 mm. The eco-physiological variables (Supplementary Table 1) were recorded in two consecutive years during the dry season (precipitation less than 30mm per month January 2008 - 2010) and the rainy season (precipitation more than 300mm per month September 2008 -2010).

Plant materials

Eleven commercial cultivars were selected as being the most used in the different regions of Colombia: 9 cultivars of the *Elaeis guineensis* species and 2 of the OxG interspecific hybrid (*E. oleifera* x *E. guineensis*) (Supplementary Table 2). The palms were planted in an Agronomic Management Unit (UMA) in La Vizcaína combined association (LV – Fluvaquentic Eutrudept), which is characterized by homogeneous climate and soil conditions. The palms were planted from commercial seed and after a year of nursery in 2004 on a 10-ha parcel of land in a triangular pattern with a planting distance of 9x9 m and 10x10 m for *Elaeis guineensis* and the OxG hybrid, respectively. The experiment was planted under a randomized block design, with three replicates, and 16 palms per plot. Measurements of physiological variables were taken from the middle third of leaf 17. Data were captured between 9:00 a.m. and 11:00 a.m., when photosynthesis is at its peak (Bayona-Rodríguez et al. 2016).

Physiological parameters

To quantify gas exchange (photosynthesis, transpiration and stomatal conductance) a portable photosynthesis meter

(LI6400XT, LiCor, Inc. USA) was used. The CO₂ parameters were set at 400 ppm, PAR radiation 1000 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, block temperature at 30°C and flow at 170 mmols^{-1} . Measurements were taken on 3 leaflets per palm. Chlorophyll fluorescence was determined by a fluorescence chamber (LI6400-40) coupled to the LI6400XT portable photosynthesis system. A total of 3 leaflets were taken per palm, adapted to darkness for 2 hours, and the maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm) was measured. Leaf water potential was measured with a pressure chamber (Schölander Pump, Soil Moisture, USA), using 3 leaflets per palm.

Biochemical parameters

Tissue from the leaflets that were used to measure gas exchange was collected and preserved in liquid nitrogen. Next, the tissue was macerated in liquid nitrogen. Reducing sugars were quantified using the Somogyi method (Somogyi 1945). For each sample, 0.2 g of macerated tissue was extracted with sodium acetate buffer (50 mM pH 5.0) and centrifuged at 4° C. A 10 μl aliquot was taken from the recovered supernatant and Somogyi I (200 μl) and Somogyi II (50 μl) reagents were added, samples were boiled for 20 minutes. Then Nelson reagent (250 μl) and distilled water (750 μl) were added, and the absorbance at 660 nm was determined. Proline was quantified using ninhydrin in acid solution (Bates et al. 1973): 0.25 g of macerated tissue was extracted with sulfosalicylic acid (3%) and centrifuged at 6000 rpm. For the assay, 1 ml of ninhydrin (prepared in situ) and 1 ml of glacial acetic acid were added to 1 ml of supernatant. Samples were then incubated for 1 h at 98° C, cooled in ice-water and then 3 ml of toluene was added. After 3 minutes, the organic phase was collected and the absorbance was determined at 520 nm.

Oil production and quality parameters

To determine the production of each cultivar, production records were kept, consisting of in situ weighing of each bunch harvested per palm, throughout the research study period. For each contrasting season, a sample of four bunches of each material was taken, and measurements were performed according to the bunch analysis protocol described by (Rincón et al. 2013), and an extraction and

quantification of fatty acids was performed according to the protocol described by (Cadena et al. 2013).

Statistical analysis

The information was obtained by sampling in a completely randomized design and analyzed by SAS software. Analysis of variance was performed and comparisons were made using the Tukey test. An analysis was carried out for the main components of the physiological and biochemical variables.

Conclusion

According to the evaluation, oil palm cultivars under contrasting climate conditions showed the highest rates of photosynthesis and transpiration during the rainy season, and the gas exchange in all cultivars was affected to varying degrees by the dry season. It was found that cultivars have a differential response to contrasting climate conditions in terms of osmolyte concentration. The harvesting time of the year did not affect the acid profile of any of the cultivars studied. Cultivars such as IRHO 1001, IRHO 1401, CORPOICA, Unilever and the hybrid OxG 2783 have a high potential to withstand dry periods, therefore they can be recommended for regions with prolonged dry periods or in places where the application of irrigation is difficult. The cultivars Dami 114.112, ASD and IRHO 2528 were more susceptible to drought and should be planted with caution in regions with limited water supply.

Acknowledgements

To the members of the Biology and Breeding Research Program at Cenipalma for their help with data collection. This research was funded by the Colombian Ministry of Agriculture and Rural Development, and the Oil Palm Promotion Fund (FFP) administered by Fedepalma.

References

- Adam H, Collin M, Richaud F, Beul (2011) Environmental regulation of sex determination in oil palm: Current knowledge and insights from other species. *Ann Bot.* 108 (8):1529-1537.
- Ali BQ, Ashraf M, Anwar F, Ali Q, Ashraf M, Anwar F (2009) Physico-chemical attributes of seed oil from drought stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. *Grasas Aceites.* 60 (5):475-481.
- Apichatmeta K, Sudsiri CJ, Ritchie RJ (2017) Photosynthesis of oil palm (*Elaeis guineensis*). *Sci Hort.* 214:34-40.
- Araújo M, Santos C, Costa M, Moutinho-Pereira J, Correia C, Dias MC (2016) Plasticity of young *Moringa oleifera* L. Plants to face water deficit and uvb radiation challenges. *J Photochem Photobiol B: Biol.* 162:278-285.
- Arias D, Montoya C, Rey L, Romero H (2012) Genetic similarity among commercial oil palm materials based on microsatellite markers. *Agron Colombiana.* 30 (2):188-195.
- Avila RA, Bayona CJ, Rincón A, Romero HM (2014) Effect of replanting systems on populations of *Strategus aloeus* (L.) and *Rhynchophorus palmarum* (L.) associated with the oil palm oxg interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*) in southwestern Colombia efecto de sistemas de renovación. *Agron Colombiana.* 32 (2).
- Azzeme AM, Abdullah SNA, Aziz MA, Wahab PEM (2016) Oil palm leaves and roots differ in physiological response, antioxidant enzyme activities and expression of stress-responsive genes upon exposure to drought stress. *Acta Physiol Plant.* 38 (2):52.
- Bakoumé C, Louise C (2007) Breeding for oil yield and short oil palms in the second cycle of selection at la Dibamba (Cameroon). *Euphytica.* 156 (1-2):195-202.
- Barcelos EA (2015) Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Front Plant Sci.* 6:1-16.
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil.* (39):205-207.
- Bayona CJ, Romero HM (2016) Estimation of transpiration in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) with the heat ratio method. *Agronomia Colombiana.* 34 (2):172.
- Bayona-Rodríguez CJ, Ochoa-Cadauid I, Romero HM (2016) Impacts of the dry season on the gas exchange of oil palm (*Elaeis guineensis*) and interspecific hybrid (*Elaeis oleifera* × *Elaeis guineensis*) progenies under field conditions in eastern Colombia. *Agron Colombiana.* 34 (3):329-335.
- Berger J, Palta J, Vadez V (2016) Review: An integrated framework for crop adaptation to dry environments: Responses to transient and terminal drought. *Plant Sci.* 253:58-67.
- Cadena T, Prada F, Perea A, Romero HM (2013) Lipase activity, mesocarp oil content, and iodine value in oil palm fruits of *Elaeis guineensis*, *Elaeis oleifera*, and the interspecific hybrid oxg (*E. oleifera* × *E. guineensis*). *J Sci Food Agric.* 93 (3):674-680.
- Candogan BN, Sincik M, Buyukcangaz H, Demirtas C, Goksoy AT, Yazgan S (2013) Yield, quality and crop water stress index relationships for deficit-irrigated soybean *Glycine max* (L.) Merr. in sub-humid climatic conditions. *Agric Water Manage.* 118:113-121.
- Cao H-X, Sun C-X, Shao H-B, Lei X-T (2011) Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *Afr J Biotechnol.* 10 (14):2630-2637.
- Carr MKV (2011) The water relations and irrigation requirements of oil palm (*Elaeis guineensis*): A review. *Exp Agric.* 47 (04):629-652.
- Corley RHV, Hardon JJ, Ooi SC (1973) Some evidence for genetically controlled variation in photosynthetic rate of oil palm seedlings. *Euphytica.* 22:48-55.
- Corley RHV, Tinker PB (2008) *The oil palm.* John Wiley & Sons.
- Cros D, Flori A, Nodichao L, Omor (2013) Differential response to water balance and bunch load generates diversity of bunch production profiles among oil palm crosses (*Elaeis guineensis*). *Trop Plant Biol.* 6 (1):26-36.
- Cruz JL, Alves AAC, LeCain DR, Ellis DD, Morgan JA (2016) Elevated CO₂ concentrations alleviate the inhibitory effect of drought on physiology and growth of cassava plants. *Sci Hort.* 210:122-129.
- dos Santos CM, Verissimo VA (2013) Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Ind Crops Prod.* 41:203-213.

- 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.
- Fedepalma (2016) Statistical yearbook 2016. Federacion Colombiana de Cultivadores de Palma de Aceite, Bogota, Colombia.
- Feller U (2016) Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J Plant Physiol.* 203:84-94.
- Gleason SM, Wiggans DR, Bliss CA, Comas LH, Cooper M, DeJonge KC, Young JS, Zhang H (2016) Coordinated decline in photosynthesis and hydraulic conductance during drought stress in *Zea mays*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants.* 227:1-9.
- Gratani L (2014) Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Adv Bot.* 2014:1-17.
- Haque MS, Kjaer KH, Rosenqvist E, Sharma DK, Ottosen CO (2014) Heat stress and recovery of photosystem ii efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars acclimated to different growth temperatures. *Environ Exp Bot.* 99:1-8.
- Harsh A, Sharma YK, Joshi U, Rampuria S, Singh G, Kumar S, Sharma R (2016) Effect of short-term heat stress on total sugars, proline and some antioxidant enzymes in moth bean (*Vigna aconitifolia*). *Ann Agric Sci.* 61 (1):57-64.
- Henson IE, Chai SH (1998) Analysis of oil palm productivity. lii. Seasonal variation in assimilate requirements, assimilation capacity, assimilation late storage and apparent photosynthetic conversion efficiency. *J Oil Palm Res.* 10 (1):35-51.
- Henson IE, Dolmat MT (2004) Seasonal variation in yield and developmental processes in an oil palm density trial on a peat soil: 1. Yield and bunch number components. *J Oil Palm Res.* 16(2): 88-105.
- Henson IE, Noor MM, Harun MH, Yahya Z, Mustakim S (2005) Stress development and its detection in young oil palm in north kedah, malaysia. *J Oil Palm Res.* 17 (N):11.
- Jazayeri SMA (2015) Physiological effects of water deficit on two oil palm (*elaeis guineensis* jacq.) genotypes. *Agron Colombiana.* 33 (2):164-173.
- Kallarackal J, Jeyakumar P, George SJ (2004) Water use of irrigated oil palm at three different arid locations in peninsular india. *J Oil Palm Res.* 16 (1):45-53.
- Kim J, Liu Y, Zhang X, Zhao B, Childs KL (2016) Analysis of salt-induced physiological and proline changes in 46 switchgrass (*panicum virgatum*) lines indicates multiple response modes. *Plant Physiol Biochem.* 105:203-212.
- Krasensky J, Jonak C (2012) Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *J Exp Bot.* 63 (4):1593-1608.
- Li Y, Li H, Li Y, Zhang S (2017) Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *Crop J.* (2016):1-7.
- Martre P, Yin X, Ewert F (2017) Modeling crops from genotype to phenotype in a changing climate. *Field Crops Res.* 202:1-4.
- Meijide A, RII A, Fan Y, Herbst M, Niu F, Tiedemann F, June T, Rauf A, Hlscher D, Knohl A (2017) Controls of water and energy fluxes in oil palm plantations: Environmental variables and oil palm age. *Agric For Meteor.* 239:71-85.
- Mohd Hannif H (1997) Proline accumulation in the leaves of water stressed oil palm (*elaeis guineensis* jacq.). *Elaeis.* 9 (2):93-99.
- Moreno-Chacn AL, Camperos-Reyes JEa (2013) Biochemical and physiological responses of oil palm to bud rot caused by phytophthora palmivora. *Plant Physiol Biochem.* 70:246-251.
- Navia E, Avila R, Daza E, Restrepo E, Romero HM (2014) Assessment of tolerance to bud rot in oil palm under field conditions. *Eur J Plant Pathol.* 140 (4):711-720.
- Pandey V, Shukla A (2015) Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. *Rice Science.* 22 (4):147-161.
- Pirker J, Mosnier A, Kraxner F, Havlk P, Obersteiner M (2016) What are the limits to oil palm expansion? *Global Environ Change.* 40:73-81.
- Rafii MY, Jalani BS, Rajanaidu N, Kushairi a, Puteh a, Latif Ma (2012) Stability analysis of oil yield in oil palm (*elaeis guineensis*) progenies in different environments. *Gen Mol Res.* 11 (4):3629-3641.
- Rey L, Gmez PL, Ayala IM, Delgado W, Rocha PJ (2004) Colecciones genéticas de palma de aceite *elaeis guineensis* (jacq.) y *elaeis oleifera* (h.B.K.) de cenipalma: Características de importancia para el sector palmicultor. *Palmas.* 25:39-48.
- Rhebergen T, Fairhurst T, Zingore S, Fisher M, Oberthur T, Whitbread A (2016) Climate, soil and land-use based land suitability evaluation for oil palm production in ghana. *Eur J Agron.* 81:1-14.
- Rincón SM, Hormaza PA, Moreno LP, Prada F, Portillo DJ, García JA, Romero HM (2013) Use of phenological stages of the fruits and physicochemical characteristics of the oil to determine the optimal harvest time of oil palm interspecific oxg hybrid fruits. *Ind Crops Prod* 49:204-210.
- Rival A (2017) Breeding the oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) for climate change. *Ocl.* 24 (1):D107.
- Rivera Y, Moreno L, Bayona CJ, Romero HM (2012) Physiological response of oil palm interspecific hybrids (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes versus *Elaeis guineensis* jacq.) to water deficit. *Braz J Plant Physiol.* 24 (4):273-280.
- Romero HM, Ayala IM, Ruiz R (2007) Ecofisiología de la palma de aceite. *Revista Palmas.* 28 (especial):176-184.
- Sami F, Yusuf M, Faizan M, Faraz A, Hayat S (2016) Role of sugars under abiotic stress. *Plant Physiol Biochem.* 109:54-61.
- Silva PA, Cosme VS, Rodrigues KCB, Detmann KSC, Leo FM, Cunha RL (2017) Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. *Acta Physiol Plant.* 39 (2):58.
- Smith BG (1989) The effect of soil water and atmospheric vapor pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. *J Exp Bot.* 40:647-651.
- Somogyi M (1945) Sugar Determination. *The Journal of Biological Chemistry.* 61-68.
- Suresh K, Nagamani C, Kantha DL, Kumar MK (2012) Changes in photosynthetic activity in five common hybrids of oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) seedlings under water deficit. *Photosynthetica.* 50 (4):549-556.
- uresh K, Nagamani C, Ramachandrudu K, Mathur RK (2010) Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica.* 48 (3):430-436.

- Urban MO, Vaek J, Klma M, Krtkov (2017) Proteomic and physiological approach reveals drought-induced changes in rapeseeds: Water-saver and water-spender strategy. *J Proteom* 152:188-205.
- Woittiez LS, Wijk MTV, Slingerland M, Noordwijk MV, Ken E, Road ON, Asia S, Office R, Gede S, Barang S, van Wijk MT, Slingerland M, van Noordwijk M, Giller KE (2016) Yield gaps in oil palm: A quantitative review of contributing factors. *European Journal of Agronomy*. 83:57-77.
- Wu S, Liang D, Ma F (2014) Leaf micromorphology and sugar may contribute to differences in drought tolerance for two apple cultivars. *Plant Physiol Biochem*. 80:249-258.
- Yi XP, Zhang YL, Yao HS, Luo HH, Gou L, Chow WS, Zhang WF (2016) Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and re-watering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *J Plant Physiol*. 194:23-34.
- Zambrano JE, Amblard P (2007) Resultados de los primeros ensayos del cultivo de híbrido interespecífico de *elaeis oleifera* x *elaeis guineensis* en el piedemonte llanero colombiano (*Hacienda la cabaña* s.A.). *Revista Palmas*. 28:234-240.
- Zarei G, Shamsi H, Dehghani SM (2010) The effect of drought stress on yield , yield components and seed oil content of three autumnal rapeseed cultivars (*Brassica napus* L.). *J Agric Sci* 6:29-37.
- Zhu Y, Taylor C, Sommer K, Wilkinson K, Wirthensohn M (2015) Influence of deficit irrigation strategies on fatty acid and tocopherol concentration of almond (*Prunus dulcis*). *Food Chem*. 173:821-826.