

**ESTADO HIDRICO DE SIETE GENOTIPOS CONTRASTANTES  
DE PALMA ACEITERA (*Elaeis guineensis* Jacq.)  
DURANTE LA ESTACION SECA  
EN QUEPOS, PUNTARENAS, COSTA RICA**

*Marco V. Gutiérrez<sup>1</sup>, Enrique Villalobos<sup>2</sup>*

**RESUMEN**

**Estado hídrico de siete genotipos contrastantes de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) durante la estación seca en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.** El comportamiento de varios indicadores del estado hídrico de siete genotipos de palma aceitera con características fenotípicas contrastantes fue evaluado durante la estación seca de 1994-1995 en Quepos, Costa Rica. El contenido de agua de las hojas y de los tejidos del raquis, la conductividad eléctrica de los tejidos del pseudotallo y la tensión en el xilema ( $\Psi_L$ ) fueron medidos en varias ocasiones durante el desarrollo del déficit hídrico. Todos los indicadores del estado hídrico mostraron relaciones variables entre sí y fue evidente que ajustes fisiológicos en las plantas (ajuste osmótico, señales químicas provenientes de la raíz) pudieron alterar las relaciones y el significado de estos indicadores. Mediciones detalladas del  $\Psi_L$  permitieron detectar un alto grado de variabilidad en este indicador, incluso dentro de una misma hoja. Con base en estos resultados se desarrolló un método rápido y seguro para el muestreo y el manejo de muestras foliares en el campo. La mayoría de los genotipos evaluados mostraron una remarkable capacidad para mantener un estatus hídrico favorable durante la estación seca. Los valores de  $\Psi_L$  y el contenido relativo de agua medidos durante la estación seca fueron más altos que aquellos observados al final de la estación lluviosa. Los genotipos que mostraron valores más altos de  $\Psi_L$  durante la estación lluviosa parecieron exhibir una capacidad más

**ABSTRACT**

**The behavior of several indicators of water status of seven oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genotypes displaying contrasting phenotypic characteristics was evaluated during the dry season of 1994-1995 in Quepos, Puntarenas Costa Rica.** Water content of leaf and rachis tissues, electric conductivity of pseudo-stem, and xilem tension ( $\Psi_L$ ), were measured several times throughout the development of the water stress period. All the water status indicators showed variable relationships when compared among them, and it became evident that the plant physiological adjustments (osmotic changes, chemical root signaling), could alter the meaning and relationships among these indicators. Detailed measurements of  $\Psi_L$  revealed a high degree of variability in this indicator even within a single leaf. Based on these results, a quick and safe method to process leaf samples destined to be measured in the pressure chamber in the field was developed. Most genotypes evaluated showed a remarkable capacity to sustain favorable water status during the dry season. The  $\Psi_L$  and relative water content values recorded during the dry season were higher than those observed at the end of the rainy season. Those genotypes showing higher  $\Psi_L$  values during the rainy season seemed to exhibit a lower capacity to adjust to the water shortage imposed. High water content values during the dry season seemed to be related to the capacity to sustain a favorable water status during periods of water stress.

---

<sup>1</sup> Ph. D., Programa de Agroambiente, Estación Experimental Fabio Baudrit M., Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica.

<sup>2</sup> Ph. D., Centro de Investigación en Granos y Semillas, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica.

---

baja de ajustarse al déficit hídrico impuesto. Altos valores de contenido de agua parecieron estar relacionados con la capacidad para mantener un estado hídrico favorable durante la estación seca.

**Palabras clave:** *Elaeis guineensis*, balance hídrico, genotipos, Costa Rica.

**Keywords:** *Elaeis guineensis*, water balance, genotypes, Costa Rica.

---



## INTRODUCCION

La selección de genotipos con producción sostenida en ambientes caracterizados por déficit hídrico estacional es un área de intensa investigación y controversia (Blum 1993).

Existe creciente evidencia de que un alto potencial de rendimiento está negativamente asociado con algunas características de adaptación a la sequía. Sin embargo, también parece posible construir un índice de selección fisiológicamente válido, complementando el rendimiento con características vegetales constitutiva y/o adaptativas (Blum 1993).

Diversos estudios han abordado la caracterización de las relaciones hídricas y el comportamiento estomático de la palma aceitera bajo períodos de déficit hídrico (Bermúdez 1994; Cornaire *et al.*, 1994; Dufrene y Saugier 1993; Villalobos *et al.* 1992). Asimismo, observaciones de campo sugieren la existencia de variabilidad genética en la tolerancia de la palma aceitera al déficit hídrico (Bermúdez 1994; Villalobos *et al.* 1990).

Publicaciones recientes señalan que la selección de genotipos tolerantes a la sequía basada únicamente en mediciones fisiológicas a nivel foliar, puede no conducir a una efectiva selección de genotipos tolerantes, dada la multiplicidad de factores que intervienen en la regulación de las relaciones hídricas de las hojas (Schulze 1986; Davies y Shang 1991).

Por otra parte, estudios fisiológicos detallados indican que los tejidos de diferentes órganos de las palmas son estructuralmente capaces de servir como reservorios de agua y contribuyen a la supervivencia de las hojas y al mantenimiento del intercambio gaseoso durante períodos prolongados de poca disponibilidad de agua en el suelo (Holbrook 1992a,b).

Esta característica, en combinación con la restricción de la pérdida de agua por las hojas (Potulski 1990) puede ser un rasgo importante en la determinación de la supervivencia a la sequía de algunas especies de palmas. Resultados similares obtenidos con otras especies de árboles tropicales (Borchert 1994) indican que el almacenamiento de agua es una característica determinante del comportamiento fenológico de muchas especies.

El objetivo de este estudio fue realizar observaciones comparativas de siete genotipos contrastantes de palma sometidos a estrés hídrico y de varios métodos de evaluación del estado hídrico de las plantas, y relacionar los resultados con la capacidad de tolerancia al déficit hídrico durante una estación seca.

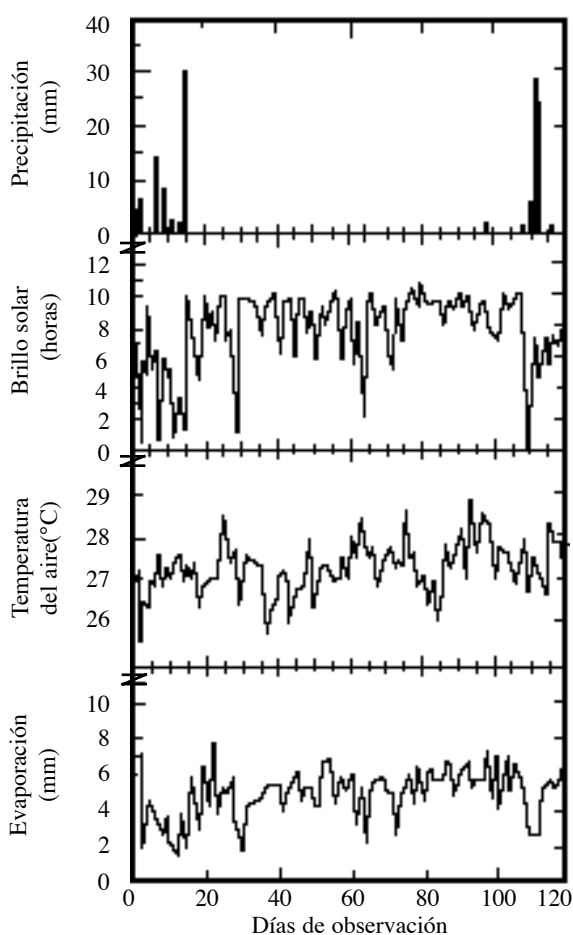
## MATERIALES Y METODOS

### Localización y Condiciones Climáticas

El estudio tuvo lugar en las plantaciones de palma aceitera (*E. guineensis* Jacq.) de la Cía. Pal-

ma Tica, en Quepos, Puntarenas, Costa Rica, durante la estación seca de 1994-1995. Los experimentos se realizaron en ensayos varietales de palma aceitera. Dieciocho genotipos se encuentran distribuidos en el campo, en un estudio de interacción Genotipo x Ambiente plantado en julio de 1992.

Para efectos de descripción del periodo experimental, se consideró el 1 de Diciembre de 1994 como primer día de la estación seca, mientras que las últimas mediciones se realizaron el día 21 de marzo de 1995. Las condiciones climáticas durante el periodo de observación se describen en la Figura 1.



**Figura 1.** Condiciones climáticas predominantes durante el periodo de observación en Quepos, Puntarenas Costa Rica, de Diciembre 1994 a Marzo 1995.

## Material Vegetal

Se dispuso de plantas pertenecientes a 18 genotipos de *E. guineensis*, resultado del cruzamiento de materiales morfológicamente diversos. Las relaciones hídricas foliares de algunos de estos genotipos durante periodos de estrés hídrico fueron evaluadas anteriormente (Bermúdez 1994) y utilizadas para seleccionar siete genotipos. La altura promedio de las plantas fue de 0,5 m; mientras que el área foliar varió entre 11,81 y 29,76 m<sup>2</sup>/planta al inicio de la estación seca. La relación entre el área foliar y el contenido de agua almacenada en el tallo es de considerable interés fisiológico y práctico (Holbrook y Sinclair 1992a). Los genotipos seleccionados, con su respectiva área foliar total promedio, fueron: C10551 (11,81 m<sup>2</sup>), C10530 (16,33 m<sup>2</sup>), C10338 (17,51 m<sup>2</sup>), C10321 (19,03 m<sup>2</sup>), C10340 (22,03 m<sup>2</sup>), C10429 (25,94 m<sup>2</sup>) y C10655 (29,76 m<sup>2</sup>).

## Contenido Relativo de Agua

El contenido relativo de agua (CRA) fue determinado de la siguiente manera: una muestra de 12 discos (aproximadamente 1,25 g de tejido foliar) tomados de los folíolos centrales de la hoja No. 9 fue llevada a saturación y posteriormente secada. Los pesos obtenidos se utilizaron para determinar CRA de acuerdo con la ecuación:

$$CRA = \frac{(\text{peso fresco} - \text{peso seco}) \times 100}{(\text{peso turgente} - \text{peso seco})}$$

El contenido máximo de agua (CMA) de muestras de folíolos y raquis fue obtenido como la tasa:

$$CMA = \frac{(\text{peso turgente} - \text{peso seco}) \times 100}{(\text{peso turgente})}$$

## Tensión del Xilema ( $\Psi_L$ )

$\Psi_L$  fue medido con una cámara de presión de Scholander (modelo PMS-600) de acuerdo a las

indicaciones de Hsiao (1990) y las precauciones contenidas en Ritchie y Hinckley (1975).

Con el objetivo de desarrollar un método eficiente y adecuado para la manipulación de las muestras foliares previa a la medición de  $\Psi_L$ , se condujeron dos experimentos complementarios con la evaluación de los genotipos.

En el primer experimento se evaluó el efecto del método seguido en la preparación de la muestra. Pares de foliolos opuestos dentro de una misma hoja fueron sometidos a dos tratamientos: un foliolo fue cubierto con una bolsa plástica hermética y cortado antes de que se observaron los primeros signos de deposición de humedad en el interior de la bolsa. El objeto de esta práctica fue saturar la atmósfera inmediata a la hoja para reducir la pérdida de agua por transpiración luego de que el foliolo es cortado. El foliolo opuesto permaneció descubierto.

Mediciones del  $\Psi_L$  de los pares de foliolos fueron obtenidas a diferentes horas, en plantas irrigadas y no irrigadas. Los resultados de estos experimentos fueron utilizados como base para desarrollar un método para la medición de  $\Psi_L$  en foliolos de palma aceitera durante todo el período de observación.

El segundo experimento fue diseñado para determinar el grado de variación del  $\Psi_L$  entre foliolos localizados en diferentes posiciones a lo largo de la hoja. El  $\Psi_L$  de foliolos tratados con la metodología modificada (ver sección de Discusión) y situados en 5 posiciones a lo largo de la hoja, fue medido en varias ocasiones durante el día.

Las evaluaciones de  $\Psi_L$  de los siete genotipos se realizaron en cuatro foliolos centrales de la hoja No. 9, tomados de 4 plantas de cada genotipo, en el transcurso de la primera mitad del día (usualmente todas las muestras fueron colectadas antes de las 2 pm).

### **Resistencia Eléctrica de los Tejidos**

La resistencia eléctrica de los tejidos ( $R_t$ ) ha sido frecuentemente utilizada como indicador del

grado de hidratación de los tejidos vegetales. Por ejemplo, Borchert (1994) utilizó las variaciones en  $R_t$  de los tallos para medir diferencias y cambios en el estado hídrico de los árboles de un bosque tropical seco de Costa Rica durante la estación seca.

Un shigómetro (modelo OZ-93, Osmose Int.) fue utilizado para medir  $R_t$  de los tejidos del raquis de las hojas. El shigómetro mide la resistencia eléctrica entre dos agujas insertadas dentro de los tejidos de las plantas. Se realizaron mediciones preliminares en plantas bien irrigadas para determinar la relación entre el comportamiento de  $R_t$  de los tejidos del raquis y  $\Psi_L$  de los foliolos de la misma hoja. Mediciones de  $R_t$  de los tejidos del pseudo-tallo de los siete genotipos fueron realizadas en 4 plantas, al inicio y al final de la estación seca.

### **Intercambio Gaseoso**

Las tasas de intercambio gaseoso ( $\text{CO}_2$  y vapor de agua) de los foliolos situados a lo largo de hojas completamente expandidas y expuestas al sol fueron medidas con un sistema portable de fotosíntesis (modelo LCA-2, Anal. Dev. Co., Inglaterra). Las variables medidas fueron la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la conductividad estomática ( $g_s$ ) y la tasa de Asimilación de  $\text{CO}_2$  (A).

## **RESULTADOS**

### **Condiciones Climáticas**

La estación seca 1994-1995 se extendió por aproximadamente 100 días (Figura 1). Importantes eventos de precipitación (30 mm de lluvia) marcaron tanto el final de la estación lluviosa de 1994 como el inicio de la de 1995.

Pequeños eventos de precipitación (menores a 1, 4 mm) fueron medidos alrededor de los 60 días en la mitad de la estación seca y poco antes de los 100 días del periodo de observación (menos de 2 mm) (Figura 1).

Días con un máximo de 6 a 10 horas de brillo solar predominaron durante la estación seca, aunque en escasas ocasiones se detectaron días nublados pero sin lluvia, durante los cuales, las horas de brillo solar fueron menores a 5 (Figura 1).

La temperatura promedio del aire fue aproximadamente 27 °C, con valores máximos superiores a 28 °C medidos en varias ocasiones, especialmente al final de la estación seca (Figura 1).

La evaporación fue superior a 5 mm diarios durante la mayor parte de la estación seca (valores moderados), pero bajó a valores cercanos a 2 mm durante periodos nubosos o de intensa precipitación, como los observados antes de los 15 y a los 115 días del periodo de observación (Figura 1).

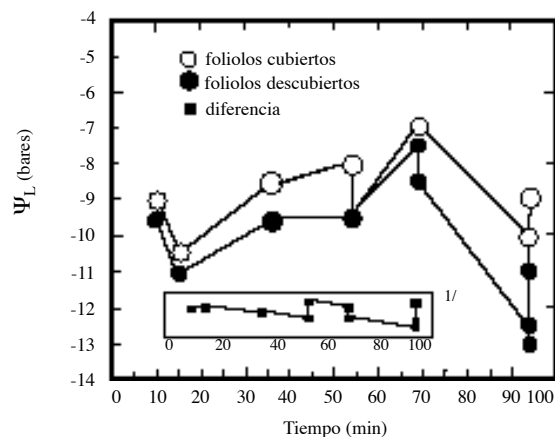
### Evaluación de Indicadores de Estado Hídrico

#### Tensión del Xilema ( $\Psi_L$ )

El tratamiento de cobertura (reducción de la transpiración) aplicado a los foliolos antes de su procesamiento tuvo efectos importantes sobre las mediciones de  $\Psi_L$  (Figura 2). Folios desprovistos de protección durante la preparación de la muestra mostraron consistentemente valores de  $\Psi_L$  más negativos que sus contrapartes opuestas, protegidos con una bolsa plástica antes de ser cortados.

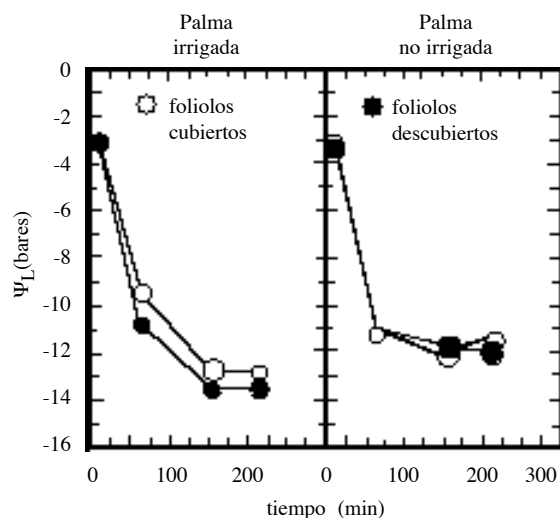
La diferencia entre ambos tratamientos fue de hasta 3 bares en algunos casos y pareció incrementarse conforme transcurrió la mañana, indicando que el riesgo de deshidratación de las muestras durante el procesamiento puede ser mayor, conforme la demanda evaporativa de la atmósfera aumentó. Esta diferencia fue raramente observada cuando los foliolos fueron tomados de plantas no irrigadas (Figura 3).

Evaluaciones detalladas indicaron que gradientes de  $\Psi_L$  de hasta 4 bares pueden medirse de la punta a la base de hojas completamente ex-



**Figura 2.** Tensión del Xilema ( $\Psi_L$ ) de foliolos cubiertos y descubiertos de la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq) durante un periodo de 1,56 h (08:45 a 10:10) en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.

<sup>v</sup> La figura insertada muestra la diferencia entre ambos tratamientos, en las mismas unidades.



**Figura 3.** Tensión Xilema ( $\Psi_L$ ) de foliolos cubiertos y descubiertos durante un periodo de 3,5 h (06:35 a 11:00), provenientes de una palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) irrigada y sin irrigar, en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.

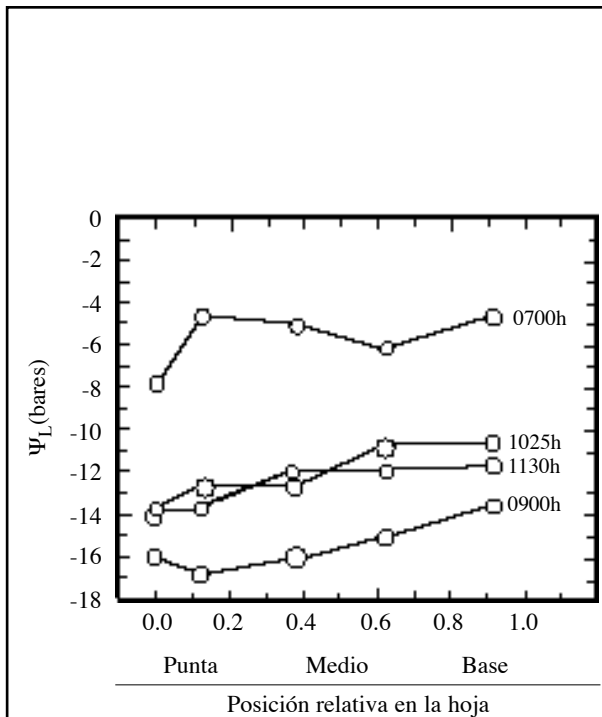
pandidas (Figura 4). Estos gradientes se mantuvieron durante la mañana; pero, en contraste con lo observado a las 0700 h, el cambio en  $\Psi_L$  de la punta a la base de la hojas ocurrió de manera más gradual entre las 0900 y las 1130 h (Figura 4). Los valores de  $\Psi_L$  más negativos se midieron a las 0900 h (-17 bares), notándose una rápida recuperación en un lapso menor a 1,5 h. Entre las 1000 y 1130 h, valores de  $\Psi_L$  de 14 bares fueron medidos en los foliolos terminales de las hojas (Figura 4).

Los valores de  $\Psi_L$  negativos fueron encontrados durante las mediciones más tempranas (0700 h), cuando el gradiente de  $\Psi_L$ ; sin embargo, mos-

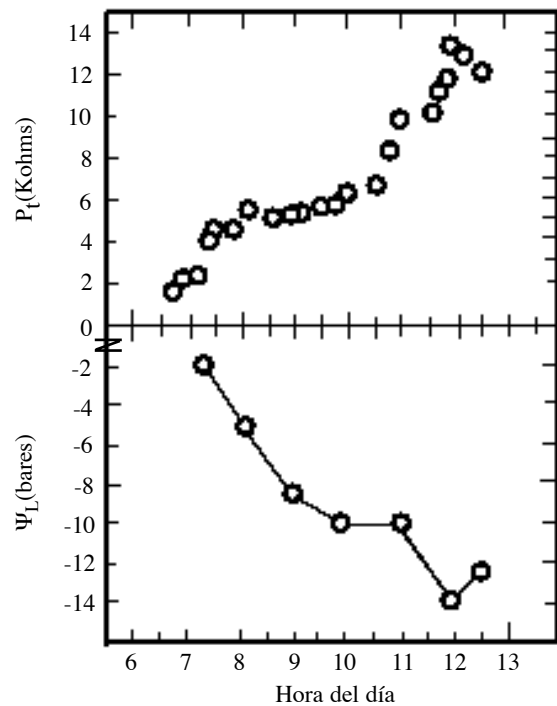
tró un salto de más de 3 bares entre el foliolo terminal (8-bares) y los foliolos localizados a menos de 40 cm de distancia (-4 bares).

#### Resistencia Eléctrica ( $R_t$ )

Los resultados del experimento conducido para examinar el comportamiento de  $R_t$  de los tejidos del raquis y su relación con otro indicador del estado hídrico,  $\Psi_L$  de los foliolos, se resumen en la Figura 5.  $R_t$  aumentó consistentemente durante las horas de la mañana, conforme los valores de  $\Psi_L$  se hicieron más negativos.



**Figura 4.** Gradientes de tensión del xilema ( $\Psi_L$ ) medidos en foliolos tomados de cinco posiciones relativas en la hoja a lo largo de la hoja No. 9 de la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) a varias horas del día durante la estación seca, en Quepos, Puntarenas, Costa Rica. La posición cero representa el foliolo terminal de la hoja compuesta.

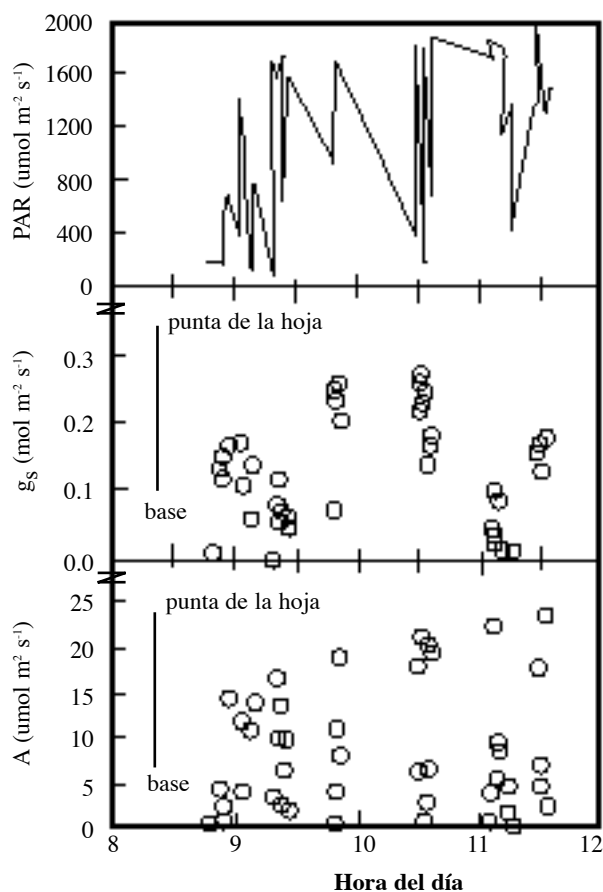


**Figura 5.** Cambios en la resistencia eléctrica de los tejidos ( $R_t$ ) y en la tensión Xilema ( $\Psi_L$ ) del raquis y de los foliolos, respectivamente, de una hoja de una planta de la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) durante la mañana de un día soleado de la estación seca, en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.

### Intercambio Gaseoso

Mediciones de las tasas de intercambio gaseoso de hojas expuestas al sol (Figura 6), indicaron que variaciones importantes en conductividad estomática ( $g_s$ ) y tasa de fotosíntesis (A) se presentaron a lo largo de las hojas.

Los valores de A y  $g_s$  fueron consistentemente mayores en folíolos localizados en los 25 cm



**Figura 6.** Curso parcial (0800 a 1200) de radiación fotosintéticamente activa (PAR) e intercambio gaseoso (conductividad estomática,  $g_s$ , y tasa fotosintética, A), a lo largo de la misma hoja de Palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) descrita en la Figura 5, durante un día soleado de la estación seca, en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.

distales de las hojas, y tanto A como  $g_s$ , descendieron paulatinamente hasta volverse insignificantes en los folíolos basales.

Valores máximos de  $g_s$  de  $0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  fueron observados, consistentes con resultados obtenidos en otras latitudes (Dufrene y Saugier 1993), así como tasas de fotosíntesis de  $25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bajo condiciones no limitantes de radiación fotosintéticamente activa (Figura 6).

### Comportamiento de los Genotipos: $\Psi_L$ y CRA

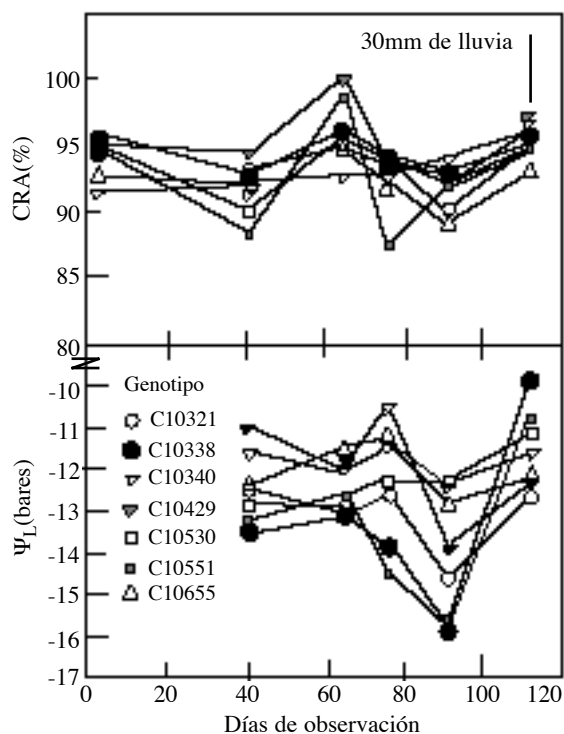
Bajo condiciones de alto contenido de agua en el suelo, tanto al inicio de la estación seca como de la estación lluviosa, las variaciones en CRA y  $\Psi_L$  entre los siete genotipos evaluados fueron relativamente pequeñas (3% y 3 bares, respectivamente) (Figura 7).

Los 7 genotipos fueron capaces de mantener su  $\Psi_L$  y su CRA relativamente estables por más de treinta días durante la estación seca. Posibles excepciones parecieron ser los genotipos C10530 y C10551, cuyo CRA descendió en más de 5% y el genotipo C10340, cuyo CRA mostró una tendencia lentamente ascendente a lo largo de toda la estación seca. Este comportamiento no se manifestó en las mediciones de  $\Psi_L$ , que mostró fluctuaciones marcadas.

Una recuperación considerable del CRA de todos los genotipos (cercano a un 10% en el genotipo C10551) fue detectado durante las mediciones realizadas a los sesenta días dentro de la estación seca (Figura 7). Sin embargo, aproximadamente dos semanas después, el CRA de todos los cultivos descendió de nuevo a los valores típicos del inicio de la estación seca y permaneció relativamente estable hasta el final de la misma.

El aumento en CRA detectado a los 60 días precedió a la recuperación del  $\Psi_L$  observada en 5 de los 7 genotipos evaluados, poco antes de los 80





**Figura 7.** Cambios en el contenido relativo del agua (CRA) y Tensión Xilema ( $\Psi_L$ ) de siete genotipos contrastantes de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) durante la estación seca de 1994-1995 en Quepos, Puntarenas, Costa Rica.

días de iniciada la estación seca. Los genotipos C10338 y C10551 no mostraron recuperación de su  $\Psi_L$  durante este periodo, el cual más bien descendió a los valores más bajos detectados durante la estación seca (-16 bares). Estos mismos dos genotipos mostraron los mayores valores de  $\Psi_L$  bajo condiciones de buena humedad en el suelo (al inicio de la estación lluviosa).

El inicio de las lluvias causó una rápida recuperación tanto de CRA como de  $\Psi_L$  de todos los cultivares, los cuales retornaron a los valores típicamente encontrados en plantas creciendo en suelos húmedos.

Los mayores valores de CRA durante el periodo de observación, que abarcó mediciones tanto en la estación seca como en la lluviosa, fueron medidos a mediados de la estación seca.

### Contenido de Agua

El contenido máximo de agua (CMA) de los tejidos del raquis de las hojas (alrededor de un 75%) fue invariablemente mayor que el de los folíolos (alrededor de un 65%) en todos los genotipos evaluados (Cuadro 1).

Por otra parte y con pocas excepciones, el CRA de los folíolos permaneció a niveles mayores al 90% durante toda la estación seca (Cuadro 1). Cambios importantes en CRA entre el inicio y el final de la estación seca fueron observados en los genotipos C10321 (4,79%), C10429 (3,89%), C10655 (3,81%) y C10530 (2,67%). En los 3 genotipos restantes, el cambio en CRA fue cercano al 2%.

Los cambios más pequeños en CRA durante la estación seca estuvieron asociados a CMA mayores al 75%; mientras que, los cambios más significativos en CRA fueron observados en cultivares caracterizados por un bajo CMA (70-73%), tales como C10321, C10429 y C10655. El mantenimiento de un alto CRA durante la estación seca no estuvo relacionado directamente con el área foliar de las plantas medida al inicio de la estación seca.

### $\Psi_L$ y $R_t$

Se observó gran variación en la magnitud del cambio experimentado por  $\Psi_L$  de los genotipos conforme avanzó la estación seca (Cuadro 2). Estos cambios parecieron seguir un curso relativamente independiente al del CRA (Figura 7). El cambio en  $\Psi_L$  fue menor a un bar en los genotipos C10655 y C10340, pero de 4,87 bares en el genotipo C10551 y de 6 bares en el genotipo C10338 (Cuadro 2).



**Cuadro 1.** Contenido relativo de agua (CRA) de los foliolos y contenido máximo de agua (CMA) de los tejidos de los foliolos y del raquis, de siete genotipos de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.). Los datos de CRA son informados para plantas bien hidratadas (BI), plantas evaluadas al inicio de la estación seca (ESI, 10 Enero 1995) y plantas evaluadas al final de la estación seca (EST, 28 Febrero 1995).

Cultivar	Contenido Relativo de Agua (Foliolos) (%)			Cambio (BI-EST)	Contenido Máximo de Agua (%)	
	BI	ESI	EST		foliolos	raquis
C10321	94,82a <sup>1/</sup>	92,87	90,03a	4,79	62,33a	70,88a
C10338	94,96a	92,50	92,94a	2,02	64,77b	75,23b
C10340	95,58a	91,90	93,86a	-1,72	64,67b	76,36b
C10429	95,90a	94,29	92,01a	-3,89	64,52b	72,86a
C10530	94,68a	90,10	92,01a	-2,67	65,36b	75,34b
C10551	94,19a	88,31	92,03a	-2,16	65,65b	75,12b
C10655	92,93b	91,48	89,12a	-3,81	61,42a	73,72a

<sup>1/</sup> Valores con letras iguales indican ausencia de diferencias estadísticamente significativas, según prueba "T" de Student 5%.

**Cuadro 2.** Tensión del Xilema ( $\Psi_L$ , bares) y resistencia eléctrica de los tejidos del raquis ( $R_t$ , ohms), en siete genotipos de palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.), de plantas bien hidratadas (BI), y plantas evaluadas al final de la estación seca (EST).

Cultivar	Plantas BI		Plantas EST		Cambio (BI-EST)	
	$R_t$	$\Psi_L$	$R_t$	$\Psi_L$	$R_t$	$\Psi_L$
C10321	110	-12,62b	145	-14,62b	35	-2,00
C10338	140	-9,88a	210	-15,88b	70	-6,00
C10340	155	-11,62b	168	-12,38a	13	-0,76
C10429	156	-12,25b	181	-13,88a	25	-1,63
C10530	133	-11,12b	250	-12,32a	117	-1,20
C10551	117	-10,75a	184	-15,62b	67	-4,87
C10655	134	-12,66b	185	-12,82a	51	-0,16

<sup>1/</sup> Valores con letras iguales indican ausencia de diferencias estadísticamente significativas, según prueba "T" de Student 5%.

$R_t$  de los tejidos del raquis mostró valores semejantes a los informados para la madera conductora de los tallos de las coníferas (Osmond 1994) y para árboles tropicales de ambientes riparios (Borchert 1994), caracterizados por el mantenimiento de un alto contenido de humedad.

$R_t$  aumentó en los siete cultivares evaluados conforme transcurrió la estación seca, pero no se encontró relación directa entre los cambios en  $R_t$  y  $\Psi_L$  de los tejidos examinados (Cuadro 2), a pesar de las buenas correlaciones encontradas en las mediciones a corto plazo (Figura 5).

## DISCUSION

### Desarrollo del Estrés Hídrico

Las condiciones climáticas prevalecientes durante el periodo de observación (Figura 1) indican que la estación seca, de comparativamente corta duración, se desarrolló por un periodo de aproximadamente 100 días. La demanda evaporativa de la atmósfera fue lo suficientemente alta como para garantizar el desarrollo de estrés hídrico en ausencia de irrigación o precipitación significativa.

Sin embargo, el estrés hídrico experimentado por las plantas fue probablemente menos severo que en años anteriores, debido a la entrada temprana de las lluvias en 1995. Lo anterior parece también evidenciado en los valores relativamente moderados de los indicadores de estado hídrico medidos al final de la estación seca.

A pesar de lo anterior, se observaron fluctuaciones importantes en el estado hídrico de los siete cultivares evaluados. Los escasos eventos de precipitación ocurridos a mediados de la estación seca fueron de una magnitud muy pequeña (menor a 1,4 mm) e incapaces de modificar el balance hídrico del suelo o de las plantas. Esto parece indicar que las fluctuaciones observadas en los indicadores del estado hídrico se debieron a ajustes fisiológicos en las plantas.

### Aspectos Metodológicos

Los experimentos de evaluación de la metodología para medir  $\Psi_L$  permitieron mejorar significativamente el método seguido para el acondicionamiento y la manipulación de las muestras foliares, previos a su inserción en la cámara de presión (Figura 2 a 4).

El uso de bolsas plásticas para envolver los foliolos antes de ser cortados permitió reducir sustancialmente el tiempo necesario para la recolección de las muestras, los problemas asociados al

gran tamaño de los foliolos, y el grado de deshidratación experimentado por los foliolos durante la manipulación.

El  $\Psi_L$  de foliolos desprotegidos fue invariablemente más negativo que el de foliolos cubiertos (Figura 2). La importancia de reducir la transpiración estomática antes de la recolección de los foliolos fue confirmada también por los resultados obtenidos en la comparación entre una palma irrigada y otra sin irrigar (Figura 3). Aún en ausencia de protección, la conductividad estomática de las hojas de plantas estresadas pareció ser lo suficientemente baja como para evitar la deshidratación durante el procesamiento de la muestra. Los errores debidos a la deshidratación de las muestras es probablemente menor en hojas de plantas estresadas.

La presencia de gradientes de  $\Psi_L$  a lo largo de las hojas descritos en la Figura 4, tiene considerables implicaciones prácticas y fisiológicas. Desde el punto de vista práctico, el fenómeno condiciona la técnica de muestreo empleada y restringe la toma de foliolos consecutivos considerados como repeticiones a secciones relativamente pequeñas del raquis.

El uso del foliolo terminal para las determinaciones de  $\Psi_L$  parece ser una opción que merece ser explorada adicionalmente, dada su posición constante en la hoja, su abastecimiento de agua por la vena central y su potencial como indicador de  $\Psi_L$  antes del amanecer. Aún en horas tempranas de la mañana,  $\Psi_L$  de los foliolos terminales mostró valores sustancialmente más negativos (hasta 4 bares) que los foliolos situados a pocos centímetros de distancia (Figura 4).

Mediciones de los gradientes de  $\Psi_L$  a lo largo de hojas de diferentes tamaños podrían revelar relaciones importantes entre la arquitectura hidráulica de las hojas,  $\Psi_L$ , y el transporte de agua y las relaciones osmóticas en estos órganos. De acuerdo a nuestro conocimiento, esta es la primera vez que mediciones de gradientes de este tipo y magnitud son informados para hojas compuestas de gran tamaño.

Es conveniente resaltar que el “embolsamiento” de los foliolos puede conducir a mediciones erróneamente altas de  $\Psi_L$ . Los foliolos deben ser cortados usualmente en un plazo muy corto antes de que los primeros signos de condensación de humedad se observen en el interior de la bolsa plástica. Periodos prolongados de exposición a este tratamiento pueden conducir a la rehidratación de los tejidos foliares en ausencia de transpiración.

Un paso adicional introducido al procedimiento de evaluación de  $\Psi_L$  fue el mantenimiento de los foliolos cortados, en la oscuridad por 5 min, después de los cuales se procedió a hacer las mediciones de  $\Psi_L$ . El objetivo de este paso es inducir cierre estomático previo a la remoción de la bolsa y a la introducción del foliolo dentro de la cámara de la bomba de Scholander.

Las mediciones realizadas para calibrar el comportamiento de la resistencia eléctrica con otro indicador del estado hídrico,  $\Psi_L$ , produjeron resultados estimulantes. El aumento en  $R_t$  observado a lo largo de la mañana pareció ser una consecuencia de la reducción en el contenido de agua de los tejidos del raquis, succionados por la creciente transpiración de los foliolos, expresada en el descenso de su  $\Psi_L$ . La buena concordancia a corto plazo, pero no a largo plazo, entre  $\Psi_L$  y  $R_t$ , señala la necesidad de conducir mediciones adicionales para explorar las relaciones entre  $R_t$  y otros indicadores, así como las variaciones en  $R_t$  en el interior de los tallos de palmas aceiteras adultas.

### Intercambio Gaseoso

A semejanza de lo encontrado con el  $\Psi_L$ , tanto la conductividad estomática ( $g_s$ ) como la tasa de asimilación de  $CO_2$  ( $A$ ), mostraron variaciones importantes a lo largo de las hojas (Figura 6). El comportamiento de  $g_s$ , considerado como un importante indicador del estado hídrico de la palma aceitera (Cornaire *et al.* 1994), merece ser explorado adicionalmente, considerando el alto grado de variabilidad existente dentro de una misma hoja, a

lo largo del día y entre individuos de una misma especie. Valores de  $g_s$  y de  $A$  de la magnitud medida en este estudio indican que las hojas de la palma aceitera son capaces de mantener tasas de intercambio gaseoso sustancialmente altas aún durante la estación seca.

### Comportamiento de los Genotipos: CRA y $\Psi_L$

El mantenimiento de altos niveles de CRA y de  $\Psi_L$  durante la estación seca es remarcable (Figura 7). Con pocas excepciones, los cultivares evaluados mostraron una gran capacidad para mantener relaciones hídricas foliares favorables durante períodos de escasez de agua en el suelo. La mayoría de los cultivares más bien mostraron un incremento en los valores de CRA y de  $\Psi_L$  en medio de la estación seca. Paradójicamente, los valores de CRA más altos del año fueron medidos durante este período.

El comportamiento de cada uno de estos dos indicadores pareció relativamente independiente del otro. El aumento en  $\Psi_L$  de los foliolos, por ejemplo, fue precedido por una recuperación sustancial del CRA. En este sentido, cabe recordar que ambos indicadores miden aspectos diferentes de las relaciones hídricas de las hojas y que son aplicados a tejidos distintos dentro de un mismo foliolo (el xilema y los tejidos de la lámina, respectivamente).

El genotipo C10655 mostró valores de CRA significativamente mayores que todos los otros genotipos bajo condiciones de buena disponibilidad de agua, pero no se detectaron diferencias estadísticamente significativas cuando las evaluaciones fueron realizadas en plantas estresadas al final de la estación seca (Cuadro 1).

La recuperación tanto del CRA como de  $\Psi_L$  pudo ser una consecuencia de varios fenómenos fisiológicos operando como consecuencia de la imposición del estrés hídrico. En este sentido, la

existencia de signos de ajuste osmótico podría ser explorada durante la estación seca, así como el papel de las señales de la raíz en la regulación de las relaciones hídricas y el crecimiento de palmas aceiteras sujetas a estrés hídrico.

Resultados recientes indican que en plantas creciendo en suelos secos, la producción temprana de señales químicas (nutricionales y hormonales) en la raíz expuesta al déficit hídrico en desarrollo, puede conducir a la modificación de la conductividad estomática en las hojas y al mantenimiento, e incluso, la recuperación, del  $\Psi_L$  (Davis y Zhang 1991).

El CMA, usualmente 10% más alto en los raquis que en los peciolos, puede indicar un mayor potencial para el almacenamiento de agua utilizable durante periodos de escasez. El CMA parece un indicador promisorio de la capacidad de almacenamiento de agua de los genotipos. Como se indicó anteriormente, los cambios más pequeños en CRA durante la estación seca estuvieron asociados a CMA mayores al 75%; mientras que, los cambios más significativos en CRA fueron observados en cultivares caracterizados por un bajo CMA (70-73%), tales como C10321, C10429 y C10655.

Los cambios detectados en  $R_t$  y en  $\Psi_L$  de los genotipos evaluados no mostró la excelente relación encontrada durante las mediciones a corto plazo (Figura 5). De hecho, los cambios en  $\Psi_L$  no mostraron una relación clara con ningún otro indicador, sugiriendo que el comportamiento del  $\Psi_L$  está altamente influenciado por la conductividad estomática, la cual no fue evaluada en este estudio.

El alto grado de variabilidad en el  $\Psi_L$  observado a lo largo de la estación seca, puede indicar diferencias importantes entre los genotipos en su capacidad de regular las relaciones hídricas de las hojas a través del control estomático. Como se señaló anteriormente, mediciones de la conductividad estomática deben incorporarse a la lista de indicadores de estado hídrico, de manera que un índice fisiológico sólido de respuesta al estrés pueda ser formulado.

$R_t$  de los tejidos del raquis también mostró diferencias importantes entre el inicio y el final de la estación seca. Aunque el limitado número de lecturas correctas impidió un análisis estadístico de los resultados, el rango de la variación en el cambio en  $R_t$  observado entre los genotipos (13 a 117 Kohms) durante la estación seca, así como la buena relación a corto plazo entre  $R_t$  y  $\Psi_L$ , sugieren que la resistencia eléctrica de los tejidos puede funcionar como un indicador de almacenamiento de agua. Un aspecto preocupante, sin embargo, es que los cambios en  $R_t$  del raquis no mostraron relación con el CMA de los mismos tejidos. Pruebas adicionales son requeridas en esta dirección.

## LITERATURA CITADA

- BERMUDEZ, T. 1994. Evaluación de la tolerancia a la sequía en genotipos de palma aceitera. Tesis Ing. Agr. Universidad de Costa Rica. Facultad de Agronomía, Escuela de Fitotecnia.
- BLUM, A. 1993. Selection for sustainable production in water-deficit environments. *In: International Crop Science I. Crop Science Soc. Am.* p. 343-347.
- BORCHERT, R. 1994. Electric resistance as a measure of tree water status during seasonal drought in a tropical dry forest in Costa Rica. *Tree Physiol.* 14:299-312.
- CORNAIRE, B.; DANIEL, C.; ZUILY-FODIL, Y.; LAMADE, E. 1994. Comportamiento de la palma aceitera bajo estrés hídrico. *Palmas* 15(3):61-70.
- CHAPIN III, F.S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience* 41:29-36.
- DAVIES, W.J. ; ZHANG, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:55-76.

- DUFRENE, E. ; SAUGUIER, B. 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Functional Ecol.* 7:97-104.
- HOLBROOK, N.M.; SINCLAIR, T.R. 1992a. Water balance in the arborescent palm, sabal palmetto. I. Stem structure, tissue water release properties and leaf epidermal conductance. *Plant, Cell and Environment.* 15: 393-399.
- \_\_\_\_\_. 1992b. Water balance in the arborescent palm, sabal palmetto. II. Transpiration and stem water storage. *Plant, Cell and Environment.* 15: 401-409.
- HSIAO, T.C. 1990. Measurements of plant water status. *In: Stewart, B.A. y Nielsen, D.R. (eds.). Irrigation of agricultural crops. ASA-CSSA-SSSA.* p. 243-279.
- OSMOSE. 1994. Shigometer model 07-93; Instruction Manual. USA., s.n. 26 p.
- POTULSKI, N. 1990. Effects of soil-and atmospheric drought on leaf gas exchange rates of plantation palms. Ph.D. thesis. United Kingdom, University of Cambridge. 176.
- RITCHIE, G.A.; HINCKLEY, T.M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9:165-224.
- SCHULZE, E.D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 247-274.
- VILLALOBOS, E.; CHINCHILLA, C.; ECHANDI, C. ; FERNANDEZ, O. 1993. Short term responses of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) to water deficits in Costa Rica. *In: Basiron, Y. y Sukaimi, J. (eds.). PORIM International Oil Palm Conference.* Sept. 9-14 1991. p. 95-101.
-