

DISTRIBUCIÓN DE LA MATERIA SECA DURANTE LA ONTOGENIA DEL LULO (*Solanum quitoense* Lam.) A PLENA EXPOSICIÓN SOLAR EN EL BOSQUE HÚMEDO MONTANO BAJO DEL ORIENTE ANTIOQUEÑO, COLOMBIA

LULO (*Solanum quitoense* Lam) BIOMASS PARTITIONING UNDER FULL SUNSHINE LIGHT AT THE LOW MOUNTAIN RAIN FOREST OF EAST ANTIOQUIA, COLOMBIA

Clara Inés Medina Cano¹ ; Enrique Martínez Bustamante²;
Mario Lobo Arias³ y María Orfilia Vargas Arcila⁴

Resumen. Se hizo un estudio, en el Centro de Investigación La Selva, con dos accesiones de lulo *Solanum quitoense*, de las variedades botánicas *septentrionale*, 'NM', con espinas y *quitoense*, 'SV80', sin espinas. El objetivo fue determinar la partición de la biomasa, para ambos materiales, bajo condiciones de plena exposición solar desde el trasplante hasta los 364 días después de éste. La acumulación de materia seca en las plantas, en ambas poblaciones, se ajustó significativamente a modelos sigmoidales ($P < 0.0001$), para todos los órganos de la planta, con algunas diferencias entre los ecotipos estudiados. Así, en la variedad *septentrionale*, se pudieron apreciar, en la evolución de materia seca total, las fases logarítmica y longitudinal, lo cual no fue evidente para la etapa asintótica; por su parte, en el caso del taxón *quitoense*, se distinguieron claramente las tres etapas del modelo. La partición de materia seca mostró una dinámica diferencial a lo largo de los periodos ontogénicos en los dos materiales, con mayor acumulación en el follaje al inicio del periodo de crecimiento; luego, se apreció un incremento porcentual de la fitomasa seca, acumulada en los tallos, al comienzo del periodo reproductivo, con estabilización de ésta durante la etapa productiva y una redistribución de la materia seca foliar, obtenida en el periodo vegetativo entre el follaje, las flores y los frutos. Se observaron relaciones alométricas significativas entre las variables diámetro del tallo y materia seca foliar y entre la materia seca foliar y la de la raíz.

Palabras claves: Biomasa, partición, modelos de acumulación, alometría.

Abstract. An study, with the lulo *Solanum quitoense* botanical varieties *septentrionale*, accession 'NM', with thorns, and *quitoense*, accession 'SV80', thornless, was carried out at Corpoica's La Selva Research Station, Rionegro, Antioquia, Colombia. The objective was to determine the biomass partitioning for both materials under full sunshine conditions from transplanting up to 364 days after transplanting. The plant dry matter accumulation for both materials adjusted closely to sigmoidal models ($P < 0.0001$) for all the plant organs, with some differences between the studied populations. Thus, for total dry matter the logarithmic and longitudinal phases were evident for variety *septentrionale* but not the asymptotic one; in contrast, in *quitoense* all the model phases were clearly observed. Dry matter partitioning displayed a dynamic differential pattern throughout the ontogenic periods for both materials, with greater dry matter foliage accumulation at the onset of the growing period, followed by an increase in the partitioning to the stems at the beginning of the reproductive period, and stabilization during the productive stage. Also it was observed that the foliar dry matter accumulated during the vegetative period was redistributed, at the productive stage, between leaves, flowers and fruits. Significant allometric relationships were obtained between stem diameter and leaf dry matter, as well as between leaf dry matter and root dry matter.

Key words: Dry matter, biomass distribution, allocation models, allometry.

El lulo es un frutal andino con importancia en Colombia y Ecuador, el cual se emplea a nivel industrial y casero, principalmente para la obtención de jugos. Con la especie se sembraron, en Colombia,

5.467 ha en el año 2006, con rendimiento promedio de 7,5 ton·ha⁻¹ (Arias, Tamara y Arbeláez, 2006) y una oferta que no satisface la demanda nacional (Torres, 2002).

¹ Investigadora Asistente. CORPOICA, Centro de Investigación La Selva, km 7 Vía las Palmas. Rionegro, Colombia. <cmolina@corpoica.org.co>

² Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia. <enmartin@unalmed.edu.co>

³ Investigador Titular. CORPOICA, Centro de Investigación La Selva, km 7 Vía las Palmas. Rionegro, Colombia y Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia. <mlobo@corpoica.org.co>

⁴ Asistente de Investigación. CORPOICA, Centro de Investigación La Selva, km 7 Vía las Palmas. Rionegro, Colombia.

Recibido: Octubre 8 de 2007; aceptado: Mayo 1 de 2008.

La siembra se realiza en Colombia con variedades locales, heterogéneas y elevada aplicación de insumos externos; en especial, con destino al consumo local. El único material mejorado, con aceptación por parte de la industria, es el cultivar 'La Selva', obtenido a partir de un proceso iniciado por Lobo y Navarro (Bernal, Lobo y Londoño, 1998).

Igualmente, las plantaciones se llevan a cabo con prácticas de manejo generadas por los propios agricultores, sin un soporte de procesos sistemáticos de investigación (Lobo, 2004) y con un conocimiento casi nulo del funcionamiento fisiológico y ecofisiológico de la planta (Fischer, 2000; Gómez, Franco y Gallego, 2005), aspecto fundamental para el manejo integral de la función productiva.

Distribución de la materia seca. Como proceso básico, la absorción de la luz por las plantas sule la energía para la asimilación del carbono, el crecimiento y desarrollo. Los niveles de fijación del CO₂, los productos de los procesos de la fotosíntesis primaria y los carbohidratos formados en el ciclo de Calvin son usados para la producción de biomasa (Pors, Hanse y Hoffmann, 2001).

Se ha indicado que el balance de acumulación de materia seca requiere que el flujo sostenido de carbohidratos a partir de los órganos-fuente (F), iguale la capacidad de los órganos-sumideros (S) para su utilización (Minchin *et al.*, 2002). El transporte de sustrato recién fotosintetizado es movilizado de los órganos de reserva (F) para los órganos reproductivos (S), en crecimiento, a través de los vasos del floema, principalmente en forma de sacarosa y de aminoácidos (Thorne, 1985).

Al respecto, Guardiola y García (1990), citados por Azcón y Talón (1993) señalaron que los ápices caulinares y las láminas foliares, en desarrollo, reciben la mayor parte de los metabolitos desde las hojas adultas, situadas en la región apical del vástago; mientras que, las raíces las captan desde las hojas más basales y que las flores y frutos, en formación, son nutridos, preferentemente, desde las hojas tectrices y, en algunos casos, a partir de las ubicadas en su brote.

La acumulación en las F depende de las síntesis de las moléculas de transporte, en particular sacarosa, lo que implica la actuación de enzimas específicas;

la descarga en los S está condicionada por el almacenamiento o el uso del carbono transportado en distintas reacciones metabólicas. Igualmente, los cambios en la turgencia y las hormonas vegetales pueden actuar como mensajeros a larga distancia, que acoplan el funcionamiento de las F y los S, que regulan la fragmentación de fotoasimilados entre los distintos órganos de la planta (Caruso, Gómez y Bastos, 1990).

Farrar, Pollock y Callagher (2000), anotaron que aun los desbalances, durante períodos cortos, entre las F y los S, pueden ser amortiguados por almacenamiento temporal o removilización entre las hojas, el conducto de translocación y los órganos de captación. Esto ha sido ampliamente referenciado, por diversos estudiosos tales como Minchin *et al.* (2002), quienes, además, plantean que existe un acoplamiento entre la F y el S, lo cual ocurre en el largo (días), y corto plazo (minutos, horas).

De acuerdo a la etapa de desarrollo, la materia seca acumulada se distribuye de manera diferente en cada uno de los órganos de la planta (Chirinos *et al.* 1999). Al tomar como referente lo anterior, la distribución de la materia seca entre varias partes de la planta se ha descrito como un equilibrio funcional (Brouwer, 1962, citado por Bugarin *et al.*, 2002), o como procesos de distribución dependientes del tiempo o estado de desarrollo (Heuvelink y Marcelis, 1989 citados por Bugarin *et al.*, 2002).

Desarrollo foliar y la relación "fuente – sumidero". El conocimiento del desarrollo foliar es fundamental ya que las hojas son los principales órganos sintetizadores de fotoasimilados, los cuales son translocados posteriormente a los distintos órganos de la planta. En este contexto se ha indicado que el contenido de materia seca foliar ha sido empleado, en forma creciente, como un indicador de la estrategia de uso de recursos por parte de las especies vegetales (Vaieretti *et al.*, 2007), lo cual se refiere a la posición del follaje en una relación costo-beneficio entre una rápida asimilación y crecimiento, por un lado, y la conservación eficiente de recursos dentro de tejidos bien protegidos, en el otro extremo (Garnier *et al.*, 2001; Díaz *et al.*, 2004).

En Colombia son pocos los estudios relacionados con el follaje del lulo, con ubicación en la literatura de dos estudios, los cuales fueron:

Gordillo y Rengifo (2003), en un trabajo realizado en Versalles (Valle del Cauca), desarrollaron ecuaciones de predicción para la medición del área foliar con base en el largo y ancho máximo de la hoja. Los autores encontraron que el lulo 'La Selva', derivado de un programa de hibridación interespecífica, presentaba menor tamaño de hojas y mayor número de éstas que el lulo de "castilla", lo cual se atribuyó a un efecto compensatorio del área foliar requerida para abastecer las necesidades de fotoasimilados.

Cabezas y Novoa (2000), examinaron el efecto de la remoción de hojas y frutos en la relación fuente-demanda (F-S) en lulo (*Solanum quitoense* Lam). Según los autores, bajo el conjunto de condiciones experimentales en que se realizó el estudio, las plantas se pudieron defoliar hasta dos hojas por inflorescencia, sin detrimento en la calidad y la producción; adicionalmente, para una buena producción, el número de frutos por inflorescencia que encontraron más apropiado fue cuatro, con remoción de los restantes, cuando estos tienen 1 cm de diámetro. Igualmente, mencionaron que una hoja activa y sana podía ser responsable del llenado de hasta ocho frutos, conclusión que parece no sustentarse adecuadamente con los resultados presentados.

Tomando en consideración la poca información sobre estudios ecofisiológicos y fisiológicos en lulo, que sirvan como soporte al desarrollo sostenido de entrega de materiales mejorados, con una visión integral de la función fenotípica productiva, se llevó a cabo esta investigación, como una aproximación al conocimiento de la fragmentación de biomasa, en dos materiales de las variedades botánicas *septentrionales* (con espinas, CE) y *quitoese* (sin espinas, SE).

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación estuvo enmarcada dentro del Proyecto "Estudio de algunos aspectos fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño", la cual se adelantó de manera coordinada entre la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA), y el programa de Fisiología Vegetal del Centro Nacional de Investigación en Café (CENICAFÉ,

Chinchiná, Caldas). Esta se realizó en el Centro de Investigación, C.I. La Selva de CORPOICA, (Rionegro, Antioquia), a 06° 08' 06" de latitud norte y 75° 25' 03" de longitud oeste, a una altitud de 2.120 msnm, con temperatura promedio de 17°C y humedad relativa media de 78%; cuya zona de vida se encuentra en el bosque húmedo Montano Bajo (bh-MB).

Se incluyeron los genotipos de lulo 'NM' y 'SV80', de la colección colombiana de *Solanum quitoense* Lam., manejada por CORPOICA, materiales descritos por Medina *et al.* (2006). Estos corresponden a las variedades botánicas *septentrionale* y *quitoense* (Whalen, Costich y Heiser, 1981; Morton, 1987) respectivamente.

Los materiales se sembraron con un diseño de bloques al azar y cuatro repeticiones por genotipo, las cuales se jerarquizaron en cada uno de los materiales. Cada repetición estuvo conformada de 75 plantas por genotipo, donde se identificaron 24 plantas, las que permanecieron en plena competencia durante toda la experimentación. Para los muestreos mensuales se aleatorizaron, por repetición y material los ejemplares a utilizar, extrayendo una planta como unidad experimental, con registro de la material seca por órgano.

Las hojas fueron separadas por estrato, dentro del dosel, superior, medio e inferior. El tallo y la raíz, por ser leñosos, fueron fraccionados al máximo. Todas estas estructuras, al igual que las inflorescencias y frutos, se colocaron en estufas de secado (Memmert tipo UL 80) a 50°C, hasta peso constante. Así mismo, se determinó la materia seca de las estructuras senescentes y muertas, la cual fue cosechada cada veinte días e introducida en las mismas estufas a 80°C. Las diferencias de temperaturas de secado, entre la biomasa funcional y la senescente, fue consecuencia de que la primera se aprovechó para conocer la evolución de los nutrientes, entre ellos nitrógeno, volátil en condiciones más elevadas de calor, en las distintas fases fenológicas del vegetal.

Para cada una de las variables estudiadas se obtuvieron modelos que relacionaban los atributos registrados contra el tiempo, (días después de transplante, DDT), al igual que en las diferentes etapas de la ontogenia de la planta. Para ello, se evaluó la significancia del modelo y de los parámetros del

mismo, mediante el empleo del paquete de programación Sigmaplot 5.0.2.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fenología de los materiales estudiados. Tal como lo expresaron Medina *et al.*, (2006), en el bh

MB del Oriente Antioqueño, se identificaron, dentro de la ontogenia de los dos materiales del lulo (*Solanum quitoense* Lam.), tres fases importantes y similares en duración: Vegetativa (V), que comprende los 100 días posteriores al transplante; reproductiva (R), de floración a primera cosecha de frutos maduros (252 DDT) y, la etapa productiva (P), que se observó hasta los 364 DDT que se llevó la investigación (Figura 1).

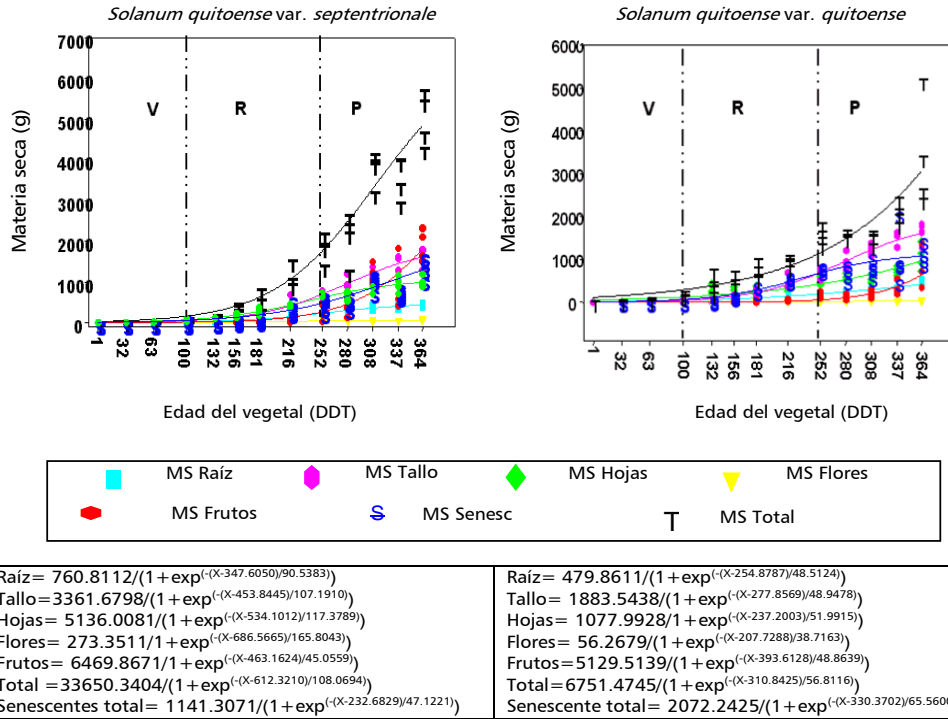


Figura 1. Distribución de la materia seca por órgano, durante la ontogenia, en dos formas botánicas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.), *septentrionale* (con espinas, CE) y *quitoense* (sin espinas, SE).

Distribución de la materia seca durante la ontogenia del lulo. El tamaño de los órganos aéreos depende, en alto grado, de la distribución de la biomasa. Estos cumplen diversas funciones como son: la interceptación de la luz, la conducción de recursos en el organismo de la planta y el soporte físico (Franco y Kelly, 1998).

Por otra parte, la distribución de la materia seca indica el crecimiento de las plantas; así, a través de ésta, se puede determinar la duración de cada una de las fases del desarrollo del vegetal, las que incluyen el crecimiento vegetativo, la fructificación y la senescencia. Lo anterior, es fundamental para el desarrollo de

recomendaciones de manejo agronómico, tendientes a maximizar la producción (Chirinos *et al.*, 1999).

De acuerdo con Brower (1962), citado por Bugarín *et al.* (2002), la distribución de la fitomasa entre varias partes de la planta se ha descrito como un equilibrio funcional. Igualmente, se ha considerado que está relacionada con funciones de repartición dependientes del tiempo o estado de desarrollo (Heuvelink y Marcelis, 1989).

Raíz. La acumulación de materia seca tuvo un comportamiento sigmoide, significativo estadísticamente, $P < 0,0001$, en los dos genotipos (R^2 0,94 y

0,96), para las variedades botánicas *septentrionale* y *quitoense* respectivamente, como se aprecia en la Figura 1; además, la población con espinas no exhibió la fase asintótica, la que fue evidente en la variedad botánica *quitoense*. La acumulación total de materia seca en la raíz, durante el período de la investigación, fue 444 g en el lulo con espinas, CE, y de 441 g en el sin espinas, SE; con predicción, al final del ciclo, por parte de los modelos, de 761 g y 480 g para las dos poblaciones.

Tallo. En las dos formas botánicas del lulo, *Solanum quitoense* Lam., con y sin espinas, la acumulación de materia seca en el tallo, durante el estudio, pudo explicarse por modelos sigmoidales significativos ($R^2 = 0,78$ y $0,97$ respectivamente, $P < 0,0001$ para las dos variedades). En la Figura 1 se observa que los dos materiales alcanzaron la fase asintótica, sin estabilización de ésta. Las poblaciones, CE y SE, exhibieron una acumulación máxima de materia seca de 1.021 g y 1.625 g, con valores proyectados por los modelos de 3.362 g y 1.884 g, respectivamente, para su ciclo de vida. Lo anterior apunta a un desarrollo continuado de los tallos hasta los 364 DDT. Al respecto Gartner (1997), señaló que todas las

funciones de éstos deben integrarse para el soporte de la planta, y que la mayoría no pueden perderse, o sea, que no se desprenden de la planta por efecto de la senescencia.

Follaje. Para facilitar la comprensión de la evolución de la fitomasa de este órgano, durante la ontogenia, se estratificó el dosel en tres niveles, superior, medio e inferior, a partir de los 132 DDT; por otra parte, en la materia seca se incluyeron la lámina foliar y el pecíolo. Cabe señalar que la distribución de la materia seca de las hojas, a través del tiempo, muestra la dinámica de la fragmentación de los fotoasimilados en los diferentes estratos de la planta.

Estrato superior. Para los dos ecotipos, Figura 2, el comportamiento se ajustó a una sigmoide, con un R^2 de 0,83 y 0,90 para los genotipos CE y SE. Ambos modelos fueron significativos ($P < 0,0001$), aunque no se apreció la asíntota, la cual debería estabilizarse, de acuerdo con la predicción del modelo, cuando se acumularan 420 y 320 g para los materiales *septentrionale* y *quitoense*. En el tiempo de la investigación, los valores máximos registrados fueron del orden de 300 y 267 g, respectivamente.

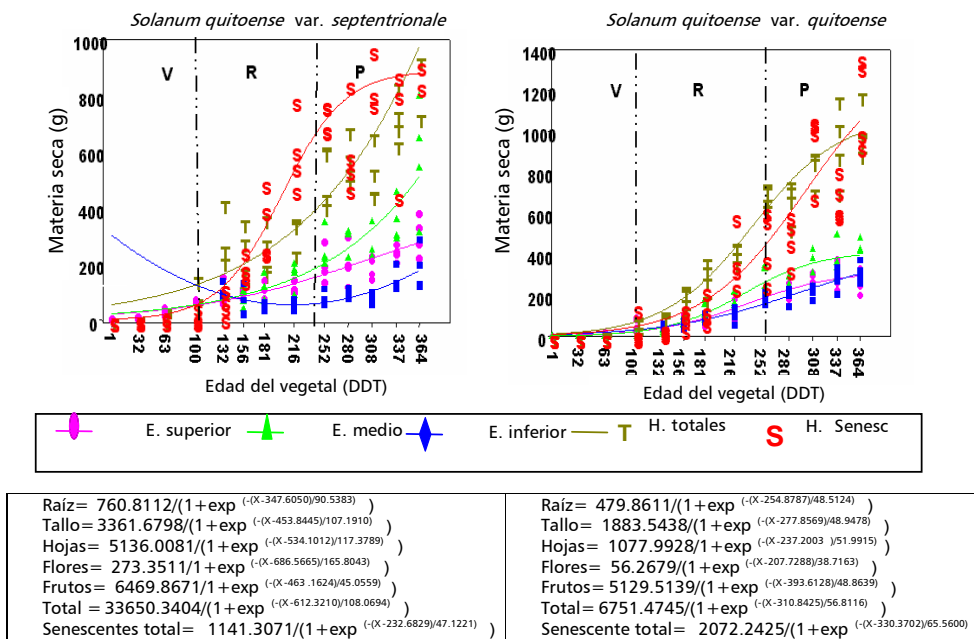


Figura 2. Acumulación de materia seca foliar presente (por estratos) y senescente, en las formas botánicas *septentrionale* (con espinas, CE) y *quitoense* (sin espinas, SE).

En esta capa sucede el proceso de desarrollo de las hojas, a partir de la división celular, que ocurre en los puntos de crecimiento; luego se desdoblán, alargan y aumentan de peso al exponerse a la luz, hasta obtener su tamaño y masa definitivos, antes de entrar a formar parte del tercio medio de la planta. La gráfica indicó que la velocidad de acumulación de la materia seca se incrementaba, a medida que los especímenes producían más hojas y éstas quedaban expuestas a la radiación.

Estrato medio. En las dos variedades de lulo, como puede identificarse en la Figura 2, la evolución de la variable, al igual que en la capa anterior, se ajustó a un comportamiento sigmoide, con un R^2 de 0,73 para el material CE y de 0,92 para el genotipo SE ($P < 0,0001$). En el ecotipo CE no se logró la asíntota, en el período del estudio, con una acumulación de materia seca de 575 g, en comparación con un valor esperado de 7.800 g, al final del ciclo. En contraste, en el material SE sí se percibió la fase asíntótica, con valores obtenidos de 436 y proyectados de 415 g.

Estrato inferior. En el material CE, la evolución del follaje ocurrió de manera diferente a la de las dos capas anteriores, ya que exteriorizó una pauta polinomial tipo cuadrático, con un R^2 de 0,54 ($P < 0,0001$), en la cual se apreció un descenso en la fitomasa durante la etapa R, con aumento posterior durante la etapa P. Por su parte, el genotipo SE presentó un comportamiento sigmoide, semejante a los dos estratos superiores, sin evidencias de estabilización, y con un coeficiente de determinación de 0,88 ($P < 0,0001$) (Figura 2).

Considerando en forma conjunta lo ocurrido en los estratos medio e inferior del ecotipo CE, se podría pensar que en la etapa reproductiva, donde se requiere mayor follaje para la formación y desarrollo de los frutos, hay retención de follaje, que limita el paso de éste, del estrato medio al inferior, lo cual se revierte al inicio de la producción. Esto indica respuestas de plasticidad fenotípica del material por su menor adaptación a plena exposición solar, como fue puntualizado por Medina *et al.* (2006); y también señala que las dos poblaciones exhiben una fragmentación diferente de fotoasimilados en las etapas ontogénicas R y P.

Respecto a este comportamiento, Medina *et al.* (2006) expresaron que el dosel del lulo tiene un comportamiento dinámico, con la formación de

nuevas hojas en el estrato superior, las cuales posteriormente, se vinculan al estrato medio, y de allí al inferior, donde ocurre la senescencia del follaje.

Hojas totales. El comportamiento de la materia seca total de las hojas presentó, en los dos ecotipos, un comportamiento sigmoide, con coeficientes de determinación de 0,86 para la población CE ($P < 0,0005$) y 0,95 para la SE ($P < 0,0001$). El modelo proyectó estabilización, en *septentrionale*, al acumularse un poco más de 5.100 g, pero la planta sólo logró llegar a 990 g; por el contrario, en *quitoense* se almacenaron 900 g, contra los 1.078 g predichos. Es importante adicionar, en lo atinente a la ontogenia de la hoja, que la masa foliar alcanza su máximo antes de que esté completamente expandida (Universidad Complutense Madrid, 1999).

Por otra parte, los resultados concuerdan con los de cantidad de hojas y área foliar obtenidos por Medina (2003), para cada material. En el estudio, tanto para los estratos como para todo el dosel, fue evidente, una tendencia diferencial entre las dos variedades botánicas (Figura 2). En este sentido, el genotipo CE mostró, una tendencia creciente, aun al final del estudio, en la mayoría de las observaciones. En contraste, SE, en un gran número de los casos, mostró todas las fases del curso sigmoide de crecimiento. Esto indica que el primer ecotipo exhibió un desarrollo más lento bajo las condiciones de plena exposición solar, en tanto que el otro tendió a mostrar equilibrio en la etapa P, durante la ontogenia de los diferentes componentes foliares.

Lo anterior puede atribuirse a una mejor adaptación al ambiente en el cual se hizo el estudio, por siembra y selección antrópica, directa o indirecta, a este conjunto de condiciones, aspecto que fue señalado por Medina (2003); la autora, trabajando con los dos ecotipos señaló que, como secuela de diferencias en la adaptación a plena exposición solar, ocurre un comportamiento diferencial entre los materiales SE y CE en los modelos de crecimiento y desarrollo construidos a partir del área foliar y la materia seca.

Hojas senescentes. Son las hojas del estrato inferior que sufrieron abscisión o que estaban a punto de desprenderse de la planta. La senescencia se caracteriza por el hecho de que la lámina foliar sufre una pérdida pronunciada de biomasa antes de

la abscisión (Universidad Complutense Madrid, 1999). El comportamiento de la variable se aproximó a tendencias asintóticas en los genotipos estudiados. El R^2 fue de 0,87, en ambos casos y los modelos fueron significativos ($P < 0,0001$). Según el modelo, Figura 2, la estabilización de la curva, en *septentrionale*, debería obtenerse al acumular alrededor de 1.060 g de fitomasa, con un máximo de 912 g; en *quitoense* se proyectó la estabilidad de acumulación de materia seca en 1.080 g, contra 1.100 g, que se registró en este ecotipo (Figura 2).

Los resultados indican que la variedad *septentrionale* mostró, durante el período del estudio, una producción continua de hojas, para atender las demandas de fitomasa fotosintética y pérdida de follaje senescente, el cual superó al follaje activo desde comienzos de la etapa reproductiva. En el contexto anterior, se ha indicado que los materiales con espinas son más primitivos y crecen en forma espontánea bajo condiciones de sotobosque, produciendo pocos frutos en forma continua por periodos largos de vida (Lobo, 1991). Estos, al ser sembrados a plena exposición solar presentan gran floración y cuajamiento elevado de frutos, con acortamiento en el período productivo. Lo anterior señala que la planta, para el cambio en la relación "fuente-demanda", con respecto a la de su hábitat nativo, debe prepararse con una emisión importante de follaje, conducente a la caída considerable de hojas senescentes a partir de la etapa reproductiva de acuerdo con Lobo (1991, 2000).

En contraste, en el material *quitoense* se pudo apreciar, tanto en la etapa reproductiva como en la productiva, una acumulación mayor de materia seca en hojas fotosintéticamente activas, en comparación con las senescentes. Lo precedente podría señalar que este ecotipo, que tolera mayor irradiación, tiene un sistema foliar suficiente para suplir las demandas de la etapa de producción, en un punto cercano al equilibrio entre las hojas que se forman y las que se pierden por abscisión.

Pese a que los datos se ajustaron a modelos sigmoidales, desde el punto de vista biológico, no es común obtener una fase asintótica estable en plantas semiperennes como es el lulo. En concordancia con lo anterior, en la investigación actual se observó una tendencia dinámica de formación de nuevo follaje y pérdida de hojas que han cumplido su función para la planta, lo cual se

reflejó en formación de nueva fitomasa de hojas y abscisión de follaje senescente, en forma permanente. Al respecto, como lo describieron Medina (2003) y Medina *et al.* (2006), en las poblaciones de lulo hay un modelo activo de evolución de las hojas entre estratos, del superior al medio y de aquí al inferior, con autosombrío en la planta, lo que conduce a senescencia, por pérdida de la capacidad fotosintética (Ishida *et al.*, 1999; Medina *et al.* 2006).

Con relación a la materia senescente, Guarente, Ruvkun y Amasino (1998), afirmaron que para el vegetal es conveniente mantener el follaje únicamente hasta el momento en que este contribuya a la supervivencia. Igualmente, se ha indicado que la senescencia foliar se caracteriza por una pérdida pronunciada de biomasa en la lámina foliar, antes de la abscisión (Universidad Complutense Madrid, 1999) y que durante la senescencia, los nutrientes son movilizados a partir de las hojas en proceso de envejecimiento a otras partes de la planta para apoyar el crecimiento del vegetal, lo cual puede ser inducido por los requerimientos de estos elementos esenciales en otros órganos (Nood y Guiamet, 1996, citados por Guarente, Ruvkun y Amasino, 1998).

Flores. Los dos genotipos presentaron un modelo sigmoidal, significativo, para el comportamiento de esta variable (R^2 0,48 para el material CE y R^2 0,75 para el SE, $P < 0,0001$). Según la predicción, la estabilización de la curva, en el CE, debería obtenerse cuando la planta haya acumulado 274 g, lo cual no se obtuvo en el transcurso del estudio; al respecto, solo se llegó a acumular 41 g de fitomasa. En el SE se pudo observar la fase asintótica; por lo que el modelo predijo la estabilización de la curva con un acumulado de 56 g de materia seca, el cual, en el caso presente, fue del orden de 65 g (Figura 1).

Fruto. La evolución de la variable se ajustó a un comportamiento sigmoidal significativo ($P < 0,0001$), para los dos materiales, con un R^2 de 0,60 para el genotipo CE y 0,78 para el SE. En ambos materiales fue evidente la fase logarítmica para la acumulación de materia seca en las bayas, sin que se pudiera apreciar la etapa asintótica del modelo. Al respecto, éste proyectó un acumulado de 6.470 g y 5.130 g, para los ecotipos de las variedades botánicas *septentrionale* y *quitoense*, 691 g y 1.638 g de materia seca, respectivamente (Figura 1).

Materia seca total. Mostró un comportamiento sigmoidal (Figura 1), lo cual concuerda con resultados obtenidos con otras Solanaceas, como es el caso del tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) (Bulgarín-Montoya *et al.*, 2002). La acumulación de materia seca total, en ambos materiales, se aproximó en forma significativa ($P < 0,0001$), a modelos sigmoidales con coeficientes de determinación de 0,85 para el material CE y de 0,94 en el genotipo SE. En el taxón *septentrionale* no se pudo detectar la fase asintótica; en éste, la estabilización debería darse a los 33.650 g, alcanzándose solo un valor máximo de 3.379 g. Para el material *quitoense*, la ecuación matemática del modelo señaló que la asíntota se estabilizaría en 6.751 g, con acumulación, en este estudio, fue de únicamente 4.944 g.

Acumulación de materia senescente. Las plantas presentaron una distribución de materia seca senescente, que concordaba con modelos sigmoidales significativos ($P < 0,0001$), con coeficientes de determinación de 0,79 y 0,88, para las variedades botánicas *septentrionale* (CE) y *quitoense* (SE), respectivamente, como se aprecia en la Figura 1. En el material CE se pudo observar la inflexión de la curva, ya que la predicción del modelo señaló una estabilización, al acumular la planta 1.141 g, alcanzándose un máximo de 1.135 g; en cambio, en el lulo SE no fue evidente la fase asintótica, ya que la estabilización del modelo debería lograrse a los 2.072 g con una acumulación máxima de materia seca senescente del orden de 1.420 g.

Cabe señalar que la materia seca senescente corresponde a la acumulada en órganos que han caído o están próximos a desprenderse (hojas y flores). Entonces, biológicamente, mientras las plantas permanezcan vivas no debería lograrse la estabilización del parámetro, ya que, como lo anotó Medina (2003), las plantas de lulo, tienen un modelo de formación de nuevos tejidos y pérdida de los que han cumplido sus funciones biológicas, en especial en el caso del follaje. Wingler *et al.* (2006) y Medina *et al.* (2006), informaron que la senescencia foliar se caracteriza por una reducción en el contenido de clorofila, la cual se ha considerado como una muerte celular programada (Van Doorn y Amasino, 2004). Este proceso no es solamente degenerativo, ya que tiene un papel importante en el reciclaje de nutrientes, con énfasis en la removilización del nitrógeno (Himelblau y Amasino, 2001).

Contribución de la materia seca de cada órgano a la materia seca total. Como puede apreciarse en la Figura 3, en ambos materiales la mayor proporción de materia seca, fue almacenada en el follaje; de tal manera que la fragmentación de la biomasa se canalizó, hacia este órgano, durante la etapa V, cuando se acumuló más del 50% de la fitomasa de la planta.

Lo anterior apunta a que el organismo está desarrollando, en esta primera fase, toda la superficie de captación de energía y de producción de fotoasimilados para el sostenimiento de las partes formadas y para suplir las demandas de los nuevos vertederos en formación, al igual que para el reemplazo de follaje que entra en la etapa de senescencia por la falta de capacidad de éste para cumplir sus funciones fisiológicas de biosíntesis. Al respecto, Chirinos *et al.* (1999), al estudiar la dinámica de acumulación de materia seca en tomate, determinaron que dentro de la tendencia del crecimiento de las plantas primero ocurría el crecimiento vegetativo, el cual conducía a la formación del aparato fotosintético y Brower (1962), citado por Bugarín *et al.* (2002), afirmó que la distribución de la materia seca entre diversas partes de la planta correspondía a un equilibrio funcional. Este, según Heuvelink y Marcelis (1989), depende de la época y el estado de desarrollo del individuo. Sobre lo anterior, Niklas (2006), indicó que los patrones de fragmentación de la materia seca tienen influencia en el funcionamiento de la vegetación, desde el crecimiento individual y la reproducción hasta el flujo de masa y energía en comunidades enteras (Niklas, 2006).

En los dos materiales se pudo apreciar que hubo una contribución importante de materia seca a los tallos (Figura 3), órganos que cumplen funciones de sostén y de conducción, básicamente. Su participación fue más evidente y constante en la etapa reproductiva, con fluctuaciones poco importantes, en las etapas reproductiva y productiva.

Las raíces presentaron mayor contribución a la acumulación de materia seca, al igual que las hojas, durante la fase vegetativa (Figura 3). A partir de la época reproductiva ocurrió una disminución proporcional de fitomasa en estos órganos subterráneos, con estabilidad en la respuesta y leves variaciones en los períodos R y P. Los resultados

indican que las plantas de lulo invierten una cantidad considerable de fotoasimilados, durante la etapa vegetativa para construir un buen sistema asimilatorio y conductor de agua, minerales y fotoasimilados hacia los diversos vertederos de la planta. En las fases reproductiva y productiva se exhibió una tendencia estable en la distribución porcentual de la fitomasa entre los distintos órganos. La fragmentación de la

materia seca entre diferentes órganos (Figura 3), también permite inferir que, desde el momento en que se forman las flores y los frutos, la proporción de materia seca del follaje disminuye, en forma tal que prácticamente el porcentaje de acumulación de fitomasa se distribuye entre hojas, flores y frutos, con un aumento en la distribución de los fotoasimilados hacia las bayas, los cuales son los nuevos vertederos.

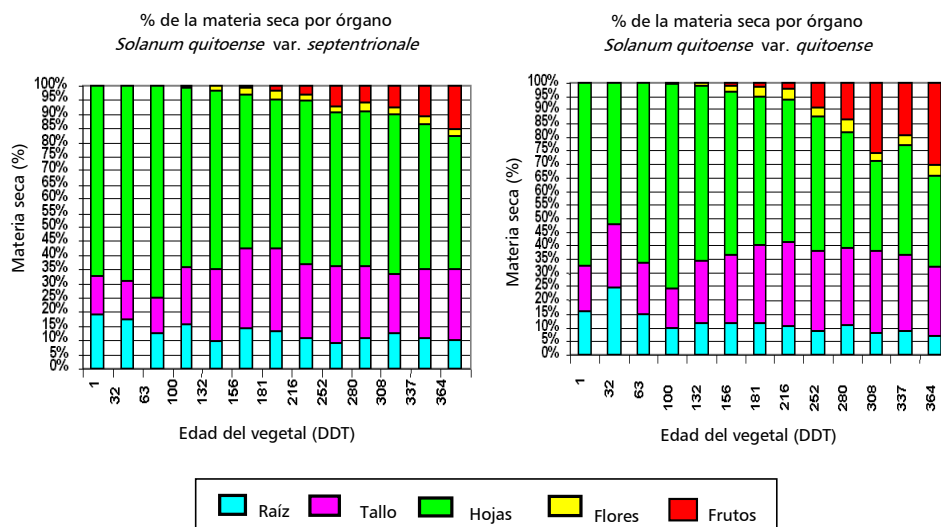


Figura 3. Proporción de materia seca de cada órgano a la materia seca total producida por la planta, para las dos formas botánicas de *Solanum quitoense* Lam., *septentrionale* (con espinas, CE) y *quitoense* (sin espinas, SE).

Al respecto, El-Sharkawy (2004) indicó, en un estudio realizado con yuca, que los patrones de distribución de materia seca, entre los diferentes órganos, cambian marcadamente durante el ciclo de crecimiento, de manera que, durante las fases iniciales hay una acumulación predominante de fitomasa en la parte aérea, luego de lo cual las raíces se constituyen en el mayor S de los fotoasimilados.

La proporción de materia seca acumulada en raíces y tallos, puede ser alterada por factores exógenos. En este contexto, Santantonio (1989) y Haynes y Gower (1995), citados por Vanninen y Makela (1999), afirmaron que la fertilidad del suelo puede cambiar la relación de biomasa entre las raíces y los tallos, en lo que concuerdan Vanninen *et al.* (1996).

Tomando en consideración las flores, se pudo apreciar que éstas eran los vertederos con menor demanda de fotoasimilados (Figura 3), lo cual se deriva de su vida

efímera, y tamaño reducido, con relación a los demás órganos. Adicionalmente, ésta es una planta andromonoica, con una emisión continua de flores, de las cuales el 60% son estaminadas (Miller y Diggle, 2003) y una vez que cumplen su función polinizadora, caen de la planta. También fue evidente que la proporción de materia seca en las flores fue superior en el material SE que en el CE, lo cual guardó una relación directa con una mayor cantidad de materia seca dirigida a los frutos de este taxón (Figura 1).

Otro aspecto que se desprende de la observación del patrón de distribución porcentual de fitomasa, en los diversos órganos del vegetal, tal como lo muestra la Figura 3, es la participación creciente de los frutos como vertederos, lo cual está en relación directa con el avance de la fase productiva. Esta se hizo a expensas de la proporción de materia seca del follaje, en ambos materiales, sin modificación aparente en la fragmentación de los fotoasimilados hacia las raíces y los tallos.

El resultado anterior debe considerarse en forma conjunta con el curso de la acumulación de materia seca total en la planta (Figura 1). Esta, en las dos poblaciones, tuvo una tendencia creciente hasta el final del registro de la información, aunque la menor participación porcentual de la materia seca foliar no indica una cantidad inferior de fitomasa acumulada en el follaje, pues ella fue incremental, en forma absoluta, hasta el final del estudio. Esto indica que la planta exhibe un compromiso entre los órganos fotosintéticos y los frutos en proceso de formación, con lo cual se debe lograr una estabilización productiva por cierto período de tiempo. Luego, cuando todos los órganos del vegetal entren en senescencia, se atenúa la fortaleza de los vertederos reproductivos, flores y bayas, con la consecuente reducción en la capacidad productiva de la planta.

Niklas y Enquist (2002), presentaron datos de un grupo de especies, comparando hojas, tallos y raíces, en los cuales la mayor acumulación porcentual de fitomasa se daba en los tallos. Lo anterior está en desacuerdo con los datos presentados en este estudio, en el cual los dos materiales evaluados presentaban la mayor acumulación porcentual de materia seca en el follaje. Esto último señala que no sólo hay diferencias entre categorías de especies, sino también que existen diferencias interespecificas.

Correlación entre la materia seca foliar y la del tallo con la de la raíz. Determinar la materia seca de

la raíz de lulo es un proceso difícil, dispendioso y con posibilidades de error, durante el proceso de extracción del órgano. Por ende, se obtuvieron ecuaciones alométricas, entre la parte aérea y las estructuras subterráneas, que permitan hacer estimaciones de la fitomasa acumulada en las raíces, para facilitar estudios futuros con la especie y relacionados con el conocimiento de la evolución del peso seco radical, en distintos ambientes.

La relación alométrica del curso de la biomasa entre el tallo y la raíz, produjo una correlación positiva significativa ($P < 0,0001$), con coeficientes de correlación de 0,92 y de determinación de 0,84 para las dos poblaciones (Figura 4); lo cual también fue evidente entre la materia seca del follaje y la de la raíz (Figura 5), que fueron altamente significativas para los dos genotipos, con coeficientes de correlación de 0,95 y 0,92 y de determinación de 0,90 y 0,84 para el material CE y el SE, respectivamente.

Se aprecia que el peso de la raíz tiene una relación lineal directa tanto con el tallo como con el de las hojas, con coeficientes de determinación para el primer caso de de 0,84 para los dos genotipos; y para el segundo de 0,90 para el genotipo CE y 0,84 para el SE. El resultado anterior, debidamente validado en diversos ambientes, puede brindar ecuaciones confiables de predicción de la fitomasa radical, órgano del cual se llega a conocer poco, a pesar de su importancia para el funcionamiento del vegetal.

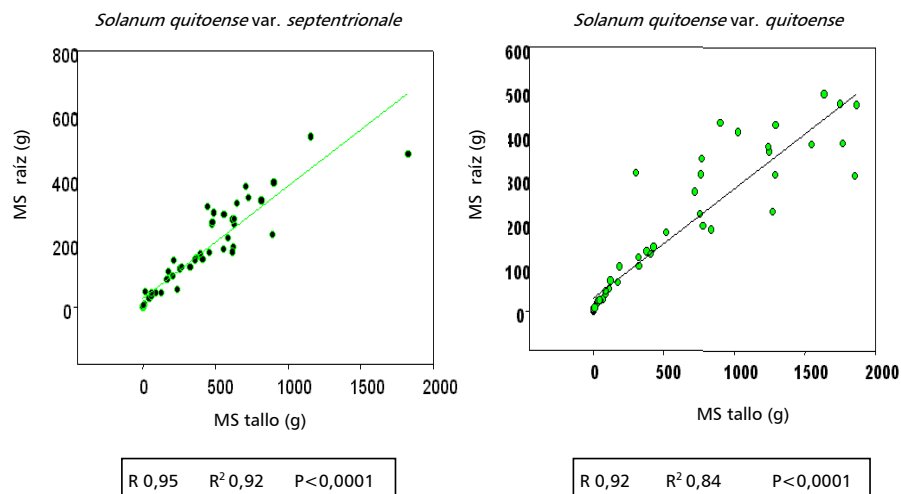


Figura 4. Correlación entre la materia seca de tallo y la materia seca de la raíz en *Solanum quitoense* var. *septentrionale* (con espinas, CE) y *Solanum quitoense* var. *quitoense* (sin espinas, SE).

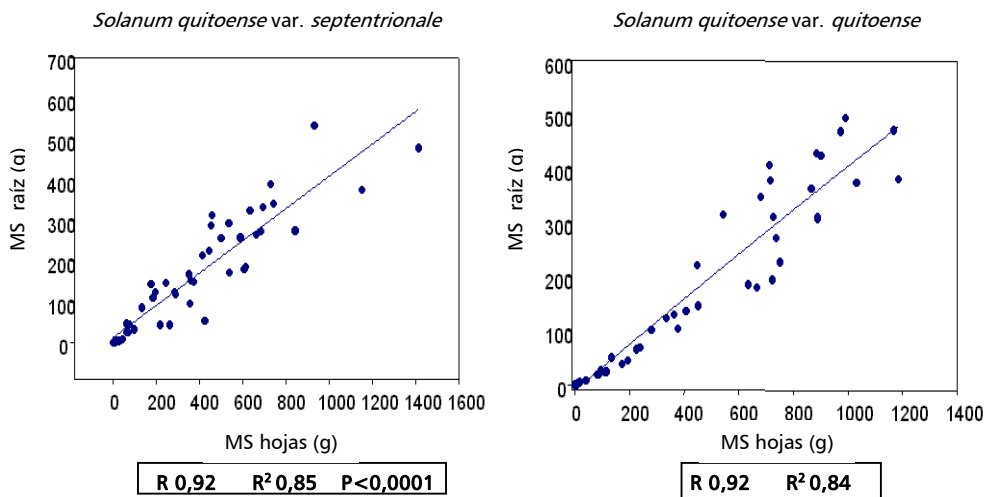


Figura 5. Correlación entre la materia seca de hojas y la materia seca de la raíz en *Solanum quitoense* var. *septentrionale* (con espinas, CE) y *Solanum quitoense* var. *quitoense* (sin espinas, SE)

CONCLUSIONES

Los cursos de acumulación de materia seca, se ajustaron a modelos sigmoidales en las dos variedades botánicas estudiadas, tanto para los diversos órganos, como para toda la planta con mayor evidencia del logro de la estabilidad de la asíntota, en el material del taxón *quitoense*.

De lo anterior se exceptúa el patrón del follaje del estrato inferior del ecotipo con espinas, el cual correspondió a una ecuación polinomial cuadrática.

En las dos poblaciones fue evidente una dinámica diferencial de acumulación de materia seca, en los diferentes períodos ontogénicos. Así, en la etapa vegetativa la biomasa se canalizó al follaje, órgano en el cual se depositó más del 50% de la fitomasa de la planta; en la fase reproductiva se presentó un aumento porcentual de ésta en los tallos y en el período productivo, se apreció una redistribución porcentual, de la materia seca foliar, entre las hojas, las flores y los frutos.

Para los dos ecotipos, fue evidente una mayor acumulación porcentual de materia seca en las raíces durante la etapa vegetativa, lo cual coincidió con lo obtenido en el caso del follaje.

Los resultados de acumulación proporcional de fitomasa, por órgano, indicaron que las flores eran los vertederos con menor demanda de fotoasimilados, con una proporción superior de materia seca en éstas, en el material SE, lo que coincidió con una mayor canalización de fotoasimilados en los frutos.

Se encontraron relaciones alométricas significativas entre las variables diámetro del tallo y materia seca foliar y entre la materia seca foliar y la de la raíz.

AGRADECIMIENTOS

Los autores reconocen y agradecen a la Dirección de Investigación de Medellín, DIME, de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, el apoyo financiero dado al proyecto: "Estudio de Algunos Aspectos Fisiológicos del Lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el Bosque Húmedo Montano Bajo del Oriente Antioqueño" código Quipu: 20201004413.

BIBLIOGRAFÍA

Arias, F., L. Tamara y F. Arbeláez. 2006. Apuesta exportadora agropecuaria 2006-2020. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, República de Colombia, 119 p.

- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 1993. Bioquímica y fisiología vegetal. Editorial Interamericana McGraw Hill, México, D.C. p. 63, 73, 135-142.
- Bernal, J.A., M. Lobo y M. Londoño. 1998. Documento de presentación del material "Lulo La Selva". Corpoica, Rionegro, Antioquia, Colombia. 77 p.
- Bugarin-Montoya, R., A. Glavis-Spinola, P. Sanchez-Garcia y D. Garcia-Paredes. 2002. Acumulación diaria de materia seca y de potasio en la biomasa aérea total del tomate. *Terra* 20(4):401-409.
- Cabezas, M. y D.L. Novoa. 2000. Efecto de la remoción de hojas y frutos en la relación fuente demanda en lulo (*Solanum quitoense* Lam.). p. 69-75. En: Memorias III Seminario Nacional e Internacional de Frutales de Clima Frio. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, CDTF, Manizales, Colombia.
- Caruso, E., J. A. Gómez De Silveira e C.R. Bastos. 1990. Trocas de CO₂, acumulo de fitomassa e remobilização de reservas durante o crescimento de paniculas de duas cultivares de arroz. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 2(1):63-70.
- Chirinos-Torres, D., L. Chirinos-Torres, M. Marin, Z. Roman-Urbina, J. Vielma-Baptista y C. Castro. 1999. Dinámica de acumulación de materia seca en la planta de tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller). Cv Rio Grande, en la zona noroccidental del estado de Zulia, Venezuela. *Rev. Fac. Agron. Venezuela* 16(2):141-151.
- Díaz, S., J.G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J.H.C. Cornelissen and A. Jalili. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *J. Veg. Sci.* 15(3):295-304.
- El-Sharkawy, M.A. 2004. Cassava biology and physiology. *Plant Mol. Biol.* 56(4):481-501.
- Farrar, J., C. Pollock and J. Callagher. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Sci.* 154(1):1-11.
- Fischer, G. 2000. Ecofisiología de frutales de clima frío moderado. p.51-59. En: Memorias III Seminario Nacional e Internacional de Frutales de Clima Frio. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, CDTF, Manizales, Colombia.
- Franco, M. and C. Kelly. 1998. The interspecific mass-density relationship and plant geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95(13):7830-7835.
- Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet and G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15(5):688-695.
- Gartner, B.L. 1997. Plant stems: physiology and functional morphology. *Tree Physiol.* 17(8-9):603-604.
- Gómez De E., C., G. Franco y J.L. Gallego. 2005. Análisis de crecimiento de lulo "La Selva" (*Solanum quitoense* Lam), en condiciones del departamento de Caldas. *Rev. Comalfe* 32(1): 43-51
- Gordillo, O.A. y J.A. Rengifo. 2003 Caracterización fenotípica de cultivares de lulo. Tesis Ingeniero Agrónomo. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira. 127 p.
- Guarente, L, G. Ruvkun and R. Amasino. 1998. Aging, life span, and senescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95(13):11034-11036.
- Heuvelink, E. and L.F.M. Marcelis. 1989. Dry matter distribution in tomato and cucumber. *Acta Hort.* Vol. 260:149-157.
- Himelblau, E. and R.M. Amasino, 2001. Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence. *J. Plant Physiol.* 158(10):1317-1323.
- Ishida, A., A. Uemura, N. Koike, Y. Matsumoto and A.L. Hoe. 1999. Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*. *Tree Physiol.* 16(11):741-747.
- Lobo, M. 1991. Perspectivas de siembra del lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira. *Bol. Téc.* 2(2):125-130.
- Lobo, M. 2000. Papel de la variabilidad genética en el desarrollo de los frutales andinos como alternativa productiva. p. 27-36. En: Memorias III Seminario Nacional e Internacional de Frutales de Clima Frio. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, CDTF, Manizales, Colombia.
- Lobo, M. 2004. Posibilidades y perspectivas del desarrollo de programas de mejoramiento en frutales andinos. Visión conceptual. p.463-471. En: Memorias V Seminario Nacional e Internacional de Frutales de Clima Frio. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, CDTF, Manizales, Colombia.
- Medina, C.I. 2003. Estudio de algunos aspectos fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam) en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño. Tesis Magister en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 249 p.
- Medina, C.I., E. Martinez, M. Lobo, J.C. López y N.M. Riaño. 2006. Comportamiento bioquímico y del

- intecambio gaseoso del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) a plena exposición solar en el bosque húmedo montano bajo del oriente antioqueño colombiano. Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín 59(1):3123-3146.
- Miller, J., and P.K. Diggle. 2003 Diversification of andromonoecy in *Solanum* section *Lasiocarpa* (Solanaceae): The roles of phenotypic plasticity and architecture. En: Amer. J. Bot. 90(5): 707-715.
- Minchin, P.E.H., M.R. Thorpe, J.F. Farrar and O.A. Koroleva. 2002. Source-sink coupling in young barley plants and control of phloem loading. J. Expt. Bot. 53(374):1671-1676.
- Morton, J. 1987. Naranjilla (*Solanum quitoense* Lam., *Solanum angulatum* Lam.). p.425-428. In: Morton, Julia F. (ed.). Fruits of warm climates, Miami, Fl.
- Niklas, K.J. 2006. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories. New Phytologist Vol. 171, 27-40.
- Niklas, K. J., and B.J. Enquist. 2002. Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. Amer. J. Bot. 89(5):812-819.
- Pors, Y., U. Hanse and P. Hoffmann. 2001. Compensation of differences in light absorption at the levels of photosynthetic primary processes, CO₂ uptake and growth of tobacco plants. J. Plant Physiol. 158(12):1555-1564.
- Thorne, J.H. 1985. Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. Ann. Rev. Plant Physiol. 36:317-334.
- Torres, A. 2002. Inteligencia de mercados para lulo, mora y uchuva. p. 326-331. En: Memorias IV Seminario Nacional e Internacional de Frutales de Clima Frio. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, CDTF, Manizales, Colombia.
- Universidad Complutense Madrid. 1999. Organografía y anatomía vegetal. En: <http://www.ucm.es/info/vegetal/Anatomia.htm>. Consulta: Julio 2002.
- Vaieretti, M.V., S. Diaz, E. Ville and E. Garnier. 2007. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. Ann. Bot. 99(5):955-958.
- Van Doorn, W.G. and R.M. Amasino. 2004. Senescence and programmed cell death: substance or semantics? J. Expt. Bot. 55(406):2147-2153.
- Vanninen, P., H. Tlitalo, R. Sievanen and A. Makela. 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Trees 10(4): 231-238.
- Vanninen, P. and A. Makela. 1999. Fine root biomass of scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. Tree Physiol. No. 19(12): 823-830.
- Whalen, M.D., D.E. Costich and C.B. Heiser. 1981. Taxonomy of *Solanum* section *Lasiocarpa*. Gentes Herb. 12(2):41-129.
- Wingler, A., S. Purdy, J. Maclean and N. Portau, 2006. The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. J. Expt. Bot. 57(2):391-399.