

ESTUDIOS ECOFISIOLÓGICOS EN LA AMAZONIA
COLOMBIANA

1. ARAZA

(Eugenia stipitata, Mc Vaugh).

COMPILADORES

**JAIME ALBERTO BARRERA GARCÍA
MARÍA SOLEDAD HERNÁNDEZ GÓMEZ
LUZ MARINA MELGAREJO MUÑOZ**

REVISIÓN TÉCNICA:

**Luz Marina Melgarejo
Departamento de Biología,
Universidad Nacional de Colombia**



**Instituto
amazónico de
investigaciones científicas
SINCHI**

Barrera, Jaime Alberto; Hernández, María Soledad; Luz Marina Melgarejo (Compiladores)

Estudios ecofisiológicos en la Amazonia colombiana 2. Arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh). Jaime Alberto Barrera G., María Soledad Hernández G., Luz Marina Melgarejo (Comp.). Bogotá Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas - Sinchi, 2011

1. ARAZÁ (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) 2. AGROFORESTERÍA
3. FISIOLOGÍA VEGETAL 4. ACTIVIDAD BIOLÓGICA DEL
SUELO 5. CALIDAD DEL PRODUCTO 6. AMAZONIA

ISBN OBRA 978-958-8317-65-6

ISBN TOMO 1- 978-958-8317-67-0

© Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas – Sinchi
Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial

Primera edición: Octubre de 2011

Coordinación de la producción editorial: Diana Patricia Mora Rodríguez

Producción editorial

Diagramación, fotomecánica, impresión y encuadernación: Digiprint Editores E.U.

Reservados todos los Derechos

Disponible en: Instituto Sinchi, calle 20 No. 5-44 Tel.: 4442077
www.sinchi.org.co

Impreso en Colombia
Printed in Colombia

INSTITUTO AMAZÓNICO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS SINCHI

LUZ MARINA MANTILLA CÁRDENAS
Directora General

ROSARIO PIÑERES VERGARA
Subdirectora Administrativa y Financiera

DANIEL FONSECA PÉREZ
Subdirector Científico y Tecnológico

MAURICIO ZUBIETA VEGA
Coordinador regional

MOISES WASERMAN
Rector Universidad Nacional

IGNACIO MANTILLA PRADA
Decano Facultad de Ciencias

HERNANDO ALFONSO VALENCIA ZAPATA
Director del Departamento de Biología

Equipo Técnico

JAIME ALBERTO BARRERA GARCÍA
MARIA SOLEDAD HERNÁNDEZ GÓMEZ
LUZ MARINA MELGAREJO MUÑOZ
MARCELA PIEDAD CARRILLO BAUTISTA
GUILLERMO VARGAS ÁVILA
BERNARDO GIRALDO BENAVIDES
MAURICIO ZUBIETA VEGA
ANGELA GARCÍA
JULIANA ERIKA CRISTINA CARDONA
ORLANDO MARTÍNEZ WILCHES
GLADYS CARDONA
CLARA PATRICIA PEÑA VENEGAS
JUAN PABLO FERNÁNDEZ-TRUJILLO
JULIETH ZAPATA
LORENA QUINTERO
PAULA MESA
ANDRÉS RUIZ
MÓNICA RAMÍREZ
MARCELA TORRES



Contenido

Introducción	9
1. Caracterización de las condiciones microambientales en dos paisajes fisiográficos de la Amazonia Norte Colombiana.....	11
2. Composición y uso potencial de comunidades microbianas asociadas a la rizósfera de frutales promisorios en la Amazonia colombiana	17
3. Identificación y caracterización de morfotipos de arazá (<i>Eugenia stipitata</i> Mc Vaugh) en fincas de productores de la Amazonia Norte Colombiana.	37
4. Dinámica reproductiva y su relación con los componentes funcionales de los frutos en la Amazonia norte colombiana.....	47
Propuesta de Norma Técnica Colombiana	55
4. Fenología del Arazá (<i>E. stipitata</i> Mc Vaugh) en la Amazonia Norte Colombiana.	75
6. La ecofisiología como herramienta forestal. Caso de estudio Arazá (<i>Eugenia stipitata</i> Mc Vaugh) en la Amazonia norte colombiana.....	83



INTRODUCCIÓN

Los procesos vitales, los mecanismos en ellos implicados, la postulación de las funciones que permiten hacer predicciones de los fenómenos vitales, constituyen objeto de la Fisiología Vegetal. Esos mecanismos fisiológicos se dan en un ambiente determinado y la Ecofisiología se sitúa en la interfase Fisiología-Ecología para preguntarse sobre los controles que el ambiente ejerce sobre el crecimiento, la supervivencia, la reproducción, la competencia, abundancia y distribución geográfica de las especies, para ayudarnos a entender el significado funcional y la evolución de los caracteres de las plantas. Se trata, por tanto, de una ciencia experimental que aplica metodologías comunes con la Fisiología, aunque requiere también la participación de otras propias de la Bioquímica, Biología Molecular y Biofísica, a las que hay que añadir los aspectos aplicados, en nuestro caso vinculados al ámbito forestal y al conjunto de materias integradas en las Ciencias Forestales y disciplinas coadyuvantes.

Las interacciones con los factores bióticos y abióticos pueden considerarse filtros que determinan la presencia de una especie en una estación determinada, que se unen a los filtros históricos que han permitido su llegada, tras la cual se reduce la presencia inicial, que sólo mantienen aquellas especies cuya eficacia biológica les permite llevar a cabo con éxito las funciones vitales (Lambers *et al.*, 1998), y ello, con cambios en el clima y en el suelo, que se unen a los derivados de las acciones antropogénicas, las cuales a su vez contribuyen a la alteración de los primeros.

Al estudiar las plantas en su ambiente, se deben tener en cuenta múltiples factores, a diferencia de los estudios de fisiología que se realizan en invernadero, donde es posible controlar ciertas variables para evaluar una sola de estas en la planta. Es por esto que la ecofisiología se considera una ciencia de síntesis donde participa no sólo la planta sino su ecosistema incluyendo la atmósfera (temperatura, viento, radiación, precipitación, humedad), el suelo (textura, capacidad de intercambio catiónico, microorganismos, disponibilidad de nutrientes) y los organismos cercanos que generan competencia, simbiosis, cooperación o patogenicidad (Ackerly *et al.*, 2000; Reigosa *et al.*, 2004, citados por Solarte *et al.*, 2010). Las principales

áreas de la ecofisiología son el estudio de la respuesta a estrés, disturbancia e interacciones entre organismos (Balaguer, 2004, citado por Solarte, 2010); donde la planta debe responder a los cambios ambientales para poder mantener sus funciones metabólicas y fisiológicas. También tiene en cuenta cambios a nivel fenológico.

En el ámbito agroforestal, los modos de producción implican acciones técnicas en condiciones de habitación no siempre óptimas para las plantas. Ello conduce a estrés con reducción de la tasa de los procesos fisiológicos, lo que se traduce en menor crecimiento y otras alteraciones del desarrollo. La evitación y la tolerancia constituyen formas de respuesta ante situaciones de estrés y los términos de endurecimiento, aclimatación y adaptación se usan, con diferente escala temporal y espacial, también de matices en su aplicación, para designar respuestas al estrés (Levitt, 1980). A ellos se une el concepto de plasticidad fenotípica que amplía y trasciende al de interacción genotipo x ambiente (Sultan, 2000).

Ante todas estas situaciones, se producen en las plantas cambios complejos que exigen la elaboración y aplicación de modelos ecológicos que permitan predecir comportamientos de las plantas, valorar costos y beneficios para las mismas y dirigir actuaciones de los gestores forestales (Dixon et al., 1990). En lo que sigue se muestra un abanico de resultados que revisten interés porque cubren algunos aspectos ecofisiológicos de especies de uso en agroforestería y para cuya obtención se han puesto en juego técnicas de uso común en EcoFisiología Vegetal. Se distinguen cuatro apartados: “Cubierta arbórea y microclima”, “Uso del agua e intercambio gaseoso”, “Variación inter e intraespecífica” y “Desarrollo y plasticidad fenotípica”.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Lambers, Hchapin Iii , F.,S. And Pons T.L. 1998, Plant physiological ecology. Springer-Verlag, Berlin.. 540 p.

Levitt, J. 1980. Responses of plant to environmental stresses. London: Academic Press. 297 p

Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function, and life-history. Trends in Plants Science 5(12): 537-542.

Solarte, M. E., Perez, L., Melgarejo, L.M. 2010. Ecofisiología vegetal. En: Melgarejo, L.M. 2010. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.



1. Caracterización de las condiciones microambientales en dos paisajes fisiográficos de la Amazonia Norte Colombiana

Vargas G.¹, Zubieta M.¹, Giraldo B.¹, Barrera J.¹.

¹Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi

El departamento del Guaviare corresponde a la zona de transición entre las sabanas naturales de la altillanura orinocense y el bosque húmedo tropical de la llanura amazónica, con altitudes entre 200 y 300 msnm, en el municipio de San José del Guaviare.



Figura 1. Paisaje típico del departamento del Guaviare. Al fondo el río Guaviare.

El clima se define como Tropical Lluvioso según Copen (Reportada por IGAC), sin estacionalidad marcada de la precipitación durante todo el año, aunque existe un periodo de menor precipitación en los meses de diciembre a febrero. El comportamiento monomodal de las lluvias, presentan un pico alto de precipitación durante los meses de mayo, junio y julio, época en que generalmente ocurren las inundaciones en las tierras de vega del río Guaviare. Los ciclos de lluvias en la región están relacionados con las oscilaciones en dirección N-S-N de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) o ecuador climático, que se caracteriza por presentar baja presión, por tanto es portadora de lluvias; este fenómeno regula la distribución de las lluvias y la influencia de los vientos alisios del NE-E. La precipitación promedio anual varía entre 2600 y 3100 mm al año, de acuerdo al acumulado de quince años (IDEAM-SINCHI) Estación meteorológica el Trueno (El Retorno-Guaviare).

La temperatura promedio anual es de 26°C, con registros de temperatura mínima de 19,5°C y temperatura máxima de 33,4°C. El brillo solar varía entre 3,8 y 4,6 horas.día⁻¹. La humedad relativa oscila entre 60 y 98% de acuerdo a la época del año y de la ubicación fisiográfica. Entre más cerca de la vega, se observa mayor humedad relativa y principalmente en la época lluviosa por la inundación de las tierras.

Suelos

Los suelos del Guaviare presentan una alta correlación con las formas de paisaje, especialmente en las formas aluviales (zonas de vega, terrazas y valles) y en las estructuras rocosas, donde el desarrollo de los suelos está condicionada por el efecto de la topografía más que por el clima o material parental, que son los factores formadores de los suelos de mayor influencia en las zonas de tierra firme o planicie plio-pleistocénica disectada amazónica.

Los suelos aluviales del Guaviare son de origen andino y se caracterizan por ser suelos con texturas finas francas a arcillosas, pH ácido, alta saturación de aluminio, en donde las mayores limitaciones tienen que ver con la incidencia de las inundaciones, la cual es frecuente en los niveles más bajos. En las terrazas antiguas al igual que en las vegas altas, el relieve en su mayoría es plano a ligeramente ondulado con pendientes entre 3% y 7%, presentan una buena profundidad efectiva, bien drenados y con un buen grado de fertilidad por acumulación de los limos en la época de inundación rápida que ocurre cada dos o tres años. Análisis de los limos o lodos del río Guaviare presentaron altos contenidos de hierro y azufre.

Los sedimentos de las llanuras aluviales de ríos andinos han generado suelos de mayor fertilidad comparados con los suelos de tierra firme, dado que contienen una apreciable cantidad de minerales (feldespatos y granos alterados) pero a su vez presentan las mayores limitaciones debido a la intensidad y frecuencia de las inundaciones.

Los suelos de tierra firme o de planicie amazónica disectada, son importantes en cuanto a la gran extensión que ocupan en el departamento, aun cuando presentan limitantes para su uso respecto a su fertilidad por los procesos erosivos y de degradación que presentan por la actividad antrópica. Igualmente algunos de estos suelos presentan limitantes físicos a 30, 60 o 100 cm de profundidad, bien por la presencia de gravilla petroférica o arcillas abigarradas.

Las opciones que se vienen proponiendo como alternativa de producción en las áreas de tierra firme son Sistemas Agroforestales con la implementación de agricultura orgánica que permita la recuperación del suelo y la sostenibilidad de los mismos, no con pretensiones de gran producción ni productividad, sino de manejo adecuado de los recursos.

Los grandes paisajes fisiográficos objeto del presente proyecto son la Llanura Aluvial de inundación de ríos andinos que ocupa cerca del 13.8 % del paisaje del departamento en las riberas de los ríos Guayabero y Guaviare; la superficie sedimentaria amazónica que ocupa cerca del 50.46% del área y las mesetas y colinas con cerca del 2.42%, estas últimas corresponden a las llamadas tierra firme (Murcia, 2003). Las vegas o llanuras aluviales son suelos cuyo material de origen son sedimentos transportados por los ríos y por lo general contienen apreciable cantidad de minerales alterables, mientras que los suelos de tierra firme se caracterizan por ser de baja fertilidad y por contenidos altos de aluminio, son suelos con una importante susceptibilidad a sufrir procesos de erosión y degradación por compactación superficial (Murcia, 2003).

Los sistemas de producción en la Amazonia Norte.

En el departamento del Guaviare, de acuerdo con los datos estadísticos Guaviare (2006), la población es de 136.980 habitantes, de este total, el municipio de San José del Guaviare capital del departamento, concentra la mayor parte de la población (51.25%) con la más alta actividad agropecuaria y densidad de infraestructura vial y social, en tanto que los municipios como Calamar y Miraflores respectivamente con el 15, 62% y 14, 38% de la población, disponen de los más bajos índices de participación en infraestructura y del producto económico legal departamental.

El territorio departamental sustraído del área de reserva forestal y las áreas protegidas presentan una ocupación e intervención producto de la colonización, originando un conflicto por el uso inadecuado de la oferta medio ambiental y la necesidad de resolver problemáticas por parte del Estado hacia sus ocupantes. El sistema de producción Colono-Campesina se caracteriza por la pérdida de la cobertura natural para el empleo del recurso suelo. De acuerdo con el estudio del Plan de Ordenamiento Territorial del departamento del Guaviare elaborado por el Instituto Sinchi (2000), entre 1986 y 1997 se presentó un incremento en 63.160 hectáreas en pastos, que corresponde a un incremento del área en un 168%, que se viene haciendo a expensas del área en bosque, teniendo en cuenta que el área en bosque para el mismo periodo disminuyó en 70.206 hectáreas, pudiéndose estimar una tasa de deforestación del orden de 7.600 hectáreas / año.

En el marco del proceso de ocupación e intervención, se han conformado en un promedio general, unidades productivas que oscilan entre 51 y 100 Has., que desarrollan procesos productivos dentro de las características de una economía de subsistencia con la siembra de cultivos colonizadores (maíz) orientados principalmente para el autoconsumo, con excedentes eventuales para la comercialización, principalmente en la vega de río.

La forma de capitalización y “mejora” de los predios, se orienta al establecimiento de praderas (valorización del predio) y obtención de semovientes, aduciendo que es la única producción legal que permite rentabilidad; manteniendo en su predio elementos de Pancoger (para autoconsumo) y especies menores (cerdos, gallinas y otros).

Sumado a este fenómeno los fenómenos climáticos más influyentes de los ecosistemas amazónicos como son la precipitación pluvial (intensidad y distribución) y la evapotranspiración; esta última por la existencia de enormes espejos de agua y por la vigorosa masa vegetal transpirante, solo permiten perspectivas de conservación, manejo, uso sostenible de productos y servicios de coberturas boscosas y sistemas sostenibles de agricultura de larga duración (Sinchi, 2000).

Ante este panorama, es cada vez más urgente e importante, reforzar el conocimiento y valoración del ecosistema boscoso, y a partir de esto, desarrollar técnicas para obtener beneficios reales a partir de las condiciones del ecosistema natural, en las cuales los mayores aportes de los agricultores, la tierra y su mano de obra familiar, logren ser remunerados equitativamente. Este raciocinio ha generado en los entes de planificación regional durante la elaboración de los planes regionales de competitividad, planteen el desarrollo de programas integrales en los cuales se consideren la obtención de ingresos lícitos en el corto,

mediano y largo plazo. Estos programas involucran aspectos de seguridad alimentaria, cultivos multiestratos y manejo y utilización de la cobertura boscosa. Este desarrollo productivo integral actualmente se aplica principalmente en el aspecto de cultivar, transformar y comercializar especies nativas promisorias especialmente frutales, maderables y de producción agroindustrial.

En la región norte de la Amazonia colombiana, desde el punto de vista de la sostenibilidad económica, ambiental y social, se ha comenzado a desarrollar una de las estrategias que enfrente el proceso de deterioro ambiental y la presencia de los cultivos ilícitos, donde se consideran las coberturas boscosas como el más importante recurso productivo. Sobre el tema de conocimiento y valoración de la adaptación, el comportamiento y la producción de especies frutales amazónicas el Instituto Sinchi viene trabajando desde 1982 en colecciones de trabajo en la Estación Experimental El Trueno en el municipio de El Retorno, Guaviare donde se han logrado importantes avances en la investigación para las especies: Chontaduro, Copoazú, Arazá, Inchi, Anón amazónico, Borojó, Bacao y otras especies nativas. Estos frutales amazónicos han sido estudiados y caracterizados morfoagronómica y bromatológicamente, teniendo en cuenta que ofrecen alternativas importantes de producción y manejo de poscosecha, para abordar mercados locales y regionales.

Este conocimiento relacionado con el proceso de domesticación de especies vegetales, ha sido determinante para acelerar los procesos de evolución e implementación de las especies en cultivos más intensivos y la distribución más amplia a través del desarrollo continuo y participativo orientado al mercado. Este desarrollo de la investigación se ha concretado a partir de las colectas sistemáticas de aquellas especies promisorias en la Amazonía colombiana que son priorizadas, y establecidas en condiciones de campo en la Estación Experimental “El Trueno”, para su control, manejo, seguimiento y evaluación.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Murcia. U. 2003. Análisis de los procesos de deforestación y parkerización en las zonas de colonización de la Amazonia Colombiana, estudio de caso departamento del Guaviare. Universidad javeriana. Bogotá. 95 p.



2. Composición y uso potencial de comunidades microbianas asociadas a la rizósfera de frutales promisorios en la Amazonia colombiana

Cardona, G.I¹., Peña-Venegas, C.P¹.,
Ramirez, M¹. C.& Torres, M¹.

¹Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi

Colombia es reconocido como uno de los países megadiversos del mundo, gracias a su diversidad geográfica y de ecosistemas, dentro de los que se incluye el 6,8% de la cuenca alta del Amazonas (477.274 km²). La gran riqueza biótica de la Amazonia contrasta con sus suelos muy evolucionados y de baja fertilidad. Se considera que el 70% de los suelos de la Amazonia son químicamente pobres, siendo la hojarasca la principal fuente que aporta nutrientes al suelo. Así, la fertilidad de los suelos depende casi exclusivamente del eficiente reciclaje y transformación que realizan los microorganismos de la materia orgánica (Peña – Venegas & Cardona 2010). Los suelos amazónicos son además ácidos, lo que limita la capacidad de retención de cationes importantes, facilitando la fijación de altas concentraciones de aluminio y hierro, tóxicas para algunos cultivos. El clima de la región tiende a lixiviar rápidamente los nutrientes que no son absorbidos por las plantas o fijados en las arcillas, disminuyendo así su disponibilidad (Malagón 2003). Sin una cobertura vegetal permanente, los suelos son físicamente sensibles a la degradación y la erosión.

Esta condición particular de los suelos exige su manejo especial cuando se reemplaza su condición forestal natural por una actividad productiva. Una de las actividades productivas en la región amazónica colombiana es el cultivo de frutales nativos como el arazá (*Eugenia stipitata*), la cocona (*Solanum sessiliflorum*), la canangucha (*Bactris gasipaes*) y el copoazu (*Theobroma grandiflorum*), o de frutales regionales con características particulares como la carambola (*Averrhoa carambola*) y la piña (*Ananas comosus*). Dada la limitada fertilidad de los suelos amazónicos, la producción de estos frutales debe establecerse en parcelas

agroforestales los cuales constituyen asociaciones diversas de árboles, arbustos y cultivos. Los sistemas agroforestales están orientados a mantener una producción permanente y sostenible a través del tiempo de todos los recursos que conforman el sistema (Montagnini 1992). El mantenimiento de una cobertura diversa y permanente permite un aporte continuo de hojarasca al suelo, lo que asegura los ciclos de degradación y producción de nutrientes, protege el suelo de la erosión, asegura el suministro de agua y disminuye el riesgo de compactación manteniendo una porosidad adecuada del suelo.

La producción en la Amazonia no solo se ve limitada por las condiciones naturales de sus suelos, sino que además tiene altos costos de producción y transporte dado el aislamiento de la Amazonia de las demás regiones del país, lo que lleva a que los productos de producción local deban buscar nichos específicos de mercado. En el caso particular de los frutales amazónicos, se busca poder garantizar unas condiciones de producción que permita su ingreso en las cadenas de productos orgánicos, lo cual implica el monitoreo del impacto de las intervenciones agrícolas en la calidad de los suelos y la innovación de procesos de producción agrícola orgánica de bajo costo.

Los suelos amazónicos cuentan con una mayor diversidad de microorganismos que la que representa la flora y la fauna de la región (Peña-Venegas & Cardona 2007, Borneman & Triplett 1997). Algunos de estos intervienen directamente en los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo y microelementos, y en la producción de metabolitos secundarios capaces de estimular el crecimiento de las plantas (Rubini *et al.* 2005). Las variaciones microbiológicas en el suelo y cómo estas afectan la disponibilidad de nutrientes, no han sido plenamente estudiadas ni entendidas, a pesar de ser un factor importante en la sostenibilidad del agroecosistema. Tampoco es claro el potencial que los microorganismos nativos pueden tener para el desarrollo de alternativas de biofertilización orgánica.

Este capítulo analiza la abundancia de bacterias diazótrofes, actinomicetes y hongos formadores de micorriza arbuscular (HMA) en suelos de vega del río y tierra firme del departamento del Guaviare para la producción de arazá y cocona en sistemas agroforestales. Adicionalmente, se exploró el potencial de los actinomicetes y bacterias diazótrofes en la producción de compuestos indólicos tipo AIA (ácido indol acético) como promotores de crecimiento vegetal y su capacidad fijadora de nitrógenos con el fin de evaluar el potencial de uso de estos microorganismos nativos en la producción orgánica de frutales amazónicos y el desarrollo de biofertilizantes para la región.

Para ello se seleccionaron parcelas agroforestales establecidas en el

departamento de Guaviare con tres ecotipos de arazá y tres de cocona en dos unidades fisiográficas diferentes: Vega de río y Tierra firme.

Caracterización de los suelos de vega de río y tierra firme de la zona de estudio

Las características fisicoquímicas de los suelos de la zona de estudio se resumen en la tabla 1. Los suelos corresponden a suelos de textura franco a arcillosa, con una diferencia significativa en el pH entre los suelos de tierra firme y los suelos de vega de río, siendo estos últimos menos ácidos. A pesar de la alta acidez de los suelos de tierra firme, estos poseen mayor porcentaje de carbono orgánico, mayor disponibilidad de nitrógeno y mejor capacidad de intercambio catiónico que los suelos de vega. Por otra parte, los suelos de vega de río poseen mayores concentraciones de bases, elementos menores y fósforo que los suelos de tierra firme (Véase tabla 1).

Estas diferencias en los dos tipos de unidades fisiográficas estudiadas generan a su vez diferencias en la composición microbiana de los suelos que pueden incidir en una mayor o menor eficiencia de los procesos de descomposición y mineralización en el suelo, generando posiblemente diferencias en la productividad de los frutales evaluados.

A continuación se relacionan las características de las poblaciones microbiológicas evaluadas y su papel en los ciclos de mineralización en el suelo, que ayudarán a entender los resultados que más adelante se presentan.

Comunidades microbianas estudiadas

Bacterias diazótroficas: La principal fuente de nitrógeno en el suelo es la materia orgánica. Sin embargo, el principal reservorio de nitrógeno en el planeta Tierra lo constituye el nitrógeno atmosférico, cuya utilización es restringida a ciertos microorganismos. Se denominan bacterias diazótroficas a aquellas poblaciones bacterianas capaces de fijar nitrógeno atmosférico sin establecer una asociación simbiótica. La fijación biológica de nitrógeno, consiste en la reducción de N_2 al ion amonio (NH_4^+), proceso catalizado por la enzima nitrogenasa (Sylvia *et al.*, 2005, Campbell 1987, Atlas & Bartha 2002). La fijación biológica de nitrógeno es el segundo proceso biológico más importante en la tierra después de la fotosíntesis (Sylvia *et al.* 2005, Atlas & Bartha 2002). El amonio producto de la fijación puede ser asimilado por diferentes grupos de organismos, entre ellos

Tabla 1. Análisis físico-químicos de suelos de Guaviare realizado por el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC)

Muestra	Textura	pH	Al	S.A.I %	% CO	% NT	CIC	BT	% SB	Elementos menores (ppm)					P
										Mn	Fe	Zn	Cu	B	
Co.VR.	FArL	5,9			0,88	0,05	7,5	6,3	52,9	22,6	84,1	0,80	6,1	ND	47,6
Ara.VR.	FArL	5,8	0,17	3,1	0,50	0,07	7,7	5,3	69,2	27,9	119	0,94	5,9	0,95	47,6
Co.TF.	Ar	3,8	8,0	89,8	2,0	0,21	24,7	0,90	3,6	5,8	55,1	0,16	6,35	0,12	3,1
Ara.TF.	Ar	3,9	8,5	91,3	1,8	0,18	21,9	0,81	3,7	3,5	65,8	0,10	0,39	0,87	4,8

Muestras: CoVR: Cocona en vega de río; AraVR: Araza en vega de río; CoTF: Cocona en tierra firme; AraTF: Arazá en tierra firme. **Análisis:** Textura (Bouyoucos); pH (1:1 agua); Aluminio (Al): meq /100 g; SAI: Saturación de ácido intercambiable (KCl); CO: Carbono orgánico (Walkley-Black); NT: Nitrógeno total; CIC: Capacidad de intercambio catiónico (Acetato de amonio); BT: Bases Totales (Acetato de amonio); SB: Saturación de Bases; P: Fósforo disponible en ppm (Bray II)-

las plantas, constituyendo una fuente alterna de nitrógeno al suelo fuera de la materia orgánica.

Los bacterias fijadoras de nitrógeno, pueden ser aerobias como *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Derxia*, *Azoarcus*, *Pseudomonas*, *Gluconacetobacter*; anaerobias facultativas como *Bacillus*, *Enterobacter*, *Citrobacter*, *Klebsiella*, *Escherichia*; microaerófilas como *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Acidothiobacillus*, *Burkholderia*, *Aquaspirillum*, o anaerobias estrictas como *Clostridium* y *Desulfovibrio* (Paul & Clark 1989).

Las altas concentraciones de oxígeno afectan el proceso de fijación, por lo que algunas bacterias en presencia de altas concentraciones de O₂ inhiben el proceso (Sylvia *et al.* 2005, Atlas & Bartha 2002). El pH es otro factor que puede afectar el crecimiento de algunas bacterias fijadoras, siendo favorables los pH cercanos al neutro para una fijación más efectiva; sin embargo, el desempeño de las cepas a diferentes valores de pH dependerá de las condiciones naturales de los suelos de donde la cepa es nativa. Dado el alto costo energético de la fijación biológica de nitrógeno para la bacteria, este mecanismo es activado con mayor eficiencia en suelos con disponibilidad limitada de nitrógeno.

La fijación de nitrógeno se puede evaluar por varios métodos, algunos indirectos como el análisis de reducción del acetileno (H-C≡C-H). Esta molécula es estructuralmente homóloga a la de nitrógeno atmosférico (N≡N), al poseer un triple enlace que hace que la nitrogenasa lo reconozca también como sustrato, rompiendo el triple enlace y produciendo etileno gaseoso que se puede cuantificar mediante cromatografía de gases (Sylvia *et al.* 2005).

Además de la fijación de nitrógeno, se ha evidenciado que algunas bacterias diazótroficas también son capaces de producir reguladores de crecimiento como el ácido indol 3-acético (AIA), una auxina que favorece el crecimiento vegetal y la obtención de nutrientes. Dentro de los microorganismos que producen auxinas están *Gluconacetobacter diazotrophicus*, *Azospirillum* sp., *Herbaspirillum* sp. y *Azotobacter* sp. (Rojas *et al.* 2009, Perrig *et al.* 2005, Soberón *et al.* 2005).

Actinomicetes: Los actinomicetes son bacterias Gram positivas que producen filamentos delgados ramificados y desarrollan un micelio. Los filamentos producidos por estos microorganismos son generalmente largos, pero pueden presentarse filamentos cortos o fragmentados en unidades pequeñas. En este estado los fragmentos se denominan conidios. Su reproducción se da gracias a la producción de estas estructuras, organizadas de manera individual, en parejas o en cadenas (Dworking *et al.* 2006).

Entre los microorganismos del suelo, los actinomicetes son uno de los grupos de bacterias más abundantes (90%). Tienen metabolismo complejo caracterizado por la capacidad de secretar un amplio rango de enzimas lo cual les permite descomponer materia orgánica de baja labilidad conformada por polímeros complejos como lignina, lignocelulosa y quitina. Su ciclo de vida les permite colonizar y permanecer viables en diferentes ambientes gracias a la producción de esporas. A nivel del suelo, además de facilitar la descomposición de moléculas recalcitrantes, pueden desempeñar un papel importante en la degradación de agroquímicos (Williams *et al.* 1984). Además de su papel en la descomposición de la materia orgánica, los actinomicetes tienen también la capacidad de producir antibióticos (Heuer *et al.* 1997), desempeñando un papel regulador de poblaciones fitopatógenas en el suelo.

Además de las variadas aplicaciones industriales de los actinomicetes, se ha generado interés en las transformaciones que estos microorganismos llevan a cabo en el suelo. Su importancia en los ciclos biogeoquímicos, además de llevar a cabo ciclaje de nutrientes, que junto con su capacidad de producir sustancias estimulan el desarrollo vegetal y demuestran el potencial que tienen como promotores de crecimiento de las plantas (Hamdali *et al.* 2008a).

Adicionalmente, son un grupo resistente a las condiciones adversas y se adhieren fuertemente a las partículas de suelo, lo que les permite establecer una íntima asociación con las plantas (Goodfellow & Williams 1983).

Algunos géneros tienen la capacidad de fijar nitrógeno al igual que lo hacen las bacterias diazótrofes (Zaitlin *et al.* 2004). Varios estudios han confirmado el efecto benéfico de los actinomicetes en el desarrollo vegetal, identificando el potencial de ciertas cepas para excretar quitinasas (Hamdali *et al.* 2008b) y reguladores del crecimiento como el ácido indol acético (Hamdali *et al.* 2008a) y sideróforos (Hamdali *et al.* 2008b) entre otros.

Hongos formadores de micorrizas arbusculares: Se denomina así al grupo de hongos capaces de establecer simbiosis obligadas con las plantas formando estructuras de intercambio denominadas arbusculos. Las micorrizas, que colonizan el interior de las raíces de las plantas facilitan la absorción de nutrientes por la planta, en particular, de nutrientes como el fósforo. También aumentan la tolerancia a las condiciones de estrés por sequía y toxicidad por metales, y la resistencia a patógenos radicales al competir con ellos por la colonización de la superficie de la raíz de la planta. En consecuencia, la micorriza es una de las adaptaciones planta-microorganismo más sobresalientes para desenvolverse adecuadamente en el ambiente edáfico (Smith & Gianinazzi-Pearson 1988).

Además de la micorriza como tal, el hongo extiende desde la raíz una red de micelio que le permite explorar con mayor eficiencia el suelo, que lo que puede hacer la raíz de la planta sin la simbiosis, accediendo a fuentes de nutrientes escasas o distantes a la rizosfera de la planta. El micelio además segrega una proteína denominada glomalina la cual desempeña un papel importante en la formación de agregados en el suelo, construyendo una estructura de macroporos que permite la penetración de agua y aire, mejorando la estructura del suelo (Rilling *et al.* 1999) y previniendo la erosión. Además del micelio extracelular, algunos hongos formadores de micorrizas arbusculares producen esporas que sirven como propágulos reproductivos en el suelo. La colonización de nuevas plantas puede hacerse mediante estas esporas o por medio de la red de micelio, conectando varias plantas a la vez en el sistema, teniendo un efecto a nivel de comunidad vegetal.

Uno de los papeles más importantes que desempeñan las micorrizas en los suelos es la movilidad del fósforo hacia la planta (Smith *et al.* 2003). El fósforo es un elemento esencial en todos los sistemas vivos. Forma parte de moléculas de importancia como los ácidos nucleicos, fosfolípidos, los azúcares fosfatados y de la molécula de ATP, indispensable para todos los procesos energéticos de las células. Sin embargo, el fósforo no es un elemento abundante en la ecósfera y a menudo llega a ser limitante (Schlesinger 1997).

Algunos factores que pueden afectar el establecimiento de la simbiosis son la acidez, la textura, el contenido de materia orgánica y la concentración de fósforo (Janos 1983, Sieverding 1984), siendo los pH neutros y las bajas concentraciones de fósforo en el suelo favorables para el establecimiento de la simbiosis (Sieverding 1984). Dado que estos hongos son aerobios, texturas arcillosas o una alta compactación de los suelos pueden promover ambientes anóxicos que pueden afectar la simbiosis y la viabilidad de los propágulos (Lanson & Allen 1986).

Estimación de la abundancia de bacterias diazótrofes, actinomicetes y hongos formadores de micorrizas arbusculares en las zonas de estudio

Los resultados de abundancia de las poblaciones microbiológicas estudiadas se resumen en la figura 1.

Se encuentra mayor abundancia de bacterias diazótrofes microaerófilas y de hongos formadores de micorrizas arbusculares en suelos de tierra firme ($P < 0,0001$) que en vega del río, siendo las poblaciones hasta 3 veces más abundantes en tierra firme. Estas diferencias están dadas por variaciones en la composición físico química de los suelos y no por el tipo de frutales asociados

($p = 0,6118$) (Torres, 2010). Para el caso de los actinomicetes, no se encuentran diferencias significativas en sus abundancias entre tipos de suelo o frutal cultivado ($p > 0.05$) (Ramirez 2010).

Tanto las bacterias diazótrofes microaerófilas como los hongos formadores de micorrizas arbusculares establecen relaciones íntimas con las raíces de las plantas hospederas en los suelos donde se encuentran, desempeñando un papel importante en la nutrición de las plantas. Una mayor abundancia de bacterias diazótrofes microaerófilas en suelos de tierra firme con un porcentaje de nitrógeno total mayor en el suelo, puede explicarse a partir del tipo de materia orgánica presente, la cual puede estar constituido por moléculas complejas que incluyen nitrógeno, pero el cual no está disponible para su uso. De allí que las bacterias diazótrofes deban activar su mecanismo de fijación para proveerse el nitrógeno que requieren, y de esta manera transformarlo a una forma asimilable para las plantas.

Por otra parte, tanto las poblaciones de bacterias diazótrofes como las poblaciones de hongos formadores de micorrizas arbusculares muestran ser muy sensibles a períodos de anoxia prolongados (aun para las bacterias diazótrofes microaerófilas) durante los períodos de inundación que experimenta la vega de río, lo que explicaría su mayor abundancia en suelos que no se someten a inundaciones periódicas. Para las poblaciones de hongos micorriza arbuscular, los períodos de inundación pueden ser un disturbio físico que rompe la red de micelio establecida en el suelo, por lo que en los períodos de sequía el hongo debe invertir energía en restablecerla, limitando así la producción de esporas.

Por otra parte, los actinomicetes no están íntimamente relacionados con las raíces de las plantas y poseen estructuras de resistencia (esporas) que les permiten su fácil dispersión y colonización de nuevos ambientes cuando las condiciones son óptimas. Su abundancia depende más del tipo de materia orgánica presente en el suelo. Los actinomicetes pueden estar degradando materia orgánica compleja y recalcitrante en los dos tipos de suelos estudiados, en el cual otros microorganismos no pueden degradar. Nótese que la cantidad de carbono orgánico en el suelo no tiene relación directa con la abundancia de este grupo microbiano, como si lo puede tener la calidad de la materia orgánica. Podríamos inferir que en los dos tipos de suelos estudiados existen fracciones de materia orgánica compleja tipo humus, lignina o de estructuras aromáticas que son la fuente principal y exclusiva de carbono para las poblaciones de actinomicetes presentes en el suelo, no compitiendo con otros microorganismos por ellas, los que les permite mantener poblaciones abundantes cuando las fuentes de carbono recalcitrantes son igualmente abundantes.

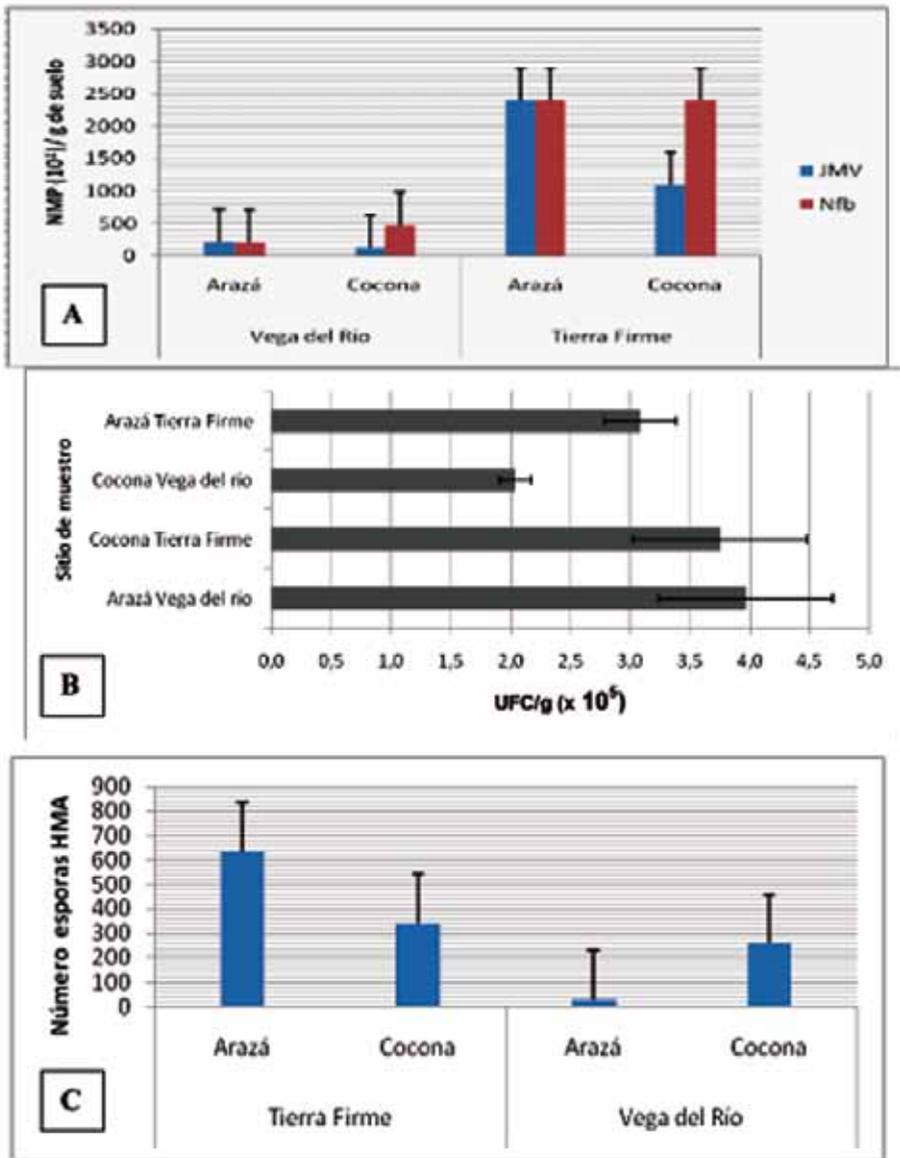


Figura 1. Recuentos de la abundancia de A. Bacterias diazótroficas microaerófilas; B. Actinomicetos; y C. Esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares, en suelos de tierra firme y vega del río del departamento del Guaviare con cultivos de arazá y cocona en sistemas agroforestales.

Abreviaturas: JMV y Nfb: Medios semisólidos usados para el aislamiento de las bacterias diazótroficas microaerófilas. NMP: Recuentos realizados por la técnica de número mas probable. UFC: Recuentos realizados en placas de agar por el conteo de unidades formadores de colonia. HMA: Hongos formadores de micorrizas arbusculares.

Las correlaciones y análisis por componentes de las abundancias de las poblaciones microbianas con las diferentes variables fisicoquímicas del suelo, muestran que algunas de estas variables afectan en mayor medida las poblaciones. La abundancia de bacterias diazótrofias microaerófilas está altamente corelacionada con las concentraciones de aluminio, el carbono orgánico total, y el potasio (Torres 2010), mostrando ser poblaciones adaptadas a suelos muy ácidos con saturaciones altas de aluminio, pero que requieren de suministro de materia orgánica para la obtención de otros macroelementos, de los cuales no pueden proveer por los mecanismos de fijación biológica, como lo son el fósforo y el potasio.

En el caso de los actinomicetes, la abundancia de este grupo microbiano se relaciona estrechamente con concentraciones de aluminio, la disponibilidad de materia orgánica como fuente de carbono, nitrógeno, potasio y microelementos (Ramírez, 2010), siendo una población adaptada a la alta acidez del suelo pero dependiente de la disponibilidad de materia orgánica para suplir sus necesidades nutricionales. El análisis por componentes principales muestra que este grupo no se ve limitado por la textura del suelo, pudiendo mantener poblaciones abundantes tanto en suelos franco como arcillosos.

Finalmente, la abundancia de micorrizas presentó correlación positiva con la cantidad de carbono orgánico total y la cantidad de aluminio (Torres, 2010), lo que demuestra su adaptación a suelos ácidos y la necesidad de materia orgánica para suplir sus requerimientos de macro y microelementos. La textura tampoco mostró afectar la abundancia de esporas en el suelo.

En general, se puede concluir que los grupos microbianos nativos están bien establecidos en estos suelos ácidos a pesar de sus limitaciones nutricionales. Sin embargo, la necesidad de los grupos de una fuente permanente de materia orgánica para mantener sus poblaciones, condiciona el éxito que pueda tener el establecimiento de los frutales amazónicos en sistemas agroforestales frente a un monocultivo. Por otra parte, dado el buen establecimiento de las poblaciones microbianas en el suelo, se esperaría encontrar cepas con buen desempeño como promotoras de crecimiento o fijadoras de nitrógeno bajo estas condiciones ambientales.

Estimación de la diversidad de la comunidad microbiana del suelo en las zonas de estudio con énfasis en las poblaciones de bacterias diazótrofes, actinomicetes y micorrizas arbusculares

Para poder hablar en términos de diversidad de las poblaciones microbianas, es necesario tener en cuenta los análisis moleculares, ya que las metodologías de aislamiento y recuento en placa con medios de cultivo selectivos, recuperan solo una pequeña parte de la comunidad cultivable (Cardona, 2004). Igualmente, la mayor parte de las bacterias presentan diferentes morfologías de colonia, por lo que es difícil determinar diversidad por el conteo de morfologías diferentes en una muestra (McCaig, *et al.* 2001; citado por Ramírez, 2010).

Los perfiles de DGGE obtenidos en este estudio agruparon las muestras en tres clusters principales donde la similitud entre ellas fue baja lo que indica que la variabilidad genética es bastante alta (figura 2).

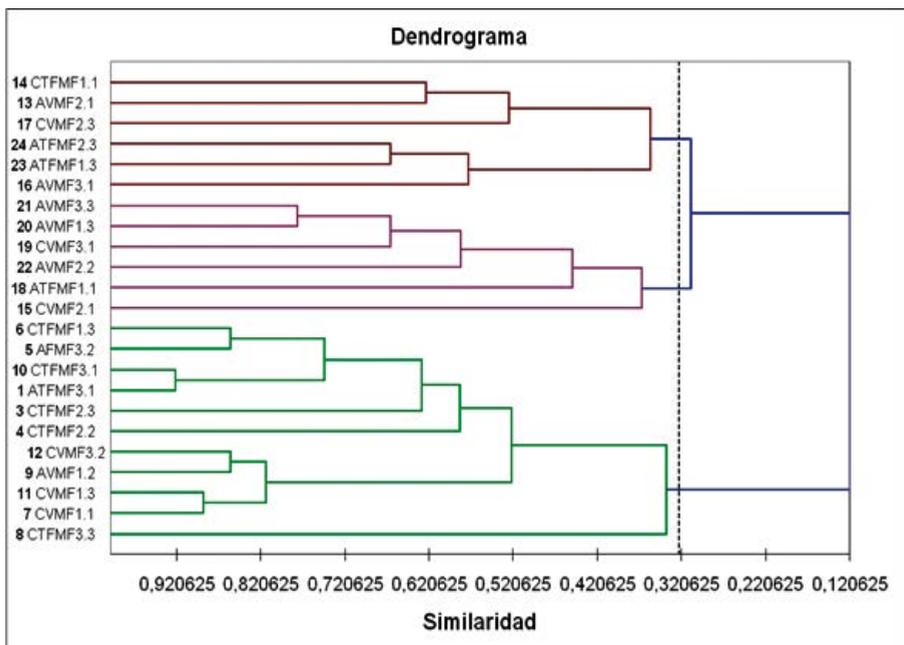


Figura 2. Dendrograma de los perfiles de DGGE para comunidades bacterianas
Abreviaturas: A: Arazá; C: Cocona; V: Várzea; TF: Tierra Firme; MF: Morfotipo.

Se observaron 32 bandas polimórficas, con lo que se puede inferir que pueden existir alrededor de 32 poblaciones bacterianas incluyendo a las poblaciones de bacterias diazótroficas y actinomicetes. De igual manera, se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) para los índices de diversidad de Shannon, Simpson y Margalef, entre los tipos de suelo, pero no entre cultivos, siendo los suelos en vega del río los que reportaron una mayor riqueza y diversidad. Una menor acidez en el suelo combinada con un suministro continuo de materia orgánica dada por las frecuentes inundaciones al año que ocurren en estos suelos hace que se presente una rotación de los nutrientes y al mismo tiempo de microorganismos, permitiendo su diversificación.

Con el fin de estimar la diversidad de la fracción cultivable de bacterias diazótroficas y actinomicetes en términos de morfotipos y evaluar la capacidad metabólica en procesos como la fijación de nitrógeno y la producción de metabolitos que estimulan el crecimiento de las plantas, se utilizó el medio sólido Nfb para bacterias diazótroficas, y el medio Agar Almidón Sales Inorgánicas (AASI) para actinomicetes.

Los aislamientos en medio Nfb sólido de bacterias diazótroficas microaerófilas permitieron recuperar 11 morfotipos diferentes, con características macro y microscópicas compatibles con el género *Azotobacter* sp. (Torres, 2010). Para el caso de actinomicetes, se recuperaron 14 morfotipos de los cuales el 71,5% se asociaron al género *Streptomyces* sp. y el 28,5% a géneros posiblemente pertenecientes a la familia de *Nocardioforme* (Ramírez, 2010). En cuanto a los hongos formadores de micorrizas arbusculares se recuperó un mayor número de esporas morfológicamente diferentes de tierra firme, recuperando en total 15 morfotipos. El género *Glomus* sp., fue el de mayor ocurrencia con un 53% del total de géneros reportados (Torres, 2010), siendo esta una característica constante en suelos amazónicos (Peña-Venegas, 2010).

Se puede concluir que la diversidad de miembros de la comunidad cultivable de bacterias diazótroficas y actinomicetes es baja en suelos de tierra firme, a pesar de provenir de una cobertura heterogénea como lo es un sistema agroforestal. Dentro de las comunidades microbianas existen géneros dominantes, siendo los de mayor frecuencia de recuperación en los medios de cultivo utilizados, enmascarando a otros géneros que aunque están presentes, son menos competitivos y/o eficientes para aprovechar los nutrientes suministrados por los medios de cultivos selectivos. Adicionalmente, vale la pena resaltar las ventajas para estudios de diversidad que ofrecen las técnicas moleculares sobre las metodologías tradicionales de recuento en placa, debido a que estas son capaces de detectar tanto la fracción cultivable y no cultivable de las comunidades microbianas, reflejando de manera más fiel la composición de las comunidades microbianas en ambientes naturales.

Potencial de los grupos microbianos para su uso en la promoción de una agricultura orgánica para el cultivo de arazá y cocona en el departamento del Guaviare

A partir de los aislamientos obtenidos de bacterias diazótrofes (tabla 2) y actinomicetes, se seleccionaron los morfotipos con mayor frecuencia de aparición para determinar su capacidad de fijación biológica de nitrógeno.

Las concentraciones de etileno producido por las bacterias diazótrofes presentaron diferencias importantes. De los 11 aislamientos evaluados, tres cepas aisladas de suelos de tierra firme evidenciaron la mayor actividad enzimática (figura 3), sin embargo, los valores reportados fueron en todos los casos inferiores al reportado por el control del banco de cepas de bacterias diazótrofes del Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi (Torres, 2010).

Tabla 2. Procedencia de los morfotipos de bacterias diazótrofes aislados y usados en los ensayos de reducción de acetileno (ARA)

MORFOTIPO	Tierra Firme		Várzea	
	Arazá	Cocona	Arazá	Cocona
1	x	x	x	x
2	x	x	x	x
3	x			x
4	x			
5	x	x		
6	x			
7	x			
8		x		
9		x		
10			x	
11				x

X: Morfotipo presente en esta rizosfera.

El hecho que las cepas de bacterias diazótrofes con mayor capacidad fijadora se hayan recuperado a partir de suelos con porcentajes de nitrógeno total más alto, confirma que el nitrógeno presente no se encuentra disponible en el medio para los microorganismos y las plantas, por lo que los grupos de bacterias diazótrofes con mecanismos altamente eficientes, como la fijación biológica de

nitrógeno son las que mejor han podido establecerse en estos suelos. Aun cuando las cepas de tierra firme evaluadas pueden fijar una cantidad considerable de nitrógeno desempeñando un papel importante en el aporte de una fuente adicional de este elemento al sistema, los valores indican que estas cepas no son lo suficientemente buenas como para su uso en procesos de bioprospección o desarrollo de biofertilizantes para la región.

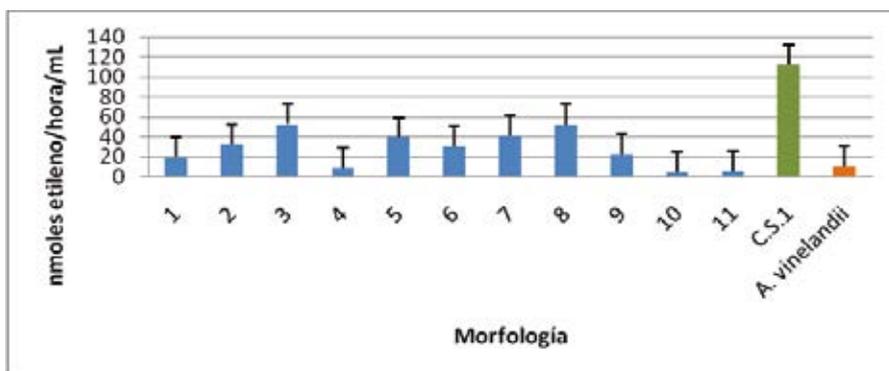


Figura 3. Producción de etileno mediante el ensayo de reducción del acetileno (ARA) por aislamientos de bacterias diazótroficas de rizosferas de arazá y cocona en sistemas agroforestales de Guaviare

En cuanto a las cepas de actinomicetes, se recuperaron 108 morfotipos de la rizosfera de arazá y 73 de la rizosfera de cocona. Los morfotipos mas representativos en las dos especies de frutales correspondieron a los morfotipos 5, 13, 14, 19, 33, 41, 42, 49, 57, 64, 67, 75, 82 y 89. De este grupo, 8 de las cepas mostraron reducción de acetileno a etileno a la hora 48 de incubación (Figura 4), con valores muy superiores a la cepa de referencia (Ramírez, 2010).

La ventaja de los actinomicetes en la fijación de nitrógeno es que efectivamente no solo no utilizan las fuentes más lábiles de carbono disponibles en el sistema que otros organismos requieren, sino que tampoco compiten por las fuentes de nitrógeno con otros organismos, siendo poblaciones que deben ser mantenidas y promovidas en los suelos de los cultivos de interés. Adicionalmente, poblaciones abundantes de actinomicetes pueden desempeñar un papel de regulación de las poblaciones de microorganismos patógenos en el suelo, asegurando así una menor incidencia de enfermedades y una disminución en los costos de mantenimiento en los cultivos (Farfán & Gutiérrez, 2009, Crawford *et al.* 1993). Sin embargo, es necesario realizar pruebas adicionales con estos aislamientos antes de promoverlos como potenciales biofertilizantes debido a su alta capacidad para secretar antibióticos al medio, pudiendo ejercer efectos antagónicos sobre poblaciones benéficas del suelo.

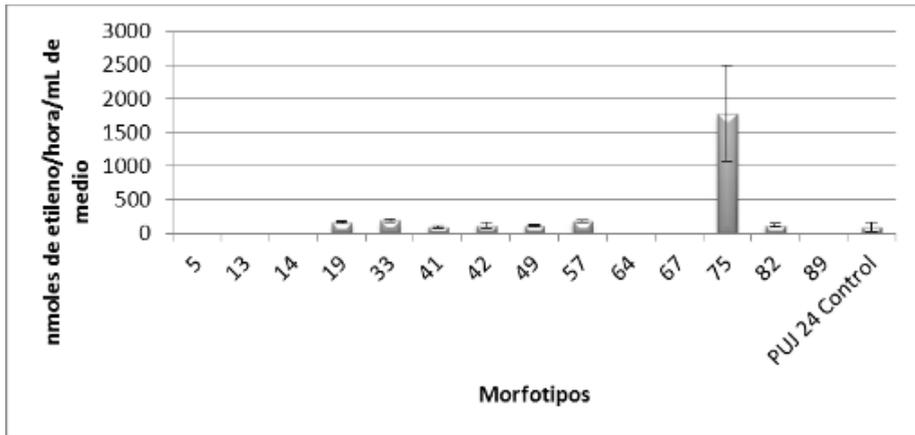


Figura 4. Producción de etileno mediante el ensayo de reducción del acetileno (ARA) por actinomicetes aislados de rizósfera de arazá y cocona en sistemas agroforestales.

En cuanto a la producción de AIA entre bacterias diazótrofes microaerófilas, se observaron diferencias entre los aislamientos, siendo las cepas provenientes de suelos de tierra firme los que reportaron mayor actividad (figura 5).

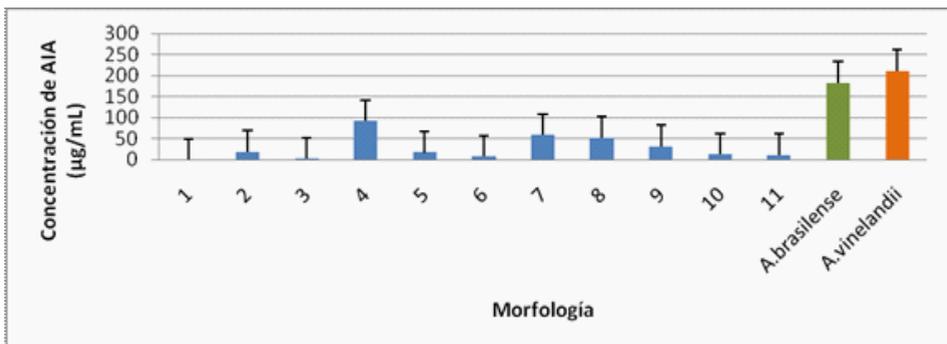


Figura 5. Producción de la auxina Ácido Indol Acético (AIA) por los morfotipos de bacterias diazótrofes provenientes de rizosferas de arazá y cocona

Sin embargo, estos valores fueron bajos si se comparan con los de las cepas de referencia utilizadas (Torres, 2010). Además de presentar mayor actividad respecto a la producción de la nitrogenasa, las cepas recuperadas de suelos de tierra firme presentan mayor producción de AIA, reafirmando la necesidad de los microorganismos de presentar actividades metabólicas altas en condiciones limitantes. Sin embargo, estos aislamientos, a pesar de no superar los valores de las cepas de referencia utilizadas, si secretan este metabolito al medio en concentraciones aceptables, lo que les permite ser promovidos como rizobacterias

promotoras de crecimiento vegetal en programas de desarrollo sostenible en la región.

Los resultados indican que el mayor potencial de microorganismos fijadores de nitrógeno y promotores del crecimiento vegetal se encuentra en suelos con características limitantes como son los suelos de tierra firme. Las condiciones limitantes de estos suelos hacen que los microorganismos allí presentes desarrollen estrategias de supervivencia, encontrando nuevos nichos que no compiten con grupos de microorganismos saprófitos y que promueven la selección de cepas con características importantes para el desarrollo de alternativas de producción orgánica de frutales para la región.

En el caso de las bacterias diazótroficas y actinomicetes con alta capacidad de fijación de nitrógeno atmosférico, se observó, que se trata de microorganismos capaces de colonizar nichos sin o con muy poco nitrógeno, proporcionando todo el nitrógeno que requieren vía fijación biológica, aumentando a la vez la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Aun cuando la producción de compuestos promotores del crecimiento vegetal, tipo auxinas, no ejerce un efecto directo sobre el crecimiento microbiano, la secreción de este metabolito por parte de estos microorganismos indica que a pesar de la limitación de nutrientes en el suelo, la germinación de semillas y crecimiento de los frutales se pueden ver favorecidos mostrando comportamientos iguales o superiores a cultivos establecidos en suelos fértiles.

Finalmente, se puede afirmar que el cultivo de frutales amazónicos en sistemas agroforestales y el manejo adecuado de sus suelos pueden ser herramientas claves para lograr la producción orgánica a partir del mantenimiento de un suministro de materia orgánica al sistema, la protección del suelo a la erosión, la promoción y mantenimiento de poblaciones microbiológicas nativas eficientes en la descomposición y mineralización de materia orgánica, el aporte biológico de fuentes adicionales de nitrógeno, la efectiva movilización de nutrientes hacia las plantas y la promoción de la germinación de semillas y el crecimiento vegetal. Un uso apropiado de estas poblaciones puede efectivamente asegurar una producción orgánica de los cultivos y reducir los costos de producción.

Es importante indicar que aun cuando se estigmatizan los suelos amazónicos como de baja productividad dada su baja fertilidad, esta premisa no es del todo cierta. Las interacciones suelo-microorganismos-planta, adecuadas y efectivas, pueden permitir una producción igual a la esperada en suelos fértiles. Por lo que el entendimiento de estas relaciones es la clave para una producción sostenible en la región amazónica.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Atlas R., Bartha R. 2002. Ecología microbiana y microbiología ambiental. 4a edición. Madrid, España. 677p.

Borneman J., Triplett E. 1997. Molecular Microbial Diversity in Soils from Eastern Amazonia: Evidence for Unusual Microorganisms and Microbial Population Shifts Associated with Deforestation. *Appl. Environ. Microbiol.* 63: 2647-2653.

Campbell R. 1987. Ecología microbiana. Editorial LIMUSA. Ciudad de México. 268p.

Cardona G.I. 2004. Evaluación de la diversidad de actinomicetos en suelos bajo tres coberturas vegetales en el sur del trapecio amazónico colombiano. Tesis de maestría. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. 175p.

Crawford D., Lynch J., Whipps J., Ousley M. 1993. Isolation and characterization of actinomycete antagonists of a fungal root pathogen. *Appl. Environ. Microbiol.* 59 (11): 3899-3905.

Dworking M., Stanley F., Rosenberg E., Schleifer K.H., Stackebrandt E. 2006. The Prokaryotes. A Handbook on the Biology of Bacteria. Tercera edición. Volume 6: Proteobacteria: Gamma Subclass. Springer. 1240 p.

Farfán D.M., Gutiérrez C. 2009. Determinación de la actividad quitinolítica de cepas nativas de actinomicetos y su efecto antagónico sobre microorganismos fitopatógenos. Trabajo de grado para optar por el título de microbiólogo industrial. Pontificia Universidad Javeriana. 154p.

Goodfellow M., Williams S.T. 1983. Ecology of actinomycetes. *Ann. Rev. Microbiol* 37: 189-216.

Hamdali H., Hafidi M., Virolle M.J., Ouhdouch Y. 2008. Rock phosphate-solubilizing Actinomycetes: screening for plant growth-promoting activities. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 24 (11): 2565-2575.

Hamdali, H.; Bouizgarne, B.; Hafidi, M.; Lebrihi, A.; Virolle, M.; Ouhdouch, Y. 2008b. Screening for rock phosphate solubilizing actinomycetes from Moroccan phosphate mines. *Applied soil ecology* 38: 12-19.

Heuer H., Krsek M., Baker P, Wellington K.S. 1997. Analysis of actinomycete communities by specific amplification of genes encoding 16S rRNA and gel-

electrophoretic separation in denaturing gradients. Applied and environmental microbiology: 3233-3241.

Janos D.P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England: 327-345.

Lanson, D.C., Allen M. F. 1986. The effects of soil texture on extraction of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal spores from arid sites. Mycologia 78:164-168.

Malagón D. 2003. Ensayo sobre tipología de suelos colombianos –Enfasis en génesis y aspectos ambientales-. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27 (104): 319-341.

McCaig A., Grayston S., Prosser J., Glover A. 2001. Impact of cultivation on characterization of species composition of soil bacterial communities. FEMS Microbiology Ecology 35: 37-48.

Montagnini F. 1992. Sistemas Agroforestales. Principios y Aplicaciones en los Trópicos. San José Costa Rica. 622 p.

Paul E.A., Clark F.E. 1989. Soil Microbiology and biochemistry. 2° edición. Academic Press. San Diego, California p:216-263.

Peña-Venegas C.P., Cardona G. I. 2010. Dinamica de los suelos amazonicos: Procesos de degradacion y alternativas para su recuperacion. Instituto Amazonico de Investigaciones Cientificas Sinchi. Bogotá D.C. p 47-82.

Peña-Venegas C.P. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in the Amazon region. In: Mycorrhiza: Occurrence in natural and restored environments. Nova publishers. p 75-86.

Peña-Venegas C. P., Cardona G. I. 2007. Diversidad microbiana en suelos de la region amazonica colombiana. En: balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la Amazonia colombiana. p. 69-76.

Perrig D., Masciarelli O., Cassan F.A., Luna M.V. 2005. Producción de fitohormonas promotoras de crecimiento radical en las cepas de *Azospirillum brasilense* mas utilizadas en la formulación de inoculantes en Argentina. In: Semana del Microbiólogo. Rio Cuarto.

Ramírez M. C. 2010. Comparación de la abundancia y diversidad de

actinomicetos en sistemas agroforestales con Arazá y Cocona bajo dos condiciones ecosistémicas en el departamento del Guaviare. Facultad de ciencias biológicas. Departamento de Microbiología. Carrera de microbiología industrial. Pontificia Universidad Javeriana. 50 p.

Rilling M., Wright S., Allen M., Field C. 1999. Rise in carbon dioxide changes soil structure. *Nature* 400: 628.

Rojas M.M., Rodríguez A.J., Trujillo I.D., Heydrich M. 2009. Relación de la fijación de nitrógeno y la producción de auxinas en cepas de *Gluconacetobacter diazotrophicus* procedentes de diferentes cultivos. *Rev. Colomb. Biotecnol.* 9 (1): 84-93.

Rubini M.R., Silva-Ribeiro R.T., Pomella A.W., Maki C.S., Araujo W.L., Dos Santos D.R., Azevedo J.L. 2005. Diversity of endophytic fungal community of cacao (*Theobroma cacao* L.) and biological control of *Crinipellis pernicioso*, causal agent of Witches' Broom Disease. *Int J Biol Sci.* 1(1):24-33.

Schlesinger W.H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change.* Academic Press. San Diego CA, USA. p. 383-389.

Sieverding E. 1984. Aspectos básicos de la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular (MVA). Primer curso nacional sobre micorrizas. Facultad de ciencias agropecuarias-Palmira. *Memorias:* 86-87.

Smith S.E., Gianinazzi-Pearson V. 1988. Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 221-244.

Smith S.E., Smith F.A., Jakobsen I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant physiology* 133: 16-20.

Soberón J.R., Quiroga E.N., Sampietro A.R., Vattuone M.A. Auxinas. Catedra de fitoquímica. Instituto de estudios Vegetales "Dr. A.R. Sarmiento". Facultad de bioquímica, química y farmacia. Universidad nacional de Tucumán. San Miguel de Tucumán. Argentina. En: [Http://www.biologia.edu.ar/plantas/reguladores_vegetales_2005/tipos_de_reguladores_vegetales.htm](http://www.biologia.edu.ar/plantas/reguladores_vegetales_2005/tipos_de_reguladores_vegetales.htm). Consultado el 27 de febrero de 2010.

Sylvia D., Fuhrmann J., Hartel P., Zuberer D. 2005. *Principles and applications of soil microbiology.* 2nd edition. Pearson/Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. p 295-345.

Torres M.A. 2010. Bacterias Diazótrofas Microaerófilas y Hongos de Micorriza Arbuscular asociados a sistemas agroforestales en dos unidades fisiográficas del departamento del Guaviare. Trabajo de grado para optar por el título de Microbiología Industrial. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. 50p.

Williams S.T., Lanning S., Wellington E.M.H. 1984. Ecology of actinomycetes In: The biology of the actinomycetes. M. Goodfellow, M. Mordarski and S.T. Williams (ed). Academic press. London, United Kingdom. p. 481-528.

Zaitlin B., Turkington K., Parkinson D., Calyton G. 2004. Effects on tillage and inorganic fertilisers on culturable soil actinomycete communities and inhibition of fungi by specific actinomycetes. Applied Soil Ecology 26: 53-62.



3. Identificación y caracterización de morfotipos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) en fincas de productores de la Amazonia Norte Colombiana.

Zapata J¹., Quintero, L¹., Vargas G¹., Barrera J.¹

¹Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Sinchi.

De acuerdo con Vargas *et al.* (2002), el arazá es un arbusto de hasta 6 m, con ramas subteretes, densamente marrón pubescentes, de hoja simples, opuestas con puntos traslucidos, elíptico-lanceoladas de 4-18 x 2.5-7.5 cm, ápice acuminado, base obtusa a redondeada, en ambas caras pubescentes; vena media plana o mas o menos emergente en la haz, venas secundarias de 7 a 15 pares, emergentes en el envés, la vena colectora indefinida. Inflorescencia en racimos reducidos de 4 a 7 flores, subsesiles, pedicelos de 8 a 14 mm de largo, estos y el hipanto densamente fulvo-pubescentes. Frutos en bayas globosas de 8 a 12 cm de diámetro, diminutamente puberulos, amarillos cuando maduran.

Hernández *et al.* (2007) nombraron características promisorias que poseen estos frutales como: adaptación a suelos ácidos y de muy baja fertilidad, como son los de la región Amazónica, precocidad y alta capacidad productiva, porte arbustivo lo que facilita la cosecha, en su etapa no productiva se comporta bien en asocio con especies de corto periodo vegetativo, disminuyendo costos de instalación y mantenimiento.

A pesar de los esfuerzos de investigación y su carácter promisorio, la producción de arazá no es competitiva con respecto a frutales ya posicionados en el mercado del país (Ramos y Rodríguez, 2009), paralelamente la difusión del cultivo se ve reducida debido a la presencia de otras opciones agrícolas y ganaderas que ofrecen al campesino mayores ingresos a corto plazo (Banco de la República, 2005; Plan Frutícola Nacional, 2006; Calderón, 2007). Esta situación influye negativamente en la conservación de *E. stipitata* como recurso genético, porque su cultivo se ve relegado por especies más rentables.

La importancia del mantenimiento de estos recursos está en la medición y caracterización de la variabilidad (Cordeiro *et al.*, 2003), la variabilidad es la garantía ante el peligro potencial constituido por las diferentes amenazas que representan plagas, enfermedades, estrés ambiental, entre otros, así como eventuales cambios económicos y medioambientales (Rangel, 1997).

En la estación experimental del Instituto Sinchi en el municipio del Retorno, Guaviare existe una colección de Arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) cuya principal distinción tiene que ver con una característica fenotípica importante que varía en los morfotipos y con el color del follaje y la forma de los frutos. Esta misma característica permite diferenciar tres morfotipos de arazá en la unidad de Vega del Río y dos en la unidad de Tierra firme predominantemente.

El estudio de caracterización molecular se realizó con marcadores ISSR en los materiales presentes en sistemas de producción de la Amazonia Norte y occidental, se seleccionaron un total de 62 accesiones de *E. stipitata*. La colecta de este material vegetal se desarrolló en Caquetá y Guaviare, departamentos de la Amazonía colombiana.

El dendrograma (figura 2) de los materiales de *E. stipitata* muestra las relaciones genéticas entre los 62 individuos analizados. Se observa que todos los materiales empiezan a agruparse a una similaridad de 0.07, lo cual es indicio de una alta variabilidad en los ejemplares analizados. Es posible observar una tendencia de agrupamiento de casi la totalidad de los materiales colectados en el Caquetá (cuadro en rojo figura 2), lo que indica que son variedades relativamente más homogéneas. Asimismo, solo para las muestras de *E. stipitata* correspondientes a los morfotipos amazónico (AA) y peruano (AP) se encontraron agrupamientos de todos los materiales (cuadros en verde figura 2).

Las muestras que pertenecen a la colección de trabajo de la Estación El Trueno (clasificados bajo la nomenclatura: 1, 2, 3, 4 y 5), se distribuyen a través del dendrograma, este resultado muestra un aspecto positivo del trabajo realizado en la colección, pues su función es agrupar accesiones representativas de la variación genética objeto de conservación y/o utilización.

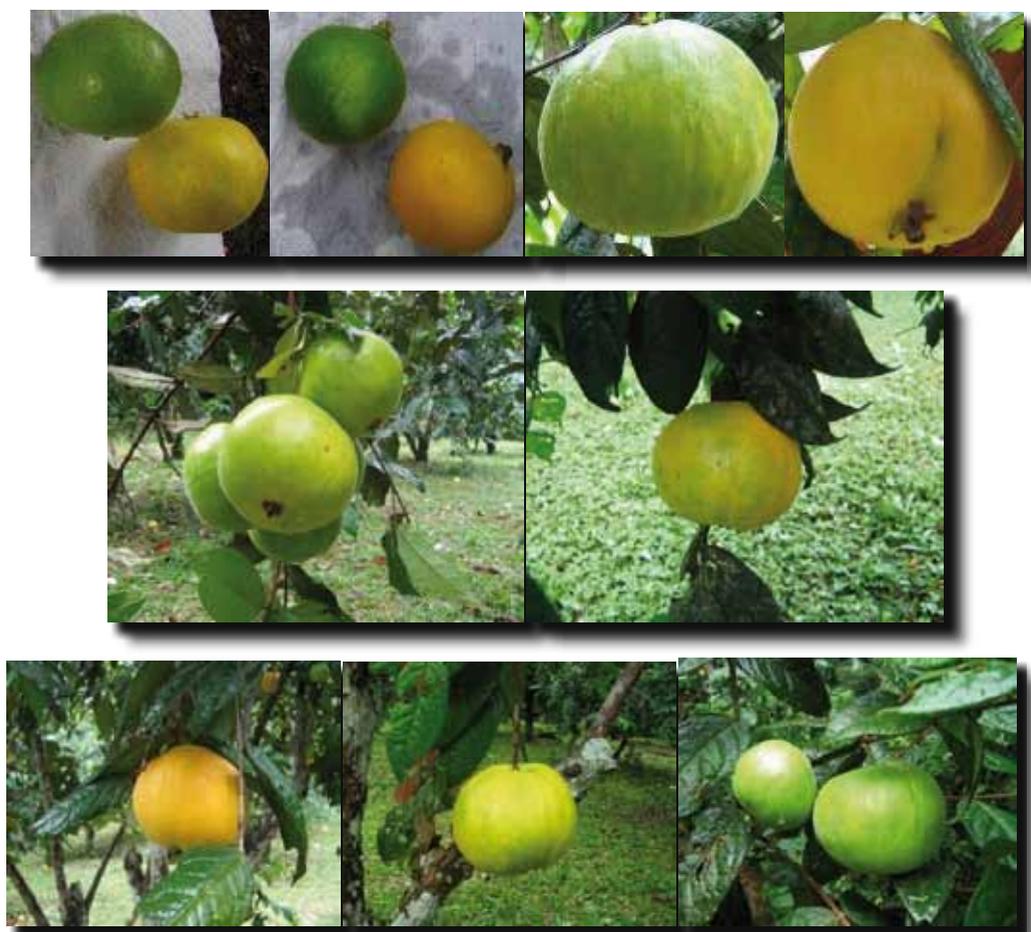


Figura 1. Morfotipos de arazá. De izquierda a derecha y arriba: grande vega del río, pequeño tierra firme, aperado vega del río. En el centro de izquierda a derecha morfotipo 1 granja, morfotipo 2 granja. Debajo de izquierda a derecha morfotipo 3, morfotipo 4 y morfotipo 6 granja experimental

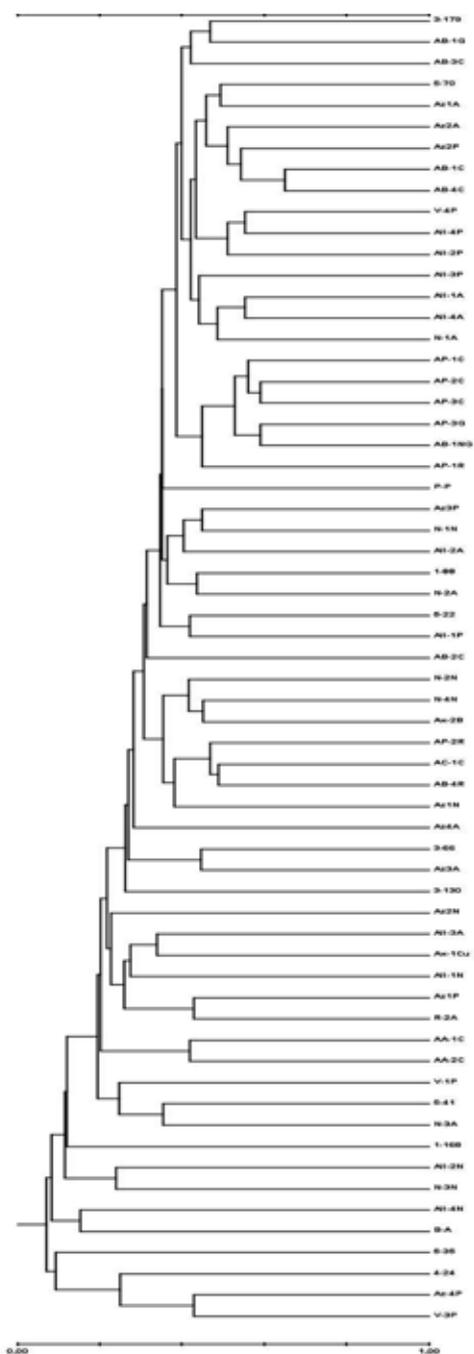


Figura 2. Dendrograma obtenido con el coeficiente de similitud de Jarrcard, utilizando datos ISSR de las 62 muestras de *E. stipitata* analizadas. Correlación cofenética: 0,91259.

El dendrograma obtenido con los datos ISSR de las muestras de Caquetá (figura 3) muestra que los materiales se agrupan a una distancia de 0.19, revelando una alta variabilidad. Desde 0.19, se separa el ecotipo amazónico (cuadro color violeta figura 3), indicando que son materiales diferentes. El ecotipo brasilero (cuadro en naranja figura 3) se separa a una distancia de similitud del 0.46. Las accesiones del ecotipo peruano (recuadro verde figura 3) se diferencia a una distancia de 0.44.

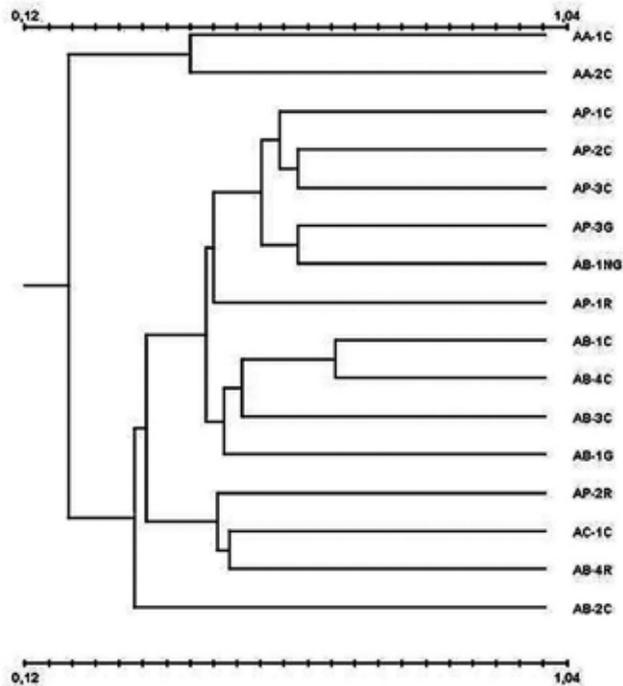


Figura 3. Dendrograma obtenido con el coeficiente de similitud de Jaccard, utilizando datos ISSR de 16 muestras de Arazá provenientes del departamento de Caquetá.

Para complementar estas observaciones se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) (figura 4), las muestras provenientes de las diferentes zonas fisiográficas presentes en los dos departamentos: Piedemonte-Caquetá (diamantes azules), Vega de río-Guaviare (círculos verdes) y Tierra firme-Colección El Trueno (cuadros amarillos) no presentan separación completa, con excepción de las zonas: Piedemonte-Caquetá y Tierra firme-Colección El Trueno, que se encuentran separadas por el agrupamiento de Vega de río-Guaviare, no obstante, seis

muestras colectadas en Caquetá (AP-2R, AB-4R, AB-1G, AC-1C, AP-3C y AB-2C) no se agrupan dentro de su zona, sino que se dispersan entre las accesiones de la colección del Instituto Sinchi, los cultivadores de Albania y Doncello (Caquetá) en conversaciones personales afirman que algunas semillas de arazá sembradas en su cultivo provenían de la colección del Instituto, posiblemente fueron estos seis ejemplares.

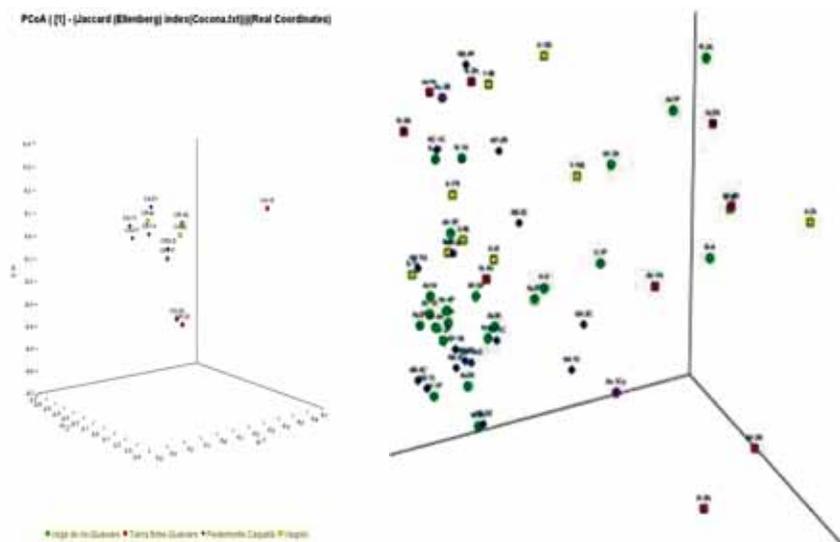


Figura 4. Diagrama de coordenadas principales de los materiales de *E. stipitata*, diferenciados por zonas fisiográficas.

Con el estudio desarrollado sobre los materiales de arazá se tienen importantes logros, en primera instancia los marcadores moleculares ISSR implementados, se presentan como una herramienta útil para entender y estudiar, las relaciones dentro y entre diferentes cultivares en especies con poca o nula información genética (Isshiki, 2008). Los nueve cebadores analizados en *E. stipitata*, cuyos altos resultados de PIC (de hasta 0.31) y porcentaje de amplificación (de hasta 56.21), permiten proponer estos cebadores como una alternativa para posteriores evaluaciones genéticas de materiales cultivados y para estimar la influencia de la variabilidad en el comportamiento agronómico de arazá, sin embargo para ello es indispensable contar con caracterizaciones morfoagronómicas completas que permitan contrastar y complementar la información fenotípica y genotípica.

De otra parte la alta variabilidad genética encontrada en *E. stipitata* puede atribuirse al mecanismo reproductivo de la especie, el cual es de carácter alógamo (Nacimiento y Oliveira, 1999) lo que enriquece la variabilidad entre generaciones, ya que la reproducción cruzada favorece la acumulación de genes. Esta amplia variabilidad genética entre materiales cultivados, puede no ser deseable si se manifiesta en caracteres de importancia agronómica como el tamaño del fruto, variación en porte de los árboles o largos periodos de fructificación. Si bien esta percepción es válida, no se debe olvidar que debido a su particularidad alógama, un programa de mejora genética de esta especie estaría dirigido a la obtención de una variedad cultivada, donde el desarrollo de esta variedad se efectúe a través de la mejora no de individuo sino de población, una población con características agronómicas deseables mas no con una homogeneidad genética total. De esta forma, en el presente estudio la alta variabilidad genética de las muestras evaluadas es considerada como una fuente potencial para el desarrollo de una variedad con características superiores en arazá, pues la variabilidad es la garantía ante el peligro potencial constituido por las diferentes amenazas de estrés biótico o abiótico al que se puede enfrentar un cultivo (Rangel, 1997).

Adicionalmente, la variabilidad de los materiales en cada zona fisiográfica es muy alta como se observa en el análisis de coordenadas principales (figura 4). Los materiales colectados en cultivos de Guaviare presentan una mayor variabilidad, especialmente los que pertenecen a la zona fisiográfica tierra firme, cabe la posibilidad que hagan parte de los ecotipos de la colección que no fueron incluidos en este estudio o son materiales diferentes a los de la colección, lo cual puede ser atribuido a la colecta de los materiales cultivados de forma independiente por el señor Nilson López (comentario personal). Por el contrario, los ejemplares de vega de río se encuentran genéticamente más cercanos al material proveniente de la colección de germoplasma del Instituto Sinchi, siendo probable que en esta zona se haya efectuado la distribución de semilla de arazá de la colección del Instituto como producto de los proyectos de investigación participativa involucrando esta especie en fincas de colonos.

Paralelamente, existe una tendencia de agrupamiento de los materiales de Caquetá, la uniformidad observada puede atribuirse a la procedencia del material (probablemente estos materiales provengan de un mismo acervo genético), en este caso en particular, el señor Aurelio Cuellar, afirma haber adquirido sus materiales por colectas personales en otros departamentos del amazonas, e incluso de otros países. Asimismo, otro aspecto que influye en la uniformidad observada esta en las preferencias de los agricultores al establecer estos cultivos, pues finalmente son los agricultores quienes seleccionan sus cultivares según las necesidades productivas que contemplan. La selección de los agricultores ha permitido obtener

materiales adaptados a la zona fisiográfica donde se han desarrollado, pues las condiciones edafoclimáticas influyen en aspectos de interés para la producción del arazá, como es el crecimiento del fruto, por ejemplo, se ha reportado que en el departamento del Caquetá que el arazá alcanza su madurez de consumo a los 62 días (contados a partir del momento del cuajamiento) (Hernández *et al*, 2007), mientras que en Guaviare, Galvis y Hernández (1993) advirtieron que el periodo de desarrollo se extiende hasta un 25% más de tiempo, es decir, hasta 82 días, en condiciones climatológicas de mayor pluviosidad y de régimen de lluvias unimodal reportadas en Guaviare.

En el dendrograma obtenido con las muestras de Caquetá (figura 3), la marcada separación del ecotipo amazónico que presenta una similaridad de apenas el 0.19 frente a los demás cultivares analizados en Caquetá, es un resultado similar al obtenido por Ariza (2000) (anexo 2), quien propone al ecotipo amazónico como una subespecie, la subespecie *stipitata*, la diferencia morfológica mas evidente entre este y los restantes ecotipos, es que presenta hojas mucho más gruesas, frutos más pequeños y menor número de semillas. La alejada agrupación del ecotipo amazónico implica una importante fuente de variabilidad para ésta especie.

En síntesis se puede afirmar que mediante el uso de marcadores moleculares ISSR se pudo determinar o una amplia variabilidad encontrada en *E. stipitata*, siendo éste el primer aporte al conocimiento de las relaciones genéticas de éstos frutales con éste tipo de herramientas moleculares. De otra parte, los materiales evaluados no presentan un agrupamiento genético que se relacione con las características morfológicas del fruto. Sin embargo, la procedencia geográfica del material analizado, el propósito y la edad del cultivo, influyen en la distinción de agrupaciones de *E. stipitata*, debido a que se presenta una divergencia entre los materiales cultivados en el departamento de Caquetá y los provenientes de Guaviare, adicionalmente en aquellos cultivos con fines económicos se encontró mayor uniformidad. Finalmente es necesario desarrollar un programa de recursos genéticos que involucre actividades de colecta y caracterización para acceder a materiales que no hacen parte del Banco de germolasma del Instituto Sinchi y de esta forma contar con mayor representabilidad de la variabilidad genética de *E. stipitata* presente en la región.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Banco de la República. 2005. Notas Económicas Regionales, Región Centro-Sur. Banco de la República, Subgenerencia de Estudios Económicos. Ibagué, Tolima. No 5.

Calderón, N. 2007. Construyendo Agenda 21 para el Departamento de Caquetá: Una construcción colectiva para el desarrollo sostenible de la Amazonia Colombiana. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-Sinchi.

Cordeiro, G.M.; Pan, Y.B.; Henry, R.J. 2003. Sugarcane icrosatellites for the assessment of genetic diversity in sugarcane germplasm. *Plant Science*, 165(1):181-189.

Galvis V., J. A.; Hernández, M. S. 1993 B. Comportamiento Fisiológico del Arazá (*Eugenia Stipitata*) Bajo diferentes Temperaturas de Almacenamiento. *Colombia Amazónica*, 6(2): 123-134.

Hernández, M. S.; Barrera, J. A.; Fernández-Trujillo, J. P. Carrillo, M. P.; Bardales, X. L. 2007. Manual de Manejo de Cosecha y Postcosecha de Frutos de Arazá (*Eugenia Stipitata* Mc. Vaught) En la Amazonia Colombiana. Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas- Sinchi.

Nascimento, S. A.; Oliveira, D. F. 1999. Arazá (*Eugenia Stipitata*): Cultivo y Utilización. Tratado de Cooperación Amazónica. 92p

Plan Frutícola Nacional. 2006. Diagnóstico y Análisis de los Recursos para la Fruticultura en Colombia. Impresora Feriva. Cali. 88p.

Ramos, L. M. Y Rodríguez, S. E. 2009. Producción y Comercialización de Pulpa de Fruta de Arazá Fruta Exótica del Amazonas en la ciudad de Bogotá. Universidad Minuto de Dios, Facultad de Ciencias Empresariales. Tesis (Pregrado). Bogotá. 87p.

Rangel Ch., J. O.; Lowy C., Pd. & Aguilar P., M. 1997. Colombia Diversidad Biótica li. Tipos de Vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia, Ideam, Cindec & Acad. Colom. Cienc. Exact. Fcas. & Nat. 436 Pp.

Vargas, G., Suárez, S. y Cárdenas. D. 2002. Descripción Taxonómica de Nueve Especies Frutales Establecidas en el Banco de Germoplasma del Instituto Sinchi. San José del Guaviare-Guaviare. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Ed Produmedios P. 20.



4. Dinámica reproductiva y su relación con los componentes funcionales de los frutos en la Amazonia norte colombiana.

Camacho, A.R Carrillo M., Barrera J., García, A. Hernández, M.S. Fernández-Trujillo, J.P

La diversidad y concentración de componentes funcionales que se pueden presentar en los frutos de una misma especie están influenciados por un cierto número de factores de manejo del cultivo y por factores ambientales. En el caso de arazá, la expresión de su diversidad se presenta inicialmente como diversidad en caracteres morfoagronómicos, y más profundamente en la composición del fruto con cierta actividad bioquímica, hoy conocidos como componentes funcionales.

En el presente trabajo se evaluaron varios tipos de arazá en dos ubicaciones (tabla 1). Una localización perteneciente a una zona más fértil (vega de río) y otra a suelos pobres y característicos de la región orinocense-amazónica (tierra firme).

Tabla 1. Ecotipos seleccionados para el seguimiento del crecimiento y desarrollo de los frutos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh).

Unidad Fisiográfica	Morfotipo evaluado
Vega de río	Morfotipo I (plantas con fruto grande)
	Morfotipo III (plantas con fruto aperado)
Tierra Firme	Morfotipo II (plantas con fruto grande)
	Morfotipo IV (plantas con fruto pequeño)

4.1. Contenido en azúcares

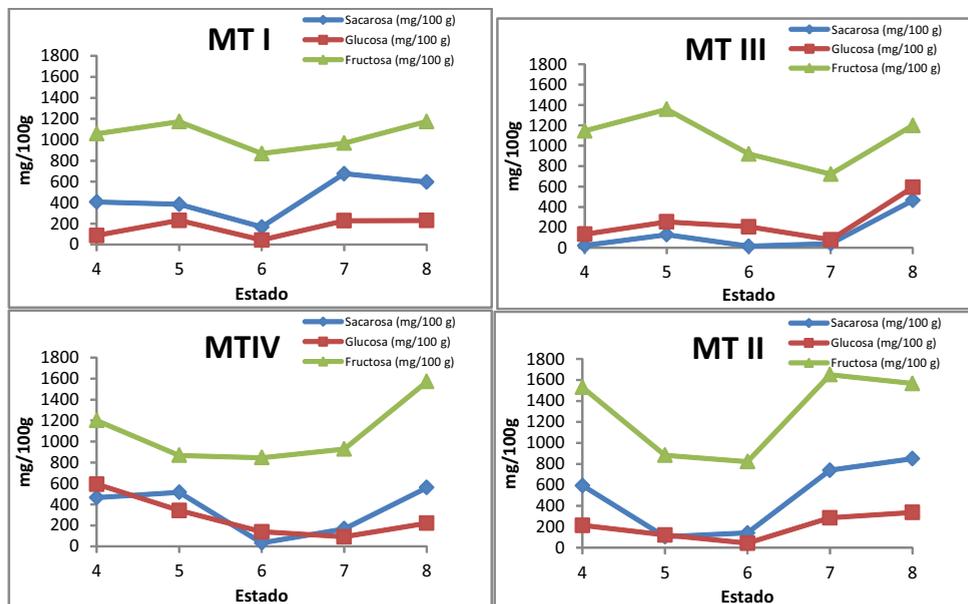


Figura 1. Comportamiento del contenido de azúcares solubles en tipos de arazá grande (MT I) y (MTII) en dos localidades del Departamento de Guaviare: Vega de Río y Tierra Firme y aperado (MTIII), y pequeño (MTIV) en las mismas dos localidades

Los frutos de arazá presentaron contenidos similares de polisacáridos de constitución, es decir, en azúcares solubles. El azúcar mayoritario fue la fructosa, de acuerdo con estudios previos del fruto aperado en condiciones de tierra firme en el Departamento de Caquetá (Hernández, 2007; Carrillo *et al.*, 2011). La fructosa dobló o en algunos casos triplicó en contenido durante estados sucesivos de maduración a la glucosa y la sacarosa, las cuales aumentaron moderadamente o eventualmente se mantuvieron estables durante el tiempo.

El aumento encontrado en estos tres azúcares indica que la actividad metabólica del fruto fue muy alta durante el proceso de maduración del fruto. Probablemente las reservas de almidón de los amiloplastos durante

las etapas tempranas de formación del fruto fueron hidrolizadas en este período.

a. Ácidos orgánicos y su relación con el origen y procedencia

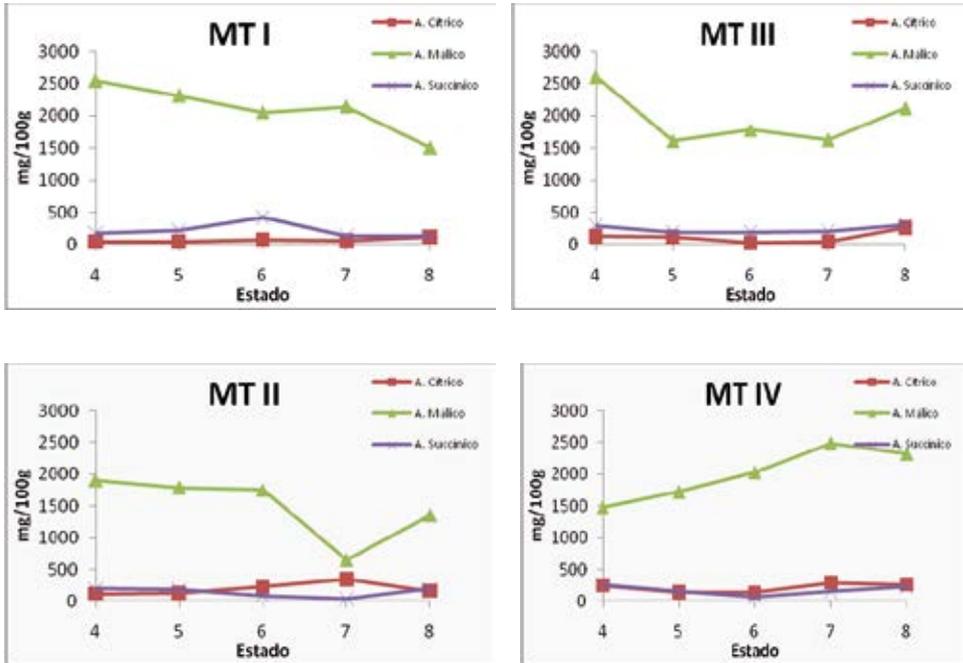


Figura 2. Comportamiento del contenido de ácidos málico, cítrico y succínico en tipos de arazá grande (MT I) y (MTII) en dos localidades del Departamento de Guaviare: Vega de Río y Tierra Firme y aperado (MTIII), pequeño (MTIV) en las mismas dos localidades.

Los frutos de arazá cosechados en vega de río (MT II y IV) tuvieron contenidos de ácidos orgánicos inferiores a los cosechados en tierra firme (MT I y III). Durante la maduración la acidez disminuyó en todos los casos como resultado del proceso de respiración, en que los ácidos orgánicos intervienen como reserva para los procesos de maduración.

En cuanto a los ácidos cítrico y succínico, sus cantidades fueron la tercera parte del contenido de ácido málico y coinciden con lo reportado por Hernández *et al.* (2007) y Carrillo *et al.* (2011) para estudios de conservación del fruto.

En estas condiciones se podría indicar que especies emergentes como el arazá están consolidadas en su proceso de domesticación. Los contenidos que se encuentran son similares y en un mismo ciclo productivo los niveles fueron similares. Los cambios en las concentraciones que se operan por los procesos de variabilidad climática no se encuentran en poblaciones establecidas, aunque la productividad y la concentración de la misma si se han visto influenciadas por dichas variaciones.

4.3 Antioxidantes: Ácido ascórbico y Carotenoides

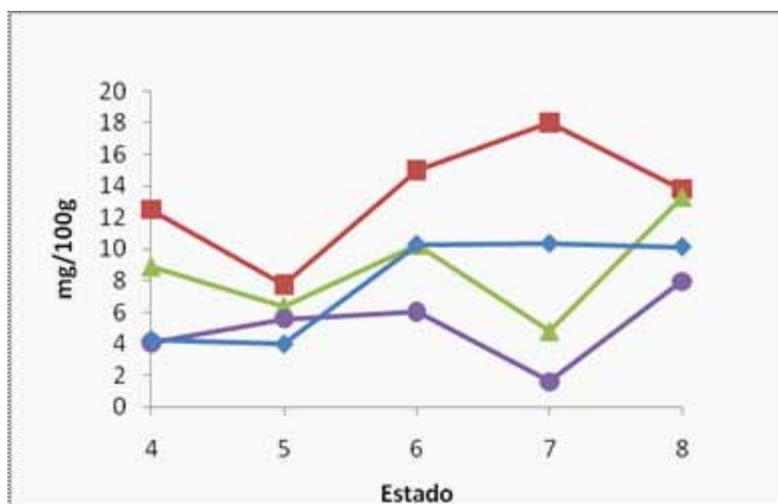


Figura 3. Comportamiento del contenido de ácido ascórbico en tipos de arazá grande (MT I) (■) y aperado (MTIII) (▲) en Vega de Río; grande (MTII) (◆) y pequeño (MTIV) (■), en Tierra Firme del Departamento de Guaviare.

El ácido ascórbico, antioxidante hidrosoluble de gran importancia dentro de los compuestos funcionales, estuvo presente en concentraciones superiores a las de algunos cítricos. Este comportamiento confirma el comportamiento observado en tipos del Caquetá, que han sido evaluados durante su conservación.

En cuanto a las diferencias en ascórbico entre localidades, fue mayor en tierra firme, que en vega de río. Dicha acumulación puede estar asociada

a respuesta al estrés debido a la síntesis de especies reactivas de oxígeno (ROS) en suelos salinos, el ácido cítrico puede actuar capturando ROS.

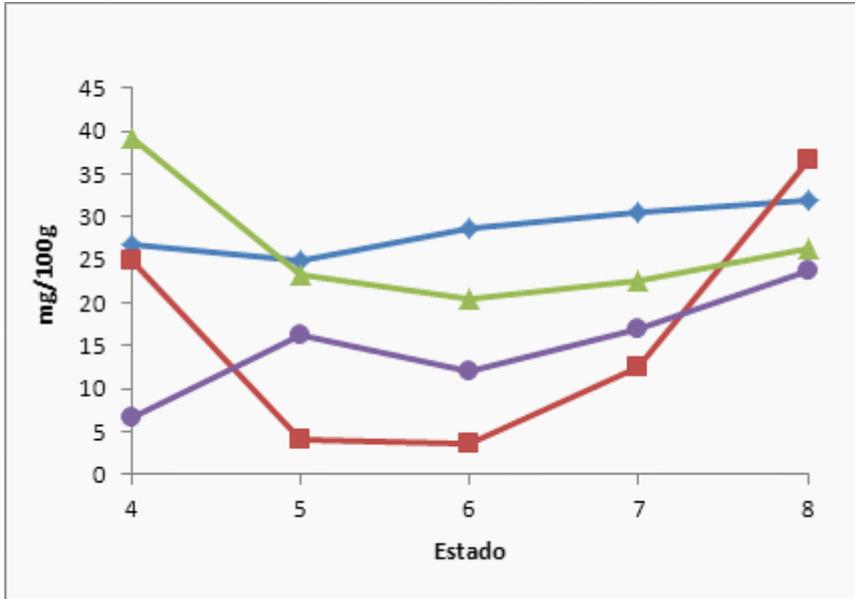


Figura 4. Comportamiento del contenido de carotenos en tipos de arazá grande (MT I) (■) y aperado (MTIII) (▲) en Vega de Río; grande (MTII) (◆) y pequeño (MTIV)(●), Tierra Firme del Departamento de Guaviare

El contenido de carotenoides totales (algunos con actividad antioxidante de carácter liposoluble o de al menos potencial bioactivo) aumentó en los estadios finales de madurez en todos los tipos de arazá y en las dos ubicaciones evaluadas, aunque no existió correspondencia con el comportamiento del ácido ascórbico evaluado. Los carotenoides totales no habían sido evaluados en la especie previamente; sin embargo, sus contenidos son comparables con otras especies de la familia *Myrtaceae* y de familias como la *Solanaceae*. Las diferencias que se encontraron están asociadas al tipo y no a la localidad especialmente. En el contenido de los carotenoides se encuentra que los contenidos de los compuestos funcionales responden a las variaciones de los tipos, y en algunos casos a las procedencias o localidades de establecimiento de las especies.

4.4 Otros parámetros de calidad

El pH de los frutos de las dos procedencias y de los 3 tipos de arazá fue similar durante la maduración. El pH del fruto no permitió reconocer diferencias entre estados sucesivos de maduración. El pH aumenta ligeramente especialmente en frutos en vega de río y ello puede indicar peor conservación y senescencia de los mismos en caso de que este parámetro aumente más de lo que se muestra.

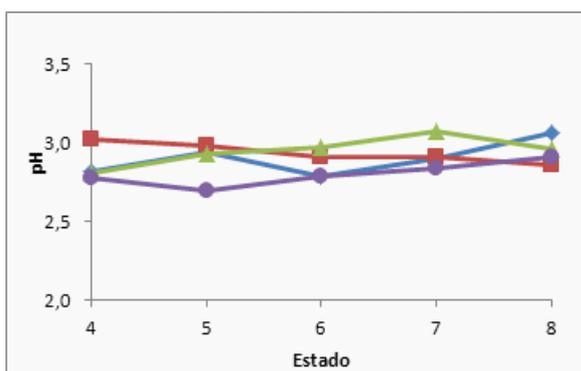


Figura 5. Comportamiento del pH en tipos de arazá grande (MTI) (■) y aperado (MTIII) (▲) en Vega de Río; grande (MTII) (◆) y pequeño (MTIV) (■) en Tierra Firme del Departamento de Guaviare

4.4.1. Sólidos Solubles Totales (°Brix)

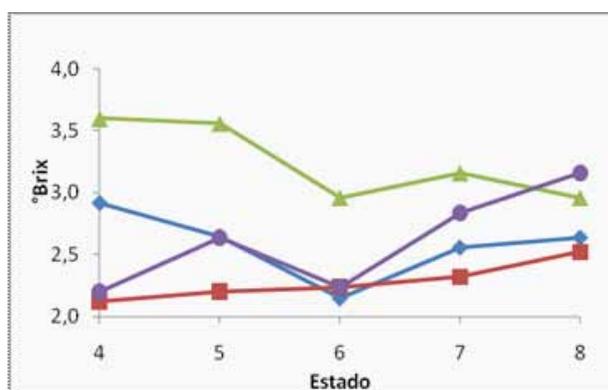


Figura 5a. Comportamiento de los Sólidos Solubles Totales (°Brix) en tipos de arazá grande (MT I) (■) y aperado (MTIII) (▲) en Vega de Río; grande y (MTII) (◆) pequeño (MTIV) (■) en Tierra Firme del Departamento de Guaviare

El contenido de sólidos solubles permitió discriminar entre los tipos de arazá presentes en las dos localidades vega de río y tierra firme. Los suelos de vega de río permitieron cosechar frutos de mayor contenido en sólidos solubles, principalmente azúcares mono y disacáridos y algunos ácidos orgánicos y pectinas solubles, lo cual coincidió con lo encontrado en este estudio para fructosa, glucosa y sacarosa.

El contenido sólidos solubles en frutos del Guaviare fue diferente y menor que los encontrados en frutos aperados del departamento del Caquetá en estudios previos. Sin embargo, siguen el mismo comportamiento de aumento reportado para el Guaviare por Hernández y Galvis (1993a y b) y Hernández *et al.* 2007 y Carrillo *et al.* (2011) para frutos aperados del Caquetá.

4.4.2. Acidez total titulable

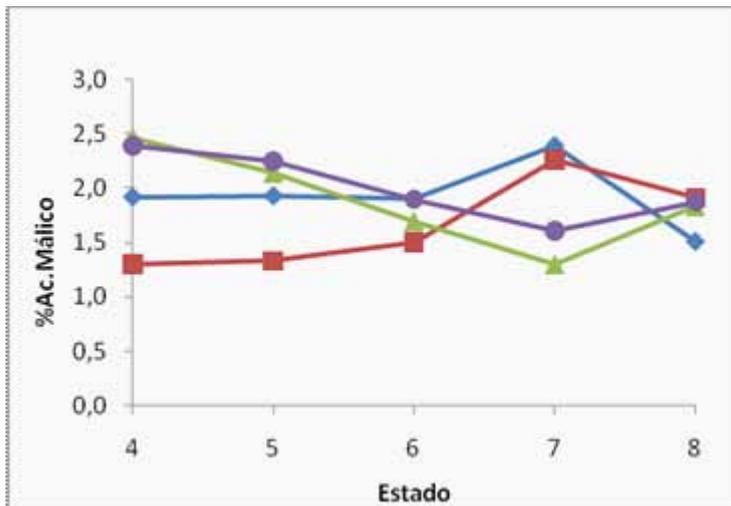


Figura 6. Comportamiento de la acidez total titulable en tipos de arazá grande (MT I) y aperado (MTIII) (■) en Vega de Río; (▲) grande y (MTII) (◆) pequeño (MTIV)(■), Tierra Firme del Departamento de Guaviare.

La acidez total titulable fue mayor en frutos de tierra firme, lo que coincide con el comportamiento de los ácidos orgánicos. La acidez disminuyó en estados sucesivos de maduración y alcanzó niveles mayores que en otros frutos, posiblemente debido a que el ácido predominante (málico), tiene un poder de acidificación mayor que otros ácidos.

La tendencia durante la maduración es a disminuir como en la mayoría de los frutos y como ya se había observado para frutos de arazá del Caquetá, conservados bajo diferentes condiciones o durante su proceso de maduración (Hernández *et al.*, 2007).

4.4.3. Fisiología intensidad respiratoria

Los frutos de arazá presentaron comportamiento climatérico acompañado de un pico de producción de etileno. La intensidad respiratoria en frutos grandes de tierra firme fue extremadamente alta, como ya se había reportado previamente para ellos (Hernández y Galvis, 1993). En el resto de tipos y en la localidad de vega de río los frutos presentaron una intensidad respiratoria menor pero claramente climatérica.

En el caso de frutos grandes tipo brasileño, la actividad respiratoria siempre ha sido mayor en frutos procedentes del Guaviare, y comparados con otras procedencias de la región (Galvis y Hernández, 1993 y Hernández, 2007).

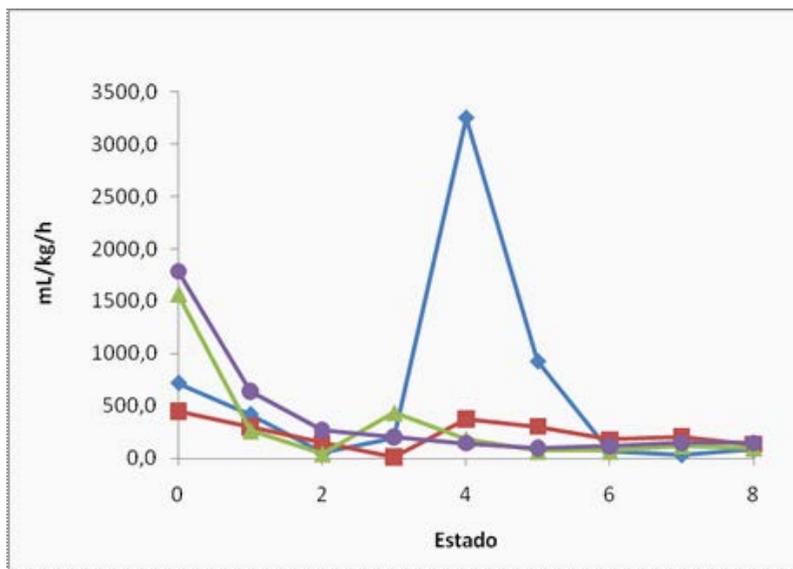


Figura 7. Comportamiento de la intensidad respiratoria en tipos de arazá grande (MTI) (■) y aperado (MTIII) (▲) en Vega de Río; y grande (MTII) (◆) pequeño (MTIV)(●), Tierra Firme del Departamento de Guaviare



**PROPUESTA DE NORMA TÉCNICA
COLOMBIANA**

**FRUTAS FRESCAS
ARAZÁ. ESPECIFICACIONES**

FRUTAS FRESCAS. ARAZÁ. ESPECIFICACIONES.

1. OBJETO

Esta norma establece los requisitos del fruto de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaught) destinado al consumo humano o como materia prima para la transformación agroindustrial.

2. DEFINICIONES, CLASIFICACIONES Y CALIBRES

2.1. DEFINICIONES

Para efectos de la siguiente norma se consideran las siguientes definiciones:

2.1.1. Arazá

Es una baya de forma esférica con superficie amarillo dorada en la madurez, cubierto de fina pubescencia, su pulpa es amarilla y ácida, con 5 a 15 semillas oblongas achatadas; en su estado semimaduro presenta un color verdoso opaco. Del cual se distinguen dos morfotipos, el morfotipo Aperado y el morfotipo Brasileño.

2.1.2. Calibre

Determinación de rangos de tamaños a partir de las medidas de peso, longitud y diámetro de los frutos. Para el caso del arazá se establecen grupos homogéneos de la fruta de acuerdo al morfotipo visualmente diferenciables.

2.1.3. Antracnosis

Enfermedad causada por el hongo *Colletotrichum gloesporioides* Penzig. Que se manifiesta con manchas necróticas en la cáscara y pulpa del fruto, demeritando su apariencia y su calidad interna (véase figura 1).



Figura 1. Arazá con antracnosis

2.1.4. Madurez fisiológica

Estado en el que el fruto ha finalizado su proceso de desarrollo y se da inicio a los cambios fisicoquímicos para adquirir madurez de consumo y tener semilla viables.

2.1.5. Madurez de Consumo

Estado en el que el fruto ha adquirido sus características de apariencia, consistencia, textura, sabor y aroma.

2.1.6. Fruto Climatérico

Frutos que al ser cosechados en estado de madurez fisiológica, continúa su proceso de maduración. Presentan un aumento en la tasa respiratoria con cambios notorios, principalmente en los contenido de azúcares y ácidos. Además, produce altas concentraciones de etileno asociadas al proceso de madurez.

2.2 CLASIFICACIÓN

Independiente del calibre y del color del arazá se clasifica en tres categorías:

2.2.1. Categoría extra

El arazá debe cumplir los requisitos generales definidos en el numeral 3.1, y estar exento de todo defecto que demerite la calidad interna (véase figura 2). Se aceptan:

- Manchas superficiales cicatrizadas ocasionadas por golpes o roces.
- Manchas cicatrizadas por fricción entre las frutas.
- Hundimientos de la superficie del fruto debido a contacto entre ramas.

Estos defectos no deben cubrir la superficie del fruto en más de 5%.



Figura 2. Categoría extra

2.2.2. Categoría I

El fruto debe cumplir los requisitos generales definidos en el numeral 3.1, y estar exentos de todo defecto que cause demérito en la calidad interna (véase figura 3).

- Manchas superficiales ocasionadas por golpes de sol.
- Manchas por fricción entre las frutas.
- Hundimientos consistentes de la superficie del fruto.

Estos defectos no deben cubrir la superficie del fruto en más de 15%. Además, se admiten ligeras deformaciones del fruto.



Figura 3. Categoría I

3.2.3. Categoría II

Fruto que no puede clasificarse en las categorías anteriores, pero cumplen los definidos en el numeral 3.1 (véase figura 4). Se aceptan:

- Manchas superficiales ocasionadas por golpes de sol.
- Manchas por fricción entre las frutas.
- Hundimientos de la superficie del fruto

Estos defectos no deben cubrir la superficie del fruto en más de 15%. Además, se admiten ligeras deformaciones del fruto.



Figura 4. Categoría II

2.3. CALIBRE

Se determina por los diámetros máximos de cada fruto, como se indica en el numeral 5.1 de acuerdo con la siguiente escala:

Tabla 1. Calibres del arazá

Diámetro mm	Calibre	Peso promedio g
>71	A	131
70 – 65	B	102
64 – 61	C	83
60 – 55	D	76
< 54	E	69

Todos los calibres de los frutos de arazá pueden estar clasificados en cualquiera de las categorías definidas en el numeral 2.2.

3. REQUISITOS Y TOLERANCIAS

3.1. REQUISITOS GENERALES

Para la comercialización del fruto de arazá deben estar sujetos a los requisitos y tolerancias permitidas, además deben tener las siguientes características físicas.

- Estar en estado madurez fisiológica.
- Fruto entero.
- Aspecto fresco y consistencia firme.
- Fruto sano, libre ataques de insectos y/o enfermedades que deterioren la calidad interna del fruto.
- Libre de humedad externa anormal, fisuras y daños mecánicos, causados en la etapa de cosecha y poscosecha (recolección, limpieza, selección, clasificación, adecuación, empaque, almacenamiento y transporte).
- Deben estar exentos de cualquier olor y/o sabor extraño (proveniente de otros productos, empaques o recipientes y/o agroquímicos con los cuales haya estado en contacto).
- Deben estar exentos de materiales extraños (tierra, polvo, agroquímicos y cuerpos extraños) visibles en el producto o en el empaque.

Los residuos de plaguicidas no deben exceder los límites máximos establecidos en el Codex Alimentarius o los exigidos por el país de destino.

3.2. REQUISITOS DE MADUREZ

La madurez del fruto de arazá se aprecia visualmente por su color externo. Su estado no se puede confirmar por medio de la determinación del ensayo de yodo, la consistencia, el contenido de pulpa y los sólidos solubles totales puesto que pueden variar dependiendo las condiciones de luz, domesticación y nutrientes del suelo de los cultivos de donde se recolectaron las frutas.

La siguiente descripción relaciona los cambios de color con los diferentes estados de madurez (véase figura 5).

COLOR 1: Color verde oscuro, leve modificaciones a tonalidades mate.

COLOR 2: Color verde claro sin brillo

COLOR 3: Color verde con 10 – 25% de color amarillo.

COLOR 4: Color amarillo en más del 50% del fruto.

COLOR 5: Color amarillo en 100% de la superficie del fruto.

COLOR 6: Color amarillo oscuro.

3.3. REQUISITOS ESPECÍFICOS

3.3.1. Ensayo de yodo

Este ensayo identifica la presencia de almidones en la fruta mediante la reacción con la solución de yodo, dando como resultado una coloración oscura en la superficie de la semilla la cual disminuye a medida que avanza el estado de madurez, indicando la transformación gradual de almidón a azúcar.



Figura 5. Estados de madurez del arazá aperado y ensayo de yodo

3.3.2. Consistencia

El valor máximo determinado sobre la cáscara como se describe en el numeral 5.3, que presenta en estado de madurez fisiológica morfotipo aperado es de 4.6 kgf/cm².

3.3.3. Contenido de pulpa

Los valor mínimo del contenido de pulpa es de 48.7% determinado en frutos en estado de madurez de consumo como se describe el numeral 5.4.

3.3.4. Sólidos solubles totales

El valor mínimo de sólidos solubles totales es de 4.2°Brix determinado en frutos en estado de consumo como se indica el numeral 5.5.

3.4. TOLERANCIAS

Se admiten tolerancias de calidad y calibre en cada unidad de empaque para los productos que no cumplan las categorías indicadas.

3.4.1. Tolerancias de calidad

3.4.1.1. Categoría extra: se admiten hasta el 5% en número o en peso de los frutos que no correspondan a los requisitos de esta categoría, pero que cumplan con los requisitos de la Categoría I.

3.4.1.2. Categoría I: se admiten hasta el 10% en número o en peso de los frutos que no correspondan a los requisitos de esta categoría, pero que cumplan con los requisitos de la categoría II.

3.4.1.3. Categoría II: se admiten hasta el 10% en número o en peso de los frutos que no corresponden a esta categoría, ni los requisitos generales del numeral 3.1, con excepción de los productos con magulladuras severas, con heridas no cicatrizadas.

3.4.2. Tolerancias de calibre

Para todas las categorías se aceptan hasta el 10% en número o en peso de frutos que correspondan al calibre inmediatamente inferior o superior al señalado en el empaque.

4. TOMA DE MUESTRAS, CRITERIOS DE ACEPTACIÓN O DE RECHAZO.

4.1. TOMA DE MUESTRAS

Para determinar las muestras destinadas a diámetros máximos, se debe consultar la siguiente tabla:

Tabla 2. Tamaño de la muestra

TAMAÑO DEL LOTE (Arboles, empaques o frutos)	TAMAÑO DE LA MUESTRA (Arboles, empaque o frutos)
Hasta 150	5
Hasta 150	5
151 – 1200	20
1201-10000	32
10001-35000	50
35001- 50000	80
50001 y mas	125
NOTA: En el anexo A se contempla un ejemplo de aplicación de la tabla.	

Para identificar los estados de madurez se realizarán análisis fisicoquímicos a las pulpas obtenidas a partir de cinco frutos por cada color, seleccionados en los tamaños más representativos del lote (NTC 756).

4.2. CRITERIOS DE ACEPTACIÓN Y DE RECHAZO

Si la muestra evaluada no cumple con los requisitos especificados en esta norma, se debe rechazar el lote. En caso de discrepancia, se deben repetir

los ensayos sobre la muestra reservada para tal fin. Cualquier resultado no satisfactorio debe ser motivo para rechazar el lote.

5. ENSAYOS

5.1. DETERMINACIÓN DEL DIÁMETRO

Se medirá el diámetro máximo de cada fruto con un calibrador y el resultado se expresa en mm.

5.2. ENSAYO DE YODO

5.2.1. Preparación de la solución

Se disuelve 12 g de yodo metálico (I₂) y 24 g de yoduro de potasio (KI) en 500 ml de agua, luego se mezclan con 500 ml de agua y se agita. Se guardará la solución en un frasco oscuro y en un sitio protegido de la luz. Se debe renovar la solución cada tres meses.

5.2.2 Procedimiento

Se corta el fruto de arazá longitudinalmente y se pone en contacto la pulpa con la solución de yodo – yoduro por inmersión, luego de 10 segundos se puede apreciar la tinción de la pulpa.

5.3. DETERMINACIÓN DE LA CONSISTENCIA

Se determina por medio de un penetrómetro con punzón de 7.9 mm el mas adecuado y el resultado se expresará como Kg/cm².

5.4. DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO DE PULPA

Se obtiene de forma manual (separando la pulpa de la cáscara y semillas) y se establecerá la relación del peso de la pulpa con respecto al peso total del fruto. El resultado se expresará en porcentaje (%).

$$\text{Contenido de pulpa} = \frac{P \text{ Pulpa } g}{P \text{ fruto } g} \times 100$$

5.5. DETERMINACIÓN DEL CONTENIDO SÓLIDOS SOLUBLES TOTALES

Se determina por el método refractométrico y se expresa en grados Brix (°Bx). Si el refractómetro no realiza la corrección de temperatura se debe corregir la lectura como indica el anexo B.

6. EMPAQUE Y ROTULADO

6.1. EMPAQUE

El contenido de cada unidad de empaque debe ser homogéneo y estar compuestos únicamente por frutos del mismo origen, categoría y calibre. La parte visible del contenido del empaque debe ser representativa del conjunto.

Los empaques deben estar limpios y compuestos por materiales que no causen alteraciones al producto. Se acepta el uso de etiquetas con indicaciones comerciales siempre que se utilicen materiales no tóxicos y que permiten ser reciclados. Para ilustrar los sistemas de empaques véanse las figuras 6 y 7.

Para el mercado interno se debe utilizar canastilla plásticas de fondo liso, con costados perforados en línea (figura 7). Las medidas externas son 600 mm x 400 mm x 180 mm ó 500 mm x 300 mm x 150 mm. (Submúltiplos de las estibas de 1200 mm x 800 mm ó 1200 mm x 1000 mm), de tal modo que se puede conforma solo una capa del producto debido a su falta de sostén en su corteza.



Figura 6. Empaque de frutas de arazá para transporte



Figura 7. Empaque para mercado nacional y local

Para el mercado de exportación (véase la figura 8), el producto puede presentarse en plegadizas de cartón corrugado y bandejas de cartón. Las dimensiones externas de la base del empaque deben ser 600 x 400 x 300 mm y las dimensiones de las bandejas deben ser de 300 x 400 x 90 mm.



6.2. ROTULADO

El rótulo debe llevar la siguiente información tanto para el mercado interno como para el externo:

- Identificación del productor, exportador o empacador (marca

- comercial, nombre, dirección o código)
- Nombre del producto: ARAZÁ
 - País de origen o región productora
 - Características comerciales: categoría, calibre, peso neto y coloración en el momento del empaque.
 - Fecha del empaque
 - Impresión con la simbología que indique el manejo adecuado del producto (véase NTC 2479)

7. APÉNDICE

7.1. NORMAS QUE SE DEBEN CONSULTAR

NTC 756: 1977. Frutas y verduras. Toma de muestras

NTC 2479: 1988, Embalajes. Indicadores gráficos para el manejo de artículos.

ANEXO A

(Informativo)

EJEMPLO DE LA APLICACIÓN DE LA TABLA 2

Muestreo a nivel de huerto:

La densidad de siembra en un cultivo de arazá aun no se ha definido puesto que son cultivos silvestres característicos de la Amazonia. Para estos cultivos se asume que la densidad es de 150 a 1200 árboles por hectárea. Para determinar la muestra se escogen al azar 20 árboles y de cada árbol cinco frutos de acuerdo con los criterios del agricultor.

Muestreo de Arazá empacado:

Si el lote a evaluar tiene 100 canastillas, el tamaño de la muestra es de cinco escogidas al azar y de cada canastilla pesar todos los frutos.

ANEXO B

(Informativo)

Corrección de la lectura de °Bx por la temperatura, estandarizado a 20°C

° Bx	0	5	10	15	20
Restar					
10	0,50	0,54	0,58	0,61	0,64
11	0,46	0,49	0,53	0,55	0,58
12	0,42	0,45	0,48	0,50	0,52
13	0,37	0,40	0,42	0,44	0,46
14	0,33	0,35	0,37	0,39	0,40
15	0,27	0,29	0,31	0,33	0,34
16	0,22	0,24	0,25	0,26	0,27
17	0,17	0,18	0,19	0,20	0,21
18	0,12	0,13	0,13	0,14	0,14
19	0,06	0,06	0,06	0,07	0,07
Sumar					
21	0,06	0,07	0,07	0,07	0,07
22	0,13	0,13	0,14	0,14	0,15
23	0,19	0,20	0,21	0,22	0,22
24	0,26	0,27	0,28	0,29	0,30
25	0,33	0,35	0,36	0,37	0,38
26	0,40	0,42	0,43	0,44	0,45
27	0,41	0,50	0,52	0,53	0,54
28	0,56	0,57	0,60	0,61	0,62
29	0,64	0,66	0,68	0,69	0,71
30	0,72	0,74	0,77	0,78	0,80

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Carrillo, M.P., Hernández, M.S., Hernández, C., Jiménez, P., Cardona, J., Barrera, J., Peña, L.F., Fernández-Trujillo JP (2009), Calidad e innovación en la cadena de valor de frutales nativos, arazá y copoazú. Ministerio de Agricultura de Colombia e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá D.C, Colombia. Fortalecimiento de la cadena de frutales en la Amazonia suroccidental, cap. 3: 55-76.

Carrillo, M.P., Hernández, M.S., Barrera, J.A., Martínez, O., Fernández-Trujillo, J.P. (2011). 1-methylcyclopropene delays arazá ripening and improves postharvest fruit quality. LWT-Food Science and Technology 44:250-255. <http://dx.doi.org/10.1016/j.lwt.2010.05.029>

Donadio, L.C., Moro, F.V. (2004), 'Potential of brazilian Eugenia Myrtaceae as ornamental and as a fruit crop', Acta Horticulturae 632: 65-68.

Duke, J. (2009). Dr. Duke's phytochemical and ethnobotanical databases (base de datos online). http://sun.arsgrin.gov:8080/npgspub/xsql/duke/pl_act.xsql?taxon=1241.

Ferreira, S.A.N., Gentil, D.F.O. (1999), Arazá (*Eugenia stipitata*): cultivo y utilización. Manual técnico. Tratado de Cooperación Amazónica e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Venezuela.

Franco, M.R.B., Shibamoto, T. (2000). Volatile composition of some Brazilian fruits: Umbu-caja (*Spondias citherea*), camu-camu (*Myrciaria dubia*), arapaboi (*Eugenia stipitata*), and cupuacu (*Theobroma grandiflorum*). J. Agric. Food Chem. 48: 263-1265.

Gallego, L., Hernández, M.S., Fernández-Trujillo, J.P. (2002), Evolución de la calidad del fruto del arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) bajo atmósfera modificada. En: López, A., Esnoz, A., Artés, F. Avances en Técnicas y Ciencias del Frío 1, Cartagena (Murcia, España), pp. 517-523.

Gallego, L., Hernández, M.S., Fernández-Trujillo, J.P., Martínez, O., Quicazán, M. (2003), Color development of arazá fruit as related to modified atmosphere packaging. Acta Horticulturae 628: 343-350.

Galvis, J.A., Hernández, M.S. (1993a), Análisis del crecimiento del fruto y determinación del momento de cosecha del arazá. Colombia Amazónica, 6: 107-121.

Galvis, J.A., Hernández, M.S. (1993b), Comportamiento fisiológico del arazá (*Eugenia stipitata*) bajo diferentes temperaturas de almacenamiento. Colombia Amazónica 6: 123-134.

Hernández, M.S. Barrera, J.A. (2000), Manejo postcosecha y transformación de frutales nativos promisorios en la Amazonia colombiana. Ed. Produmedios, Bogotá D.C, Colombia.

Hernández, M.S., Barrera, J.A. (2004), Aspectos biológicos de conservación de frutas promisorias de la amazonia colombiana. Ed. Guadalupe Ltda. Bogotá DC, Colombia. Pp. 39-57.

Hernández, M.S., Fernández-Trujillo, J.P. (2004), Arazá fruit. En: Gross, K.C., Saltveit, M.E., Wang, C.Y. (Eds.). USDA Agricultural Handbook No. 66. USDA. USA. <http://usna.usda.gov/hb66/029araza.pdf>

Hernández, M.S., Arjona, H.E., Martínez, O., Fernández-Trujillo, J.P. (2003a). Influence of intermittent warming treatments on the postharvest quality of arazá fruit (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh). En: Dris, R., Sharma, A. (Eds.). Food Technology and Quality Evaluation. Science Publishers Inc”, Enfield (NH, EEUU) and Plymouth (UK), vol. 4, ch. 43, 261-265.

Hernández, M.S., Barrera, J., Bardales, X.L., Carrillo, M.P. (2006), Manejo y transformación de frutales nativos de la amazonia. Colombia Amazónica Agosto (extra),191-204.

Hernández, M.S., Barrera, J., Fernández-Trujillo, J.P., Carrillo, M.P., Bardales, X.L. (2007b), 'Manual de manejo de cosecha y postcosecha de frutos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) en la Amazonia colombiana'. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá DC, Colombia.

Hernández, M.S., Fernández-Trujillo, J.P., Martínez, O. (2002). Efecto del

pretratamiento térmico con agua caliente en el almacenamiento de frutos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh). En López, A., Esnoz, A., Artés, F., Avances en Técnicas y Ciencias del Frío 1, Cartagena (Murcia, España), pp. 341-346.

Hernández, M.S., Fernández-Trujillo, J.P., Martínez, O. (2003b). Postharvest quality of arazá fruit (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) treated with calcium chloride solutions at two temperatures. *Acta Horticulturae* 628: 653-660.

Hernández, M.S., Arjona, H., Coba, B., Fischer, G., Martínez O. (2002). Crecimiento físico y anatómico del fruto de araza (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh). *Agronomía Colombiana* XIX(1-2): 13-21.

Hernández, M.S., Barrera, J., Martínez, O., Fernández-Trujillo, J.P. (2009) Postharvest quality of araza fruit during low temperature storage. *LWT Food Science and Technology* 42: 879-884

Hernández, M.S., Barrera, J., Carrillo M., Fernández-Trujillo J.P. (Eds.) (2006). Arazá Origen, fisiología y conservación Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Editorial Panamericana.

Hernández, M.S., Martínez, O., Fernández-Trujillo, J.P. (2007). Behavior of arazá fruit quality traits during growth, development and ripening. *Scientia Horticulturae* 111: 220-227.

Jiménez, S.P., Hernández, M.S., Carrillo, M.P., Barrera, J.A., Martínez, O., Fernández-Trujillo JP (2008), 'Puntos críticos en la fisiología y la conservación postcosecha de dos mirtáceas amazónicas (arazá y camu camu)', En Oria R, Val J, Ferrer A, Avances en maduración y post-recolección de frutas y hortalizas, Zaragoza (España), pp. 410-417.

Singh Hill, S. G. y Tuteja N. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*: 48: 909-930



4. Fenología del Arazá (*E. stipitata* Mc Vaugh) en la Amazonia norte colombiana.

García A¹., Vargas G¹., Barrera J¹.,
Martínez O¹., Melgarejo L.M.²

¹ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi.

² Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

Las relaciones entre el comportamiento periódico de las plantas y su medio ambiente climático se define como fenología, este aspecto permite obtener información muy valiosa de la época de reproducción, producción de frutos y semillas, ciclos de crecimiento vegetativo, entre otros (Fournier y Champartier, 1978). La fenología es de suma importancia en la comprensión de la compleja dinámica de los ecosistemas forestales y explica muchas de las relaciones de las plantas con el clima y el componente edáfico (Fournier, 1976), a pesar de lo anterior, estos estudios son escasos en la mayoría de las regiones tropicales, especialmente en la región de la Amazonia Colombiana, siendo ésta una de las regiones donde la diversidad biológica, permite una expresión más compleja en la fenología.

Por otra parte Newstrom *et al.*, (1994) señala los estudios fenológicos como un importante componente de la biología de poblaciones de plantas y la ecología de comunidades. Hicieron énfasis en que los patrones de crecimiento temporal y reproducción en plantas tienen una importante influencia en la estructura y dinámica de comunidades animales, además, reconocieron que aunque en bosques tropicales la estacionalidad es menos pronunciada que en climas templados, la fenología puede responder sustancialmente a las preguntas actuales de la biología de poblaciones vegetales.

Mooney et al., (1980) y Huxley (1983) destacaron que el conocimiento y la comprensión de los patrones fenológicos de especies arbóreas en ecosistemas naturales es de interés básico no solo en estudios de biodiversidad, productividad y organización de las comunidades y de las interacciones de las plantas con la fauna, sino también en programas de conservación de recursos genéticos, manejo forestal y viveros forestales.

La fenología es definida entonces, como la ciencia que estudia los fenómenos biológicos evaluados periódicamente; acomodados a ritmos estacionales, que tienen relación con el clima y el curso anual del tiempo atmosférico en un determinado lugar (García, 2006). Teniendo en cuenta este fenómeno y la poca disponibilidad de información básica de las especies vegetales alimenticias (promisorias) de los bosques tropicales, se evaluó el proceso fenológico del arazá bajo modelos de producción predominantes en dos unidades fisiográficas de la Amazonia Norte Colombiana, semanalmente durante un periodo de un año (2009).

Los datos climatológicos de precipitación (mm) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) fueron obtenidos de la estación meteorológica de la granja experimental del Instituto Sinchi (tierra firme) y de la estación portátil localizada en la finca del usuario Armando Ortiz en la vereda Puerto Colombia (vega de río). En la figura 1 se muestra la distribución semanal de las variables climáticas (precipitación acumulada y temperatura promedio por semana) para cada condición ecosistémica.

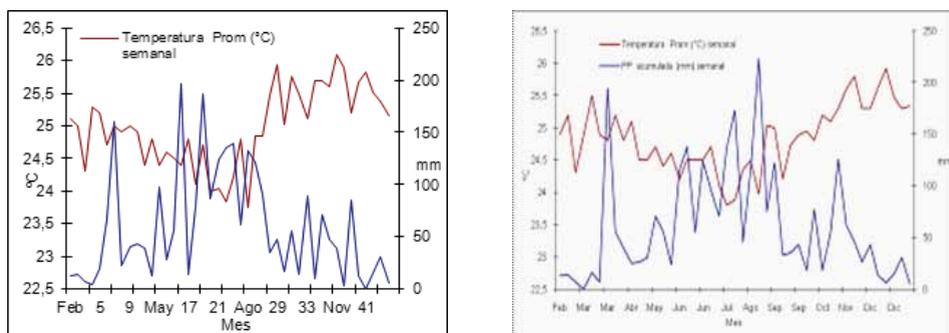


Figura 1. Distribución mensual de las variables climáticas precipitación y temperatura diaria promedio en vega de río (A) y tierra firme (B) durante el año 2009.

El comportamiento climático durante el periodo de evaluación, muestra un regimen unimodal de la precipitación, con una variante durante el mes de abril donde se presentó una disminución apreciable en los volúmenes de lluvia. Los mayores registros de precipitación se observan durante los meses de junio a septiembre en ambas condiciones fisiográficas, con una leve diferencia en el periodo seco de agosto en el cual se observa menores precipitaciones en la unidad de tierra firme. La temperatura por su parte registra una tendencia semejante en las dos unidades diferenciadoras en una mayor temperatura durante el mes de septiembre en la unidad de vega del río.

Evaluación de los estados fenológicos del desarrollo de hoja en arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh)

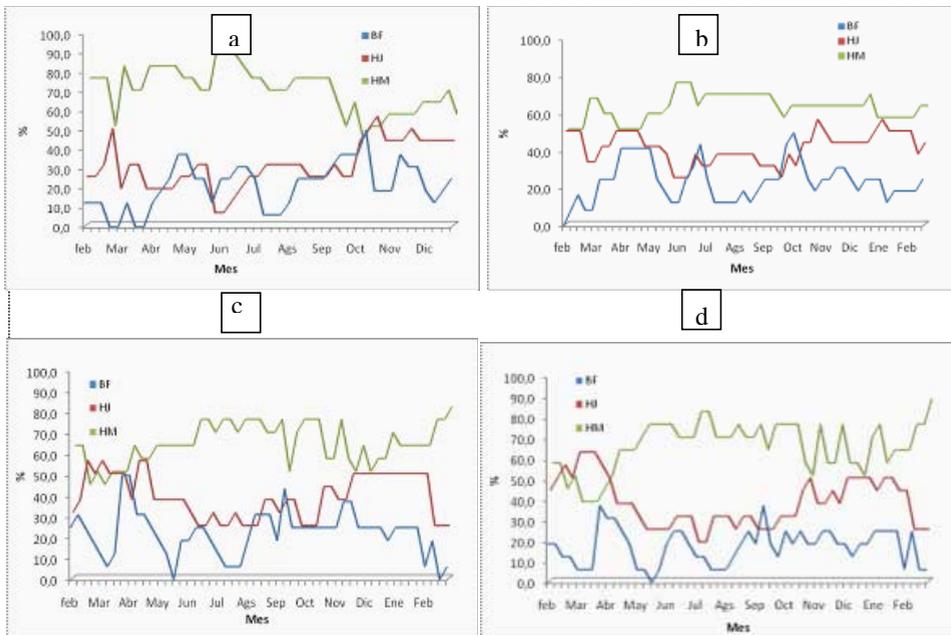


Figura 2. Manifestación de los estados fenológicos de brotación foliar (BF), hoja joven (HJ) y hoja madura (HM) en plantas de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) del morfotipo grande (a) y morfotipo Aperado (b) en fisiografía de vega de río (arriba) y morfotipo grande (c) y morfotipo pequeño (d) en fisiografía tierra firme (abajo), durante el año 2009.

Tabla 1. Morfotipos seleccionados para el seguimiento del crecimiento y desarrollo de los frutos de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh).

Unidad Fisiográfica	Morfotipo evaluado
Vega de río	Morfotipo I (plantas con fruto grande)
	Morfotipo III (plantas con fruto aperado)
Tierra Firme	Morfotipo I (plantas con fruto grande)
	Morfotipo II (plantas con fruto pequeño)

Los morfotipos evaluados se muestran en la tabla 1. La figura 2 muestra el comportamiento de los estados fenológicos del desarrollo de hoja de arazá en cada una de las áreas de estudio durante el periodo de evaluación. Las plantas en unidades fisiográficas de tierra firme y vega de río presentaron los estados de brotación foliar, hoja joven y hoja madura durante todas las semanas de registro, en donde se observó un mayor % de hojas maduras que de hojas jóvenes. Los picos más altos de brotes foliares y hojas jóvenes en plantas de tierra firme ocurrieron entre la semana 8 a la semana 11 y en vega de río entre la semana 30 a la 34.

En la figura 3 se observa la manifestación de los estados de botón floral (BF), flor abierta (FA) y flor fecundada (FF) de las plantas de arazá en tierra firme y vega de río.

Durante las primeras semanas las plantas presentan todos los estados de botón floral (BF), flor abierta (FA) y flor fecundada (FF) con diferentes intensidades. El pico de floración más alto en plantas de tierra firme ocurre al final del año entre las semanas 44 y 48 correspondiente a los meses de diciembre y enero, alcanzando valores del 56,25% en botones florales, 35,42% en flores abiertas y 62,5% en flores fecundadas. En plantas de vega de río, los valores máximos se observaron a partir de la semana 43 finales de diciembre y hasta febrero con intensidades máximas del 50% en botones florales, 49% en flores abiertas y 60% en flores fecundadas; los registros de precipitación fueron los más bajos durante estas semanas y la temperatura promedio fue de 27°C. La floración del arazá es consistente con el periodo seco y mayo temperatura promedio en la región. En vega del río se presentan 3 picos de floración en junio-julio, septiembre-octubre y enero-febrero, mientras que en tierra firme se presentan los tres picos claramente definidos; entre abril-mayo, agosto-septiembre y enero-

febrero, aunque en esta unidad el morfotipo pequeño presenta un pico prolongado de floración entre septiembre y diciembre.

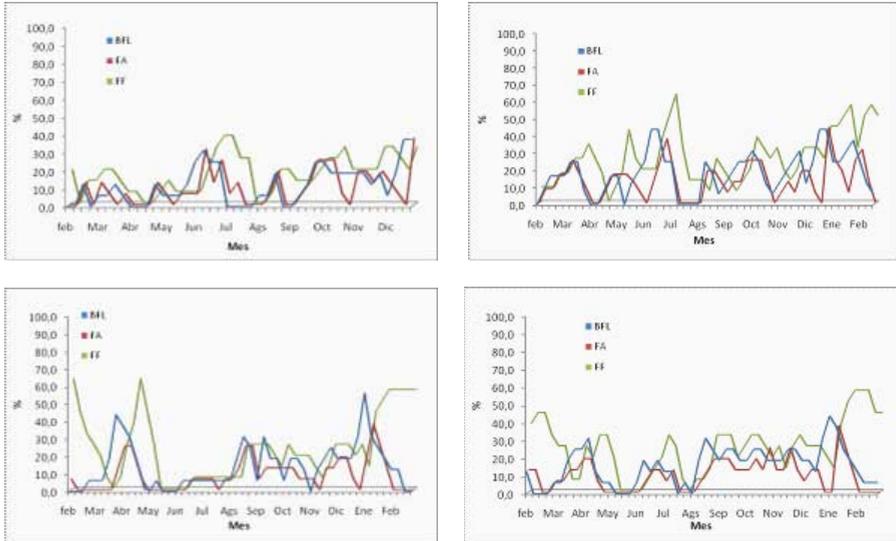


Figura 3. Manifestación de los estados fenológicos de botón floral (BFL), flora abierta (FA) y flor fecundada (FF) en plantas de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) del morfotipo grande (a) y morfotipo Aperado (b) en fisiografía de vega de río (arriba) y morfotipo grande (c) y morfotipo pequeño (d) en fisiografía tierra firme (abajo), durante el año 2009.

Como se ilustra en la figura 3 las plantas en tierra firme y vega de río manifestaron los estados de fructificación prácticamente durante todo el año. Los picos más altos en tierra firme ocurrieron entre la semana 14 a la 19 alcanzando intensidades del 25% para fruto cuajado, del 40% para fruto verde y del 31% para fruto maduro; y en vega de río el pico más alto se observó durante las primeras cuatro semanas con valores máximos del 38% en frutos cuajados, 48% en frutos verdes y 38% en fruto maduro.

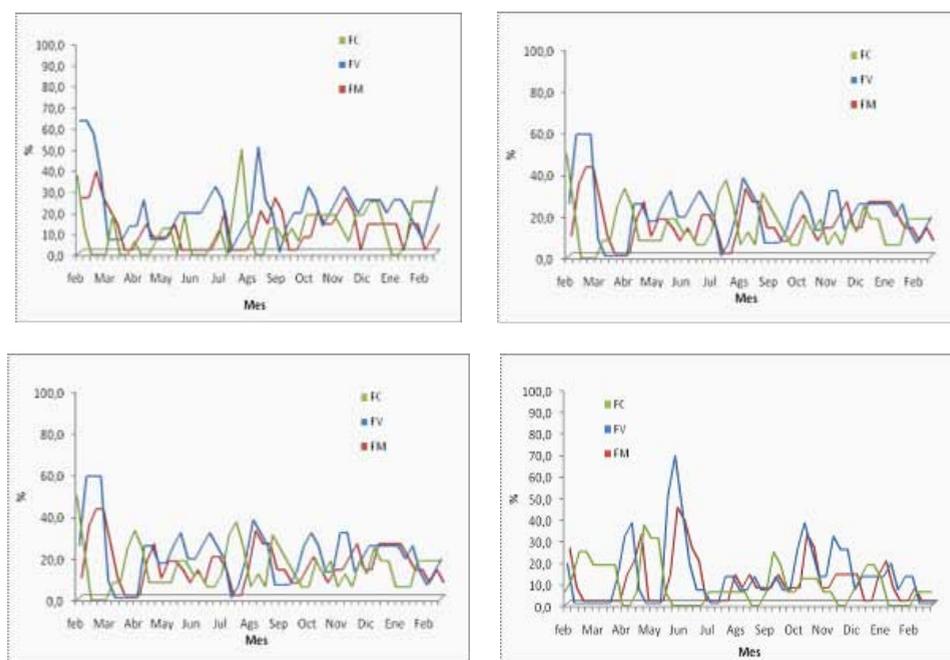


Figura 4. Manifestación de los estados fenológicos de fruto cuajado (FC), fruto verde (FV) y fruto maduro (FM) en plantas de arazá (*Eugenia stipitata* Mc. Vaugh) del morfotipo grande (a) y morfotipo Aperado (b) en fisiografía de vega de río (arriba) y morfotipo grande (c) y morfotipo pequeño (d) en fisiografía tierra firme (abajo), durante el año 2009.

La producción de frutos de arazá resultó ser mayor en el ecosistema de vega de río, ya que los estados de fructificación evidenciaron una intensidad promedio del 20%, mientras que en tierra firme las plantas manifestaron una intensidad promedio del 10%, lo que indica que el porcentaje de aborto de flores y frutos es menor que en la unidad de vega de río.

Los eventos fenológicos descritos con anterioridad son una demostración clara de la interacción que las plantas hacen con el medio ambiente que las rodea. A pesar que el comportamiento climático no difiere de manera apreciable entre una localidad y otra, las pequeñas diferencias climáticas que se observan son suficientes para alterar ciclos fenológicos y generar una expresión característica de cada morfotipo en cada ambiente en particular.



Figura 5. Eventos fenológicos observados en arazá.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Fournier, L. A. & C. Charpantier. 1978. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Cespedesia*. Suplemento 2. Vol VII, 25-26.

Fournier, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba* 26: 54-59.

Huxley, P. A. 1983. Phenology of tropical woody perennials and seasonal crop plants with reference to their management in agroforestry systems, p. 503-525. In P. A. Huxley (ed.). *Plant research and agroforestry*. International Center for Research in Agroforestry, Nairobi, Kenia.

Newstrom L.E., Frankie G.W. & Baker H.G. (1994) A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica.



5. La ecofisiología como herramienta forestal. Caso de estudio Arazá (*Eugenia stipitata* Mc Vaugh) en la Amazonia norte colombiana.

Barrera J¹., Melgarejo L². M., García A¹.,
Vargas G¹., Martínez O¹., Hernández M.S¹.

¹ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi

² Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

La ecofisiología vegetal es la ciencia que estudia la interacción entre las plantas (material genético) y el ambiente así como los procesos vitales de aclimatación y adaptación subyacentes. En su relación con el ambiente que las rodea, las plantas están sometidas a diferentes estreses ambientales, tanto abióticos como bióticos. Estos factores afectan al crecimiento, productividad, supervivencia y reproducción de las plantas, que evolutivamente han desarrollado mecanismos para adaptarse y soportar dichos fenómenos. El estudio de la ecofisiología sirve no sólo para conocer cómo los estreses ambientales afectan a las plantas y las respuestas que éstas presentan, sino también cómo debe ser considerada y usada como ciencia básica y/o herramienta técnica en un amplio rango de disciplinas relacionadas con la biología vegetal: agricultura, botánica, patología, horticultura, silvicultura, genética, etc. (Prasad, 1997).

Una característica común a la mayoría de los estreses abióticos es que promueven estrés hídrico en los tejidos vegetales como consecuencia de desequilibrios entre la absorción de agua por las raíces y la pérdida de la misma a través de las hojas y la parte aérea por transpiración. Estos desequilibrios hídricos se producen tanto de una manera primaria, como en el caso de la sequía, como de una manera secundaria, como ocurre en los estreses por bajas temperaturas, salinidad, anoxia, contaminantes, etc., lo

cual permite utilizar la metodología del estudio de las relaciones hídricas del continuo hídrico suelo-planta-atmósfera, como método común.

Cada organismo tiene un rango estrecho de condiciones en las cuales se desarrolla mejor y dentro de ese rango, un punto óptimo, sujeto a la selección natural, que le permite funcionar adecuadamente bajo condiciones ambientales específicas (Ricklefs y Miller, 2000). Las plantas están expuestas a una amplia fluctuación de condiciones ambientales como son la luz y la temperatura así como, el suministro de agua y nutrimentos, por lo que han aclimatado, su aparato fotosintético, a nivel de la hoja, para ser altamente flexible en estructura y actividad (Loomis y Amthor, 1999).

Tabla 1. Información de campo sobre la rizósfera de Arazá (*E. stipitata*) en dos unidades fisiográficas: Tierra Firme y Vega del Río.

	Pto Colombia Vega del Río	El Resbalon Tierra firme
No. de Morfotipo	1, 2 y 3	1, 2 y 3
GPS:	2°36'13.2" N; 72°39'0.05" W	2°32'59.2"; 72°29'2.2" W
EDAD:	10 años aprox.	6 años aprox.
Códigos de la muestra por parcela:	V MF 1, 2 y 3 R(1, 2 y 3)	TF MF 1, 2 y 3 R(1, 2 y 3)
Espesor del horizonte orgánico (cm):	0 cm	0 cm
Capa de hojarasca (cm):	2 cm	0 cm
Presencia de Lombrices: 1. Ausentes 2. Escasas 3. Mediana 4. Abundantes	1	1
Actividad de Macrofauna: 1. Poca 2. Media 3. Alta	1	1
Maraña de raíces: (finas, medias, gruesas) 1. Pocas 2. Abundantes 3. Muy abundantes	1	1
Observaciones Generales:	*Podas drásticas *Abonos bocachi (2 kg/planta) *Cultivos asociados: Borojó	*No poda *Abonos bocachi (2 kg/planta)

Tabla 2. Resultados Análisis físico-químicos de suelos de Guaviare realizado por el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC).

Identificación de Campo	Granulometría			Clase TEXT. Final.	pH ref. 1,1	Al Meq/ 100 ²	S.A.I %	Materia Orgánica								
	Arena	Limo	Arcilla					MO %	Nitrógeno Total (%)							
Tierra Firme	41,6	26,2	32,2	Far	4,6	2,2	88,1	0,41	0,06							
Vega del Rio	11,6	60,3	26,1	FarL	5,9			0,88	0,05							
Vega del Rio	11,6	62,3	26,1	FL	5,8			0,48	0,06							
Tierra Firme	22,6	16,3	61,1	Ar	3,9	8,5	91,3	1,8	0,18							
Identificación de Campo	Elementos Mayores (meq/100 g)						% SB					Elementos Menores (ppm)				
	CIC	Calcio	Magnesio	Potasio	Sodio	SB	SB	Mn	Fe	Zn	Cu	B	P	(ppm)		
Tierra Firme	6,5	0,10	0,06	0,05	0,08	0,29	4,4	6,7	43,3	0,28	0,81	0,04	0,31			
Vega del Rio	7,5	4,1	0,08	0,15	1,1	0,3	52,9	22,6	84,1	0,80	6,1	ND	47,6			
Vega del Rio	6,8	3,6	1,0	0,16	0,01	4,9	72,4	23,5	115	0,88	5,2	ND	46,1			
Tierra Firme	21,9	0,30	0,21	0,28	0,02	0,81	3,7	3,5	65,8	0,10	0,39	0,87	4,8			

Como se puede apreciar las características fisiográficas de los paisajes predominantes en la Amazonia Norte Colombiana, difieren entre sí, con lo cual cada uno le imprime caracteres propios a las comunidades vegetales que allí se desarrollan y presionan de manera diferencial a las especies nativas que muestran rango amplio de adaptación y buen comportamiento en estos ambientes. El arazá (*E. stipitata*) como arbusto asociado a los modelos multiestratados de la región, han demostrado buen comportamiento productivo en estos paisajes sin que hasta ahora se halla desarrollado un estudio que muestra los mecanismos que le permiten adaptarse y desempeñarse con éxito bajo las limitaciones que el ambiente Amazónico impone.

Entre estas limitaciones se destacan las de tipo edáfico (Tabla 2) como son suelos con alta concentración de aluminio y baja fertilidad, las de tipo ambiental con niveles de irradiancia altos (Figura 1) y regímenes de temperatura y pluviosidad con cambios extremos que afectan el normal desempeño fisiológico de las especies. En este capítulo se analiza mediante herramientas fisiológicas el desempeño ecológico del arazá bajo los ambientes de producción predominantes en la Amazonia Norte Colombiana.

Las respuestas de las plantas a la intensidad lumínica tienen, en principio, dos límites de referencia: el punto de compensación (PCL) y el punto de saturación de luz (PSL). El primero es el nivel de intensidad lumínica en el cual la fotosíntesis, medida como consumo de CO_2 y la respiración, medida como liberación de CO_2 , son iguales. (Ulrich, 1997; Ricklefs y Miller, 2000). Este parámetro varía con las diferentes especies y con las condiciones en las cuales se desarrollan las plantas (Taiz y Zeiger, 1998).

La fotosíntesis comprende dos reacciones globales diferenciadas, la primera serie de reacciones involucra la toma y conversión de energía lumínica la cual se transforma en energía bioquímica estable, es decir, es el proceso de conversión de energía lumínica en electroquímica y se da por algunos complejos de pigmentos-proteínas que “dirigen” los fotones hacia los centros de reacción donde se convierte en una cadena de electrones que en último término producen NADPH y ATP; el segundo conjunto de reacciones consiste en la toma de materia mediante la asimilación de elementos constitutivos provenientes de agua, dióxido de carbono, nitratos, entre otros, durante este proceso se asimilan los elementos requeridos para la construcción de biomoléculas.

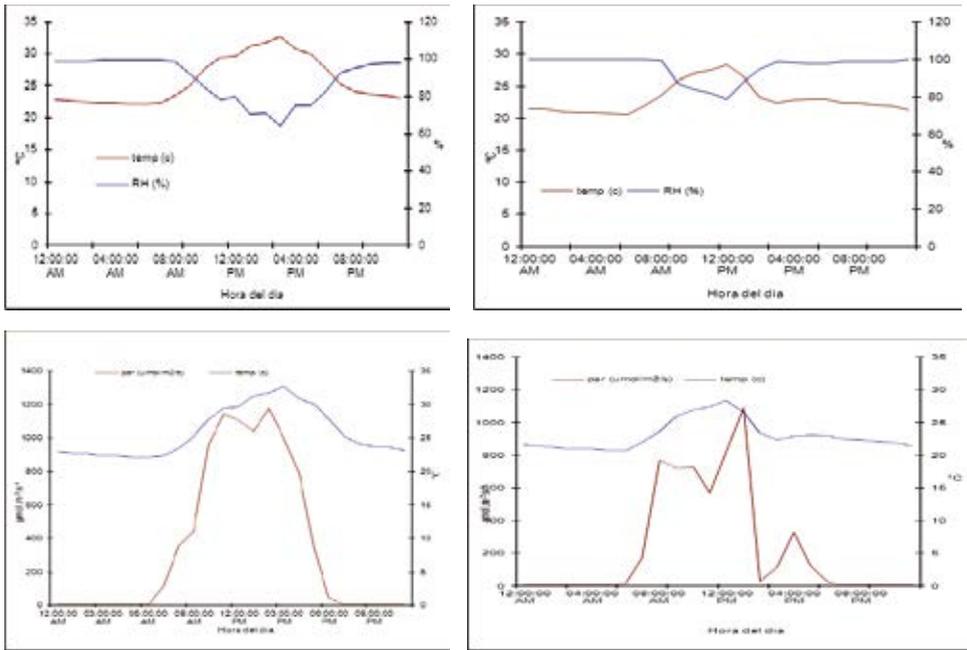


Figura 1. Comportamiento durante un día típico de la Temperatura (T°), la Humedad Relativa (HR) y la radiación fotosintética Activa (PAR) en época seca (izquierda) y húmeda (derecha) en la unida fisiográfica de vega del río (arriba) y tierra firme (abajo).

De mayor importancia es, sin duda alguna, la respuesta fotosintética; pues la fotosíntesis es el punto de encuentro entre el mundo físico y el biológico (Ricklefs y Miller, 2000). De ahí la enorme importancia de la respuesta adaptativa de las plantas a la intensidad lumínica.

Dentro de las adaptaciones que presentan las plantas, son de gran importancia las relacionadas con la intensidad lumínica, pues están conectadas con el uso eficiente de la energía. Ésta es indispensable para crecer, desarrollarse y producir. Como establecen Salisbury y Ross (2000) la luz es un factor esencial para el desarrollo y la producción vegetal, y uno de los menos estudiados en nuestro medio. Así mismo, la intensidad lumínica es quizás el factor de mayor variación y juega el papel más prominente en el comportamiento ecofisiológico de las plantas (Ulrich, 1997).

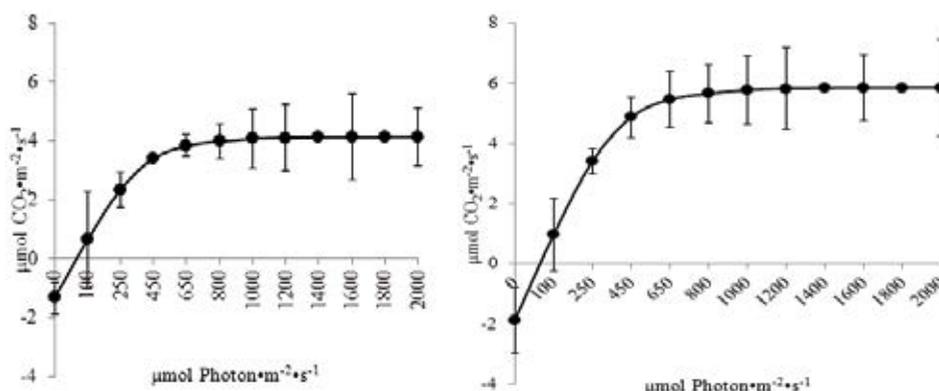


Figura 2. Curvas de luz de arazá (*E. stipitata*) en unidad fisiográfica de vega del río (izquierda) y tierra firme (derecha).

Así por ejemplo el punto de compensación de luz de los arboles de araza en la vega del río el cual se encuentra por debajo de los 166 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Este valor es el reflejo de una planta con hojas adaptadas a sombra permanente. Por el contrario en tierra firme el punto de compensación esta por debajo de 90 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Larcher, 2003 menciona que árboles de bosques tropicales, deciduos y perennes tienen puntos de compensación de luz por debajo de lo 50 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Con los datos obtenidos no se podría asegurar que el punto de saturación está por encima de los 1500 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, ya que la curva de tendencia no muestra una inflexión apreciable en este rango. Larcher, 2003 expresa que los puntos de saturación en árboles tropicales deciduos y perennes están por encima de los 800 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. y hasta los 1500 $\mu\text{moles de fotones. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Tabla 3. Parámetros fotosintéticos de hojas de arazá. Tasa de fotosíntesis a luz saturante (A_{max} , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of CO_2), producción de quantum aparente (A_{qe} ($\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de CO_2)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones), PCL (Punto de compensación de luz $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones), PSL (Punto de saturación de luz $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fotones).

Localidad	r^2	A_{max}	A_{qe}	PCL	PSL
Tierra firme	0.9133	5.8535	0.004591	60.7	542
Vega del río	0.9175	4.1302	0.004747	62.5	568

Para conocer cómo el estrés afecta a una determinada especie, antes es necesario conocer el funcionamiento de ésta en condiciones no estresantes. La caracterización de la respuesta fotosintética a parámetros ambientales como la luz, la temperatura y el CO₂ ambiental nos proporciona una información valiosa sobre las capacidades fotosintéticas de la especie (Prasad, 1997).

La tasa fotosintética varía con la concentración de CO₂, la intensidad de la radiación solar, la temperatura, la habilidad de la planta para regular la pérdida de agua y la concentración y disponibilidad de nutrimentos. El metabolismo fotosintético es el proceso fisiológico más importante: de él dependen la productividad primaria y el rendimiento de los cultivos (Zelitch, 1982; Beadle *et al.*, 1985; Boerma y Ashley, 1988; citados por El-Sharkawy *et al.*, 1993)

El arazá es un arbusto que presenta bajas tasas de fotosíntesis durante la estación seca del año (enero-marzo) lo cual es consecuencia de la baja disponibilidad de agua durante estos periodos. La tasa de asimilación neta o fotosíntesis se ve más afectada en los arbustos que crecen en tierra firme, donde las condiciones de nutrición y disponibilidad de agua son más limitantes. No hay una distinción clara entre los morfotipos más comunes de la zona en cuanto a su tasa de fotosíntesis, pero si se aprecia una pequeña variación en los horarios de máxima fotosíntesis, en especial durante la estación húmeda. Así por ejemplo, en el morfotipo 1 de fruto grande, el punto de máxima fotosíntesis se desplaza hacia horas de la mañana durante la estación seca, ya que el punto máximo de DPV en la época seca se da luego del medio día.

Durante la estación seca la fotosíntesis en todos los casos decrece a partir de media mañana (9 am) a diferencia de lo que sucede durante la estación húmeda, donde decrece después de medio día (12 m). Este comportamiento es consecuencia del cierre estomático para evitar pérdidas de humedad a través de la transpiración.

Walters (2005) postuló que los cambios en el ambiente tienen un impacto importante en el aparato fotosintético, ya que no sólo éste es la fuente de energía de la planta y el sitio de fijación del carbono, sino también el lugar donde se presenta el mayor daño bajo condiciones de estrés.

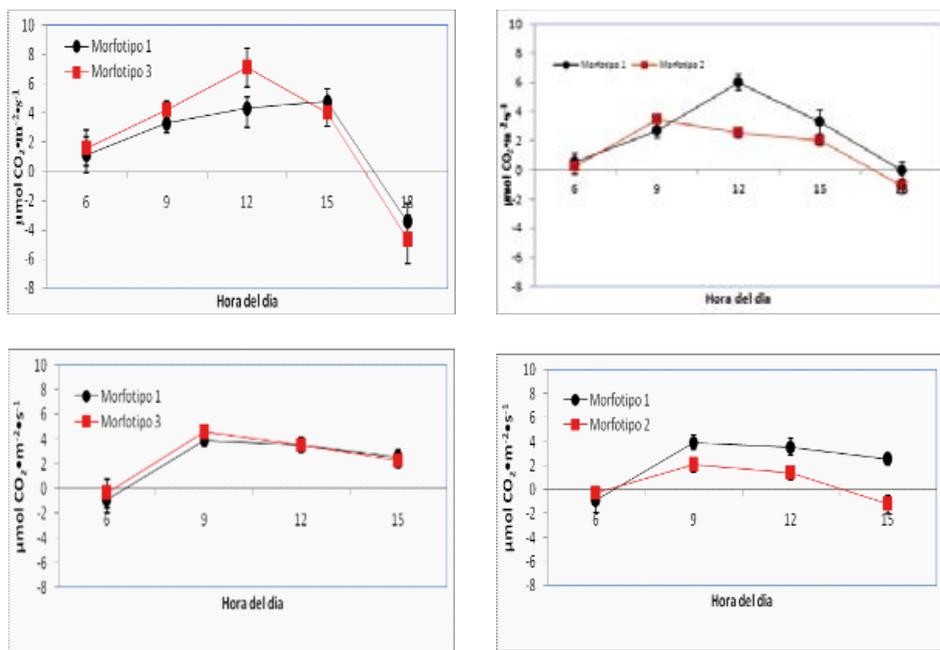


Figura 3. Curso diario de Tasa de asimilación de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

Gran parte del estado hídrico de la planta está dado por el proceso de la transpiración, en la cual la planta pierde agua, ocurre en toda la superficie foliar, tallos (a través de lenticelas), flores y frutos. La transpiración es un proceso clave en la formación de biomasa, además de participar de forma relevante en la estabilización de la temperatura de la tierra. A nivel foliar se dice que la transpiración sería un proceso secundario inevitable, resultado de la necesidad de la apertura estomática para realizar fotosíntesis en horas del día donde el déficit de presión de vapor es mayor (Larcher, 2003).

La transpiración en los arbustos de arazá tiene variaciones considerables entre épocas y entre localidades. Las mayores tasas transpiratorias se observan en la vega del río durante la época seca. Los arbustos que se desarrollan en condiciones de tierra firme están mejor adaptados al déficit

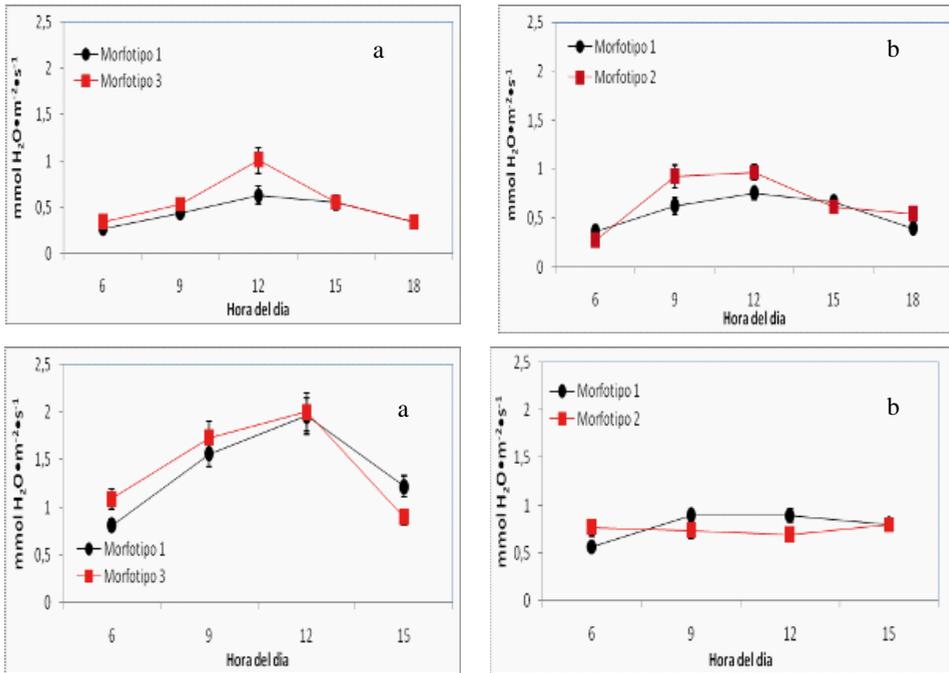


Figura 4. Curso diario de Transpiración de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

hídrico exhibiendo menores tasas transpiratorias, durante la época seca y en todo caso menores a las exhibidas por los arbustos en vega del río durante la época húmeda. Las tasas de transpiración se hacen mayores hacia el medio día y al observar los potenciales hídricos estos se hacen más negativos hacia el mismo periodo. Este comportamiento da una idea del comportamiento continuo suelo, planta atmósfera.

La alta transpiración estuvo asociada con una mayor tasa fotosintética. Al respecto, Salisbury y Ross (1994) expresan que las temperaturas elevadas están relacionadas con una mayor transpiración, para el control de la temperatura interna; por lo tanto, al estar el estoma más abierto permite un incremento en el flujo de CO_2 y mayor tasa fotosintética.

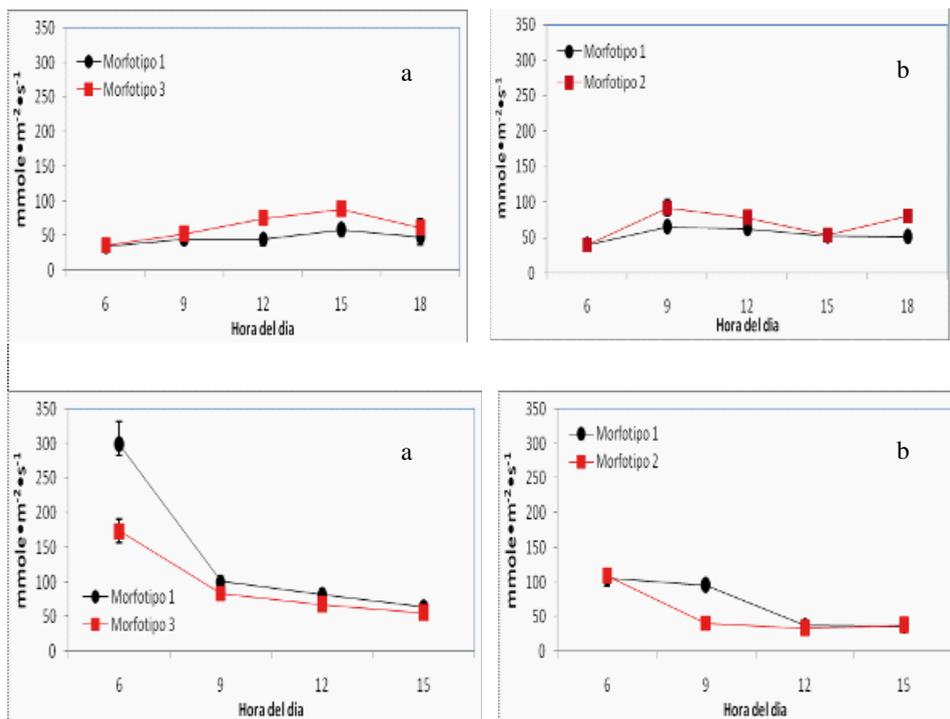


Figura 5. Curso diario de conductancia estomática de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

Las tasas fotosintéticas también se rigen por varias conductancias difusivas que limitan la transferencia de CO₂ desde la atmósfera hacia los sitios de carboxilación. Tradicionalmente, los estomas han sido considerados con el papel de control más importante en este proceso, pero una creciente evidencia sugiere que la conductancia del mesófilo (g) puede limitar el flujo de CO₂ hacia la cloroplastos, y por lo tanto las tasas de fotosíntesis, en aproximadamente la misma magnitud que la conductancia estomática (g_s). Esto parece especialmente importante en los árboles de hoja perenne con hojas gruesas con apretadas células del mesófilo y un camino relativamente largo para la difusión del CO₂ desde los estomas a los cloroplastos (Araujo *et al.*, 2008)

El DPV influye en gran medida la apertura estomática y por tanto la transpiración. Se ha reportado que el DPV determina más que variables

climatológicas simples, la tasa fotosintética a partir del control de la apertura estomática, ya que el cierre estomático estaría dado por un aumento del DPV (Melgarejo et al., 2010). El DPV en la vega del río durante la época seca, presenta un rango amplio de horas donde se incrementa de manera constante siendo entre las 9 am y las 6 pm, mientras que durante la época húmeda el rango de ascenso se da entre las 9 am y las 2 pm. Por esta razón la conductancia estomática disminuye de manera constante a partir de las 9 am en la estación seca, mientras que en la estación húmeda el comportamiento es muy estable, con un leve ascenso luego de la disminución del DPV en horas de la tarde.

La sensibilidad encontrada en la conductancia estomática a los cambios en el DPV en condiciones de déficit (época seca) sugiere que los cambios en control estomático responde también a los mensajes de las raíces (Sharp and Davies, 1989; Farquhar et al., 1989).

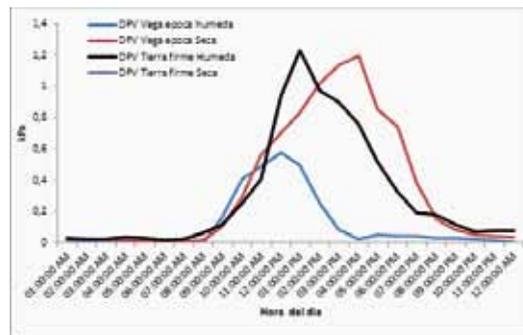


Figura 6. DPV (Déficit de presión de vapor durante un día promedio en las estaciones húmeda y seca en las unidades fisiográficas de Vega y tierra firme en Guaviare.

De acuerdo con Salysbury y Ross (1994), la fotosíntesis en las plantas C3, se ubica en el intervalo entre los 15 y 25°C. En el caso del arazá se observa que en todos los casos la temperatura de la hoja siempre se mantuvo por encima de los 25°C. Niinemets et al. (1999), encontraron que a lo largo de los gradientes de luz en el follaje de las plantas, existe una relación positiva entre la radiación y la temperatura del aire, e inversa entre aquella y la humedad, por lo cual afirmaron que el DPV está directamente relacionado con la irradiación.

Brooks *et al.* (1997) enunciaron que la dinámica temporal y espacial de intercambio de gases en el follaje es influida por factores ambientales, aspecto sobre el cual diversos autores señalaron que los gradientes verticales en fotosíntesis neta eran condicionados por la disponibilidad de luz. Igualmente, afirmaron que los patrones de variación en la conductancia estomática y la T eran más complejos, ya que éstos eran afectados por la luz, la conductancia de la capa limítrofe y el DPV en el aire.

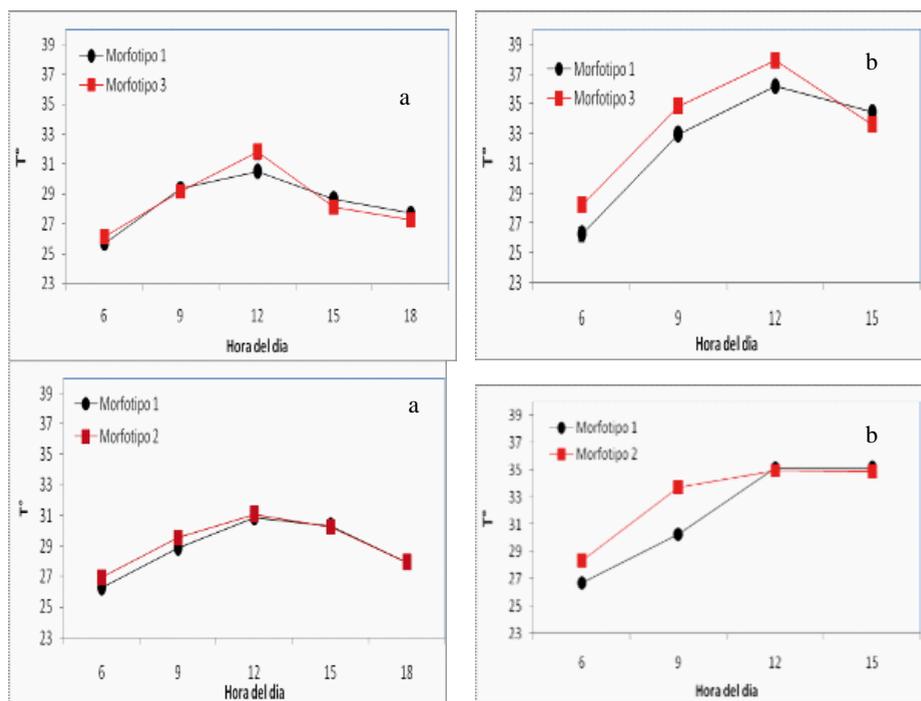


Figura 7. Curso diario de temperatura de la hoja de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

Se ha señalado que la luz es un factor determinante del funcionamiento de las plantas, relacionado con fijación fotosintética del dióxido de carbono y que la maquinaria de los vegetales responde a los cambios en irradiación y calidad de la luz, dadas las fluctuaciones que ocurren inevitablemente en este factor durante el crecimiento y el desarrollo (Bukhov, 2004).

Es necesario considerar que las hojas de muchas especies C3 son incapaces de aprovechar luz adicional por encima de un flujo fotónico fotosintético (FFF) de $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, lo que representa, aproximadamente, el 25% de la exposición total. Por ello, la tasa máxima de asimilación se puede considerar como una medida de la capacidad fotosintética de la hoja (Moreno, 1997). En las plantas, altos niveles de radiación, provocan fotoinhibición de la fotosíntesis y destrucción fotooxidativa del aparato fotosintético (Osmond, 1994) caracterizado por una reducción en la eficiencia de la utilización de la luz (Krause & Weis, 1991). La fotoinhibición es provocada por la pérdida del funcionamiento de los fotosistemas II (FSII) que se manifiesta como una disminución, transitoria o permanente, en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (mol de CO_2 fijado por mol de fotones absorbido) en niveles de luz de baja intensidad (Osmond, 1994).

Esta disminución en la eficiencia de la fotosíntesis y en el funcionamiento de los FSII, podría estar o no, bajo luz saturante, acompañada por una disminución en la máxima capacidad fotosintética (A_{max}), en que bajo diferentes estrés o inherentes limitaciones en la capacidad para utilizar altos niveles de radiación, las hojas absorben más energía lumínica de la utilizada en la fotosíntesis (Osmond, 1981). La fotoinhibición puede ser el resultado del “fotodaño” directo en los FSII y producto de la “fotoprotección” en la cual la excesiva energía de excitación es reorientada y disipada principalmente como calor, procesos que logran un balance entre la energía recibida por los FSII con la capacidad de éstos para utilizarla (Baker, 1991; Demmig-Adams & Adams 1992; Aro et al. 1993; Long et al. 1994; Osmond, 1994).

La energía de la luz en longitudes de onda de 400 a 700 nm es absorbida por la clorofila y puede seguir tres caminos: i) ser usada para dirigir la fotosíntesis (procesos fotoquímicos), ii) disipada como calor o iii) reemitida en pequeñas pero detectables cantidades de radiación de longitud de onda más larga (rojo/rojo lejano) (procesos no fotoquímicos), esta emisión de luz es llamada fluorescencia de la clorofila a. Los tres procesos se dan en competencia, así que incrementos en la eficiencia de alguno puede inducir decrecimiento en los otros dos. De esta manera midiendo el rendimiento de la fluorescencia de la clorofila a se proporciona información sobre cambios en la eficiencia de la fotoquímica y la disipación de calor (Maxwell y Johnson 2000, citados por Solarte et al., 2011).

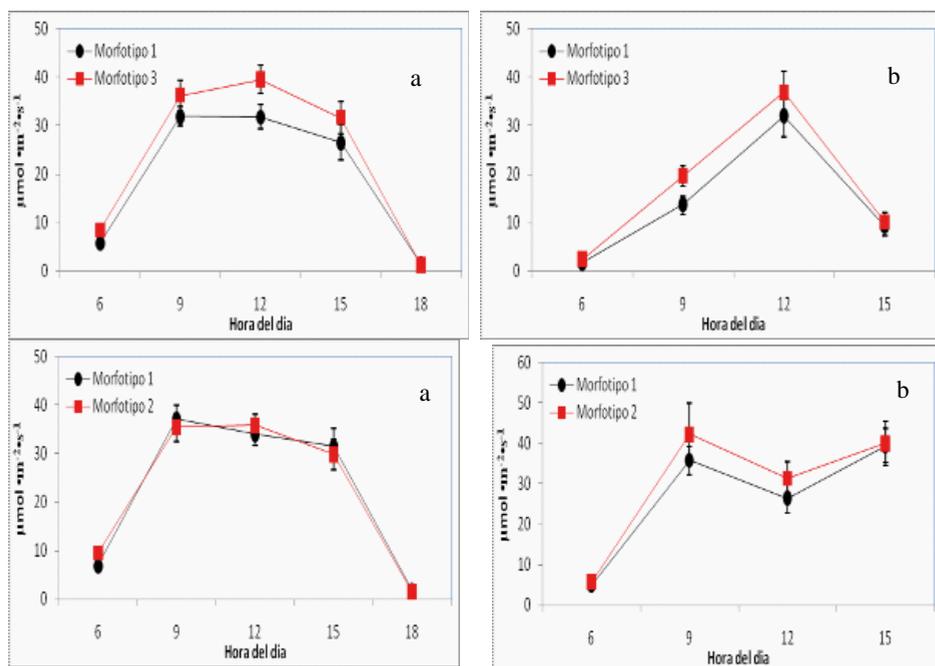


Figura 8. Curso diario de ETR (Tasa de transferencia de electrones) de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

En arazá la evaluación de la fluorescencia se analiza desde tres aspectos fundamentales. En primer lugar la ETR (Tasa de transferencia de electrones) Se observa el ajuste existente entre la tasa de transferencia de electrones (ETR) (figura 8) y la tasa de absorción de CO₂ (figura 3) de los morfotipos en todas las condiciones, pero en especial durante la estación seca en tierra firme. Esta tendencia sugiere que hay una disipación del exceso de electrones ya sea a través de la fotorrespiración o el ciclo del agua-agua, o ambos, (Niyogi 2000, Ort y Baker, 2002). La función fotoprotectora de la vía fotorrespiratoria se demostró ampliamente en las plantas de tabaco transgénicas, así como en las plantas de soya tipo salvaje (Kozaki y Takeba, de 1996, Jiang *et al.*, 2006), mientras que Asada (1999, 2000) puso claramente de manifiesto la estrecha asociación del ciclo del agua-agua con la protección al exceso de luz.

El arazá muestra puntos de saturación entre los 500 y 600 mmoles de fotones $\cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (Tabla 3) y los niveles de radiación PAR que alcanza la zona durante el día independiente de la estación en que se encuentre, supera los 1200 mmoles de fotones $\cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. Esta situación debería generar fotoinhibición. Algunos autores utilizan el término fotoinhibición para la caída de eficiencia máxima del PSII (estimado por la disminución de la fluorescencia variable o Fv no reversible en la oscuridad) (Wijk y van Hasselt, 1993).

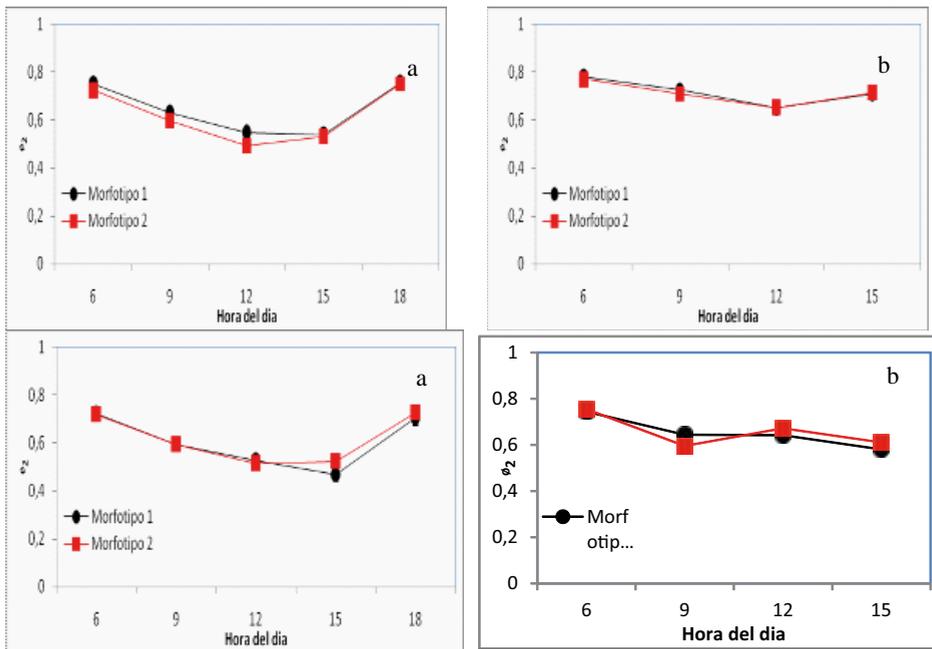


Figura 9. Curso diario de ϕ_2 (Eficiencia cuántica del fotosistema II) de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo). Las barras corresponden al error estándar (SE).

El rendimiento cuántico efectivo (ϕ_2) de conversión de energía fotoquímica en el fotosistema II (PSII) en los arbustos de arazá nos muestra la capacidad de disipar la energía excedente de la luz en forma de calor en el complejo antena del PSII, la cual junto con la extinción de la energía a través de los sumideros de electrones son mecanismos suficientes para evitar daños por fotoinhibición, bajo las condiciones de alta irradiancia de la zona, (figura

1). Esto hace evidente una recuperación rápida y completa de la eficiencia del PSII (ϕ_2) a los valores cercanos a 0,8 en los árboles durante las dos estaciones (figura 9), pero en especial durante la estación seca. De esta manera, la fotoprotección puede ser capaz de prevenir la fotoinactivación, disminuyendo la presión de excitación en el centro de reacción del PSII.

La determinación del rendimiento cuántico máxima del PSII (Fv/Fm) es un muy buen indicador del estado fisiológico de la planta, ya que depende de la integridad del complejo PSII/LHCII (complejo de absorción de luz) el cual es muy sensible a diferentes tipos de estrés que puedan afectar las membranas tilacoidales o causar la acumulación de especies reactivas de oxígeno en el cloroplasto. Una fanerógama bajo condiciones óptimas presenta valores de Fv/Fm superiores a 0.8. Las tendencias mundiales en estudios ecofisiológicos utilizan esta metodología como herramienta que arroja información altamente confiable que complementa una caracterización de la fisiología de las especies o los ecosistemas (Rosenqvist y Van Kooten, 2003 citados por Solarte *et al.*, 2010).

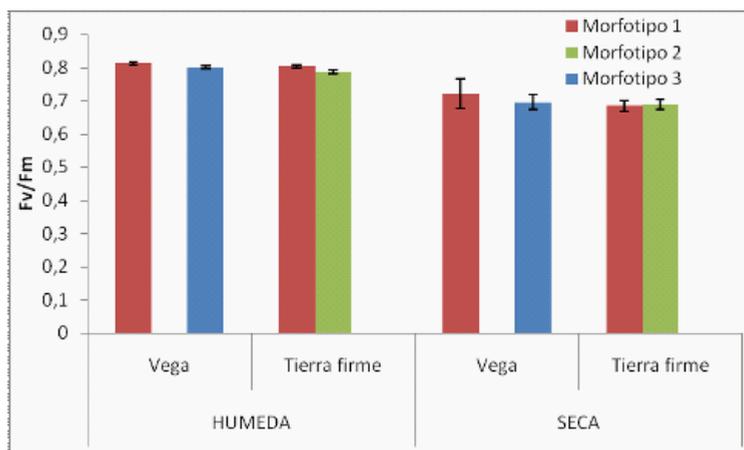


Figura 10. Relación de fluorescencia (Fv/Fm) de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en vega del río y tierra firme durante las estaciones seca y húmeda.

La relación de fluorescencia muestra que en el arazá hay cierta sensibilidad al déficit hídrico pues la relación cae por debajo de 0,8 durante la época seca. Este comportamiento es consistente con la tasa de fotosíntesis la cual también se ve reducida durante la estación seca en la región. La sensibilidad al déficit hídrico se sustenta en el mecanismos

fotoprotector a alta irradiancia que se ha evidenciado con anterioridad. Osmond & Grace (1995) definen a la fotoprotección como una caída (dependiente de la luz y de carácter en general rápidamente reversible) en la eficiencia en los procesos fotoquímicos, indicada por una disminución en la relación fluorescencia variable / fluorescencia máxima (F_v/F_m). Este comportamiento es consistente con la tendencia observada en la eficiencia cuántica del fotosistema II (ϕ_2) que recupera a niveles cercanos a 0,8.

La mayoría de los procesos en la planta (crecimiento celular, fotosíntesis, respiración, germinación) están influenciados por el agua. El agua constituye el 80-90% del peso fresco de las plantas herbáceas y 50% de plantas maderables (Kramer y Boyer, 1995, citados por Pérez *et al.*, 2010). El potencial hídrico es la medida más usada para estimar el estado hídrico de la planta. Se basa en el potencial químico del agua que es una expresión cuantitativa de la energía libre asociada con el agua; es el trabajo que se debe realizar para llevar una unidad de masa de agua, ligada al agua o al suelo hasta un estado de referencia cero, que es el agua pura. Debido a que el estado de referencia es un punto cero, los valores de potencial hídrico son negativos (Pérez *et al.*, 2010)

El potencial hídrico es un indicador muy utilizado como medida del estado hídrico en las plantas. Se utiliza principalmente la medida antes del amanecer donde la planta ha podido recuperar el agua perdida en el día y que por tanto está en equilibrio con el contenido de agua del suelo. Si el potencial hídrico foliar es bajo aún en la noche se puede afirmar que hay estrés hídrico en la planta. Durante el día, es importante también la medida del medio día cuando la radiación fotosintéticamente activa es mayor (Pérez *et al.*, 2010).

Estos parámetros permiten hacer un seguimiento del estado hídrico de la planta, las cuales muestran una gran variabilidad de acuerdo con las condiciones ambientales. Esta variabilidad también se ve afectada de acuerdo con las capacidades fisiológicas de la planta, sus características como taxón y en el tipo de suelo en que se encuentren.

El potencial hídrico es la medida de agua dentro de la planta y generalmente se hace más negativo a medida que el agua se hace menos disponible (Salisbury and Roos, 2002). Se observa en arazá, la correspon-

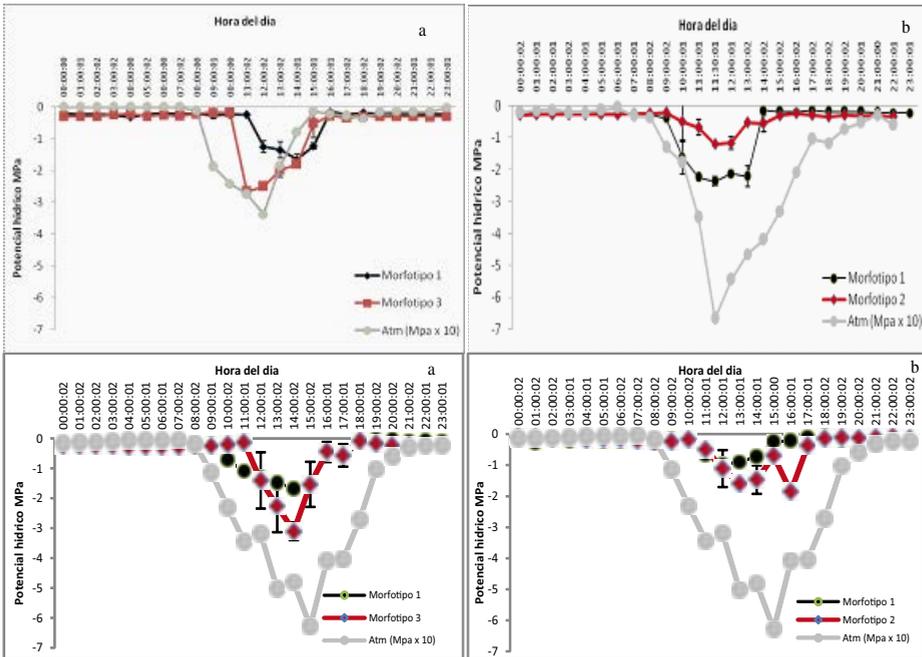


Figura 11. Variación diurna y nocturna del potencial hídrico del tallo de morfotipos de arazá (*E. stipitata*) en localidades de vega del río (a) y tierra firme (b) durante la estación húmeda (arriba) y seca (abajo) y su relación con el potencial hídrico atmosférico. Las barras corresponden al error estándar (SE).

dencia que hay entre las tendencias del potencial hídrico atmosférico y le potencial hídrico del tallo. Se registran valores más bajos de potencial hídrico atmosférico en la vega que en tierra firme, lo cual confirma las limitaciones de tipo hídrico que la unidad de tierra firme tiene para el desarrollo de las plantas. Los valores de potencial hídrico del tallo en arazá son relativamente altos durante el día especialmente después del medio día y hacia la tarde (3 pm), lo cual es consistente con los periodos altos de DPV que se registran en la zona (figura 6). La disminución diurna del potencial hídrico entre la prealba y el medio día es mayor durante la época seca que durante la época húmeda, lo cual es un indicador del proceso de recuperación del estado hídrico que desarrolla la planta. No hay una diferenciación muy clara entre los morfotipos en cuanto al

comportamiento del potencial hídrico del tallo, aunque el morfotipo 3 tipo aperado en la vega del río registra valores mas altos de potencial hídrico del tallo en las dos estaciones.



Figura 12. Modos de producción de arazá en Amazonia Norte

El análisis del intercambio gaseoso, el rendimiento de la fluorescencia y el estado hídrico soportan el argumento de la buena adaptación que exhiben las especies nativas de la Amazonia como es el caso del arazá a condiciones tan particulares de los biomas de la región. Resulta evidente que a pesar de las condiciones de alta irradiancia, limitaciones hídricas en algunos casos y suelos con condiciones no aptas por fertilidad y exceso de aluminio, esta especie exhibe mecanismos de protección y adaptación que le permiten alcanzar importantes producciones de frutos en las unidades fisiográficas donde se desarrolla. Si le conjugamos el comportamiento fenológico se observa el mecanismo adaptativo eficiente que le permite aprovechar al máximo recursos ambientales disponibles como la luz solar en temporada seca y la humedad disponible durante la temporada húmeda en plena sincronía con los ciclos reproductivos de la especie.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Aro E-M, I Virgin & B Anderson (1993). Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta* 1143: 113-134.

Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50:601-639.

Baker NR. (1991). A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum* 81: 563-570.

Brooks, J. Renée, Flanagan, Lawrence B., Varney, Gregory T. and Ehleringer, James R. (1997). Vertical gradients in photosynthetic gas exchange characteristics and refixation of respired CO₂ within boreal forest canopies. En: *Tree Physiology*. Vol. 17, no. 1; p. 1-12.

Bukhov, N. G. 2004. Dynamic light regulation of photosynthesis (A review). En: *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol.51, No. 6; p. 825-837.

Farquhar, G.D., Wong, S.C., Evans, J.R., Hubick, K.T., 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.), *Plants under Stress*. Society for Experimental Biology, pp. 47-69.

Jiang, C.-D., H.-Y. Gao, Q. Zou, G.-M. Jiang and L.-H. Li. 2006. Leaf orientation, photorespiration and xanthophylls cycle protect young soybean leaves against high irradiance in the field. *Environ. Exp. Bot.* 55:87-96.

Kozaki, A. and G. Takeba. 1996. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature* 384:57-560.

Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4Th edition. Ed Springer. Verlag.

Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Volume II, 2nd ed. Academic Press, New York.

Long SP, S Humphries & PG Falkowski (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662.

Long SP, S Humphries & PG Falkowski (1994) Photoinhibition of

photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662. [Links]

Loomis R.S. and Amthor J.S. 1999. Yield Potential, Plant Assimilatory Capacity, and Metabolic Efficiencies. *Crop Sci* 39:1584-1596.

Melgarejo, L.M. 2010. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Mooney, H. A., O. Bjorkman, A. E. Hall, E. Medina & P. B. Tomlinson. 1980. The study of physiological ecology of tropical plants -current status and needs. *Bio-Science* 30: 22-26.

Moreno, Flavio. 1997. Fotosíntesis en plántulas de sajo (*Camposperma panamensis*) y cuangare (*Otoba gracilipes*) bajo diferentes ambientes lumínicos. En: *Crónica Forestal y del Medio Ambiente*. no. 12; p. 47-62

Niinemets, Ülo, Bilger, Wolfgang, Kull, Olevi and Tenhunen, John D. 1999. Responses of foliar photosynthetic electron transport, pigment stoichiometry, and stomatal conductance.

Ort, D.R. and N.R. Baker. 2002. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? *Curr. Opin. Plant Biol.* 5:193-198.

Osmond CB (1981). Photorespiration and photoinhibition: some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta* 639: 77-98.

Osmond CB (1994). What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. En: Baker NR & JR Bowyer (eds) *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*: 1-24. BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, United Kingdom.

Osmond, C. B. & Grace, S. C. 1995 Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inescapabilities of the light and dark reactions of photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 46, 1351-1362.

Pérez, L., Rojas, Y. A., Melgarejo, L.M., 2010. AGUA. En: Melgarejo L.M. 2010. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Prasad TK, Anderson MD, Martin BA, Stewart CR (1994a) Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. *The Plant Cell* 6: 65-74.

Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (1999) *Ecology*, 4th edn. W.H. Freeman, New York.

Salisbury, F. B and Roos, C.W. 2002. *Plant Physiology*. California: Wadsworth.

Sharp, R.E., Davies, W.J., 1989. Regulations of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In: Jones, H., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.), *Plants under stress*. Society for Experimental Biology, pp. 71-91.

Solarte, M. E., Pérez, L., Melgarejo, L.M. 2010. *Ecofisiología vegetal*. En: Melgarejo, L.M. 2010. Experimentos en fisiología vegetal. Ed. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Wagner L. Araujo, 2008) et al., *Plant Physiol. Biochem.* (2008), doi:10.1016/j.plaphy.2008.05.005.

Wijk K. J. and Hasselt P. 1993. Photoinhibition of photosystem II in vivo is preceded by down-regulation through light-induced acidification of the lumen: Consequences for the mechanism of photoinhibition in vivo. *Planta*. 189 (3), 359-368.