

EVALUACIÓN DEL ÁREA DE AERÉNQUIMA RADICAL EN VARIEDADES DE CAÑA DE AZÚCAR (*Saccharum spp*) COMO CARACTERÍSTICA DE RESISTENCIA A CONDICIONES DE HIPOXIA EN EL VALLE DEL RÍO CAUCA.¹

EVALUATION OF AERENCHYMA RADICAL AREA IN VARIETY OF SUGAR CANE (*Saccharum spp*) AS A FEATURE OF RESISTANCE TO HYPOXIA IN CAUCA RIVER VALLEY CONDITIONS.¹

Carlos Andrés Unigarro M.² Jorge Ignacio Victoria Kafure.³ Oscar Eduardo Checa.⁴

RESUMEN

La investigación se desarrollo en la estación experimental San Antonio (EESA) de CENICANA ubicada en el corregimiento de San Antonio de los Caballeros (Florida, Valle del Cauca). Se realizaron dos experimentos denominados Ambiente húmedo y Ambiente Semiseco, Sembrados en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. Se evaluó el aerénquima presente en las raíces fibrosas de 13 variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp*) a los 4, 6 y 8 meses después de la siembra. Las variables agronómicas altura, diámetro, población, peso por parcela, sacarosa (% caña) y kilogramos de sacarosa por parcela se evaluaron al momento de la cosecha. Se encontró que existe una respuesta diferencial entre ambientes a causa de la falta de oxígeno (hipoxia). En condiciones húmedas el aerénquima llegó a ocupar un 55% del área total de los tejidos en la raíz, sin presentar diferencias estadísticas entre variedades, mientras que en condiciones semisecas ocurrió lo contrario y solo desarrollo 33%. El aerénquima no mostró asociación con las variables agronómicas evaluadas. La variedad CC 01-1884 presentó el mejor comportamiento agronómico en la evaluación y la mayor longitud total de raíces. Esta

1. Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Ingeniero Agrónomo. 2009.

2. Estudiante de Ingeniería Agronómica, Universidad de Nariño, Facultad de Ciencias Agrícolas. Pasto, Colombia. E-mail: caunigarro@cenicana.org, andresunigarro619@hotmail.com.

3. Ingeniero agrónomo. Ph. D. Director del programa de variedades. CENICANA. Valle del Cauca. E-mail: jvictor@cenicana.org

4. Ingeniero agrónomo. Ph. D. Profesor. Universidad de Nariño, Facultad de ciencias agrícolas. Pasto Colombia. E-mail: oechecha@fitomejoramientocolombia.org

característica se presentó de forma diferencial en las variedades, lo cual podría ser un parámetro en la selección de variedades tolerantes al exceso de humedad.

Palabras clave: aerénquima, ambiente húmedo, hipoxia, raíces fibrosas, tolerancia.

ABSTRACT

The research was developed at the experimental station San Antonio (EESA) of CENICANA located in the village of San Antonio de los Caballeros (Florida, Cauca Valley). Two experiments were conducted parallel, these were called semi-dry environment and wet environment, each one with a design of a randomized complete block with three replications. The aerenchyma present in the fibrous roots of 13 varieties of sugarcane was evaluated (*Saccharum spp*) by 4th, 6th and 8th months after planting. Agronomic variables as height, diameter, population, per plot weight, sucrose % cane and kilograms of sucrose per plot were evaluated at harvest time.

It was found that there is a differential response between environments because of hypoxia. For example, wet environment (hypoxic) there was no statistical differences between varieties with respect to the amount of aerenchyma, but this effect was not observed in a semi-dry. Another feature was the aerenchyma tissue increased under hypoxia, It occupy 55% of the total area in the root tissue, semi-dry environment in contrast only register 33%. There was no direct relationship with agronomic variables evaluated. The variety CC 01-1884 presented the best agronomic performance in the evaluation and greater total root length, possibly would be a parameter in the selection of varieties tolerant to excess wetness.

Keywords: aerenchyma, wet environment, hypoxia, fibrous roots, tolerance.

INTRODUCCIÓN

El Valle del río Cauca tiene aproximadamente 58 mil hectáreas sembradas con caña de azúcar en zonas húmedas, las cuales se han clasificado en 74 zonas agroecológicas que se caracterizan por presentar diversos tipos de suelos y condiciones de humedad media, alta y muy alta, de acuerdo con la cuarta aproximación de la zonificación agroecológica para el cultivo de la caña (CENICAÑA, 2008).

El anegamiento frecuente en la zonas agroecológicas húmedas genera en la caña de azúcar una condición de estrés fisiológico denominada hipoxia (falta de oxígeno), motivo por el cual reduce su desarrollo y producción. La hipoxia se define como la concentración $>0\%$ y $<20.9\%$ de oxígeno a una temperatura de 20°C (Bailey Serres y Voesenek, 2008).

Algunas plantas pueden tolerar el anegamiento mediante mecanismos que implican el transporte y suministro de oxígeno a los órganos sumergidos en el agua, entre ellos se destaca el desarrollo de tejido de aerénquima que puede formarse en raíces, tallos y hojas (Armstrong et al., 1994).

La razón por la cual los tallos disminuyen su peso seco en suelos anegados se debe a la disminución en la disponibilidad de nutrientes; debida a los cambios químicos en el suelo o a la inhibición de los mecanismos que absorben de nutrientes en las raíces faltas de oxígeno (Kozlowski y Pallardy, 1984). Las plantas decrecen la absorción de N, P y K cuando crecen en ambientes anegados (Glinsky y Stepniewsky, 1985).

El aerénquima son tejidos llenos de aire que transportan el oxígeno de los tallos a las raíces (Drew, 1997). Modelos matemáticos y experimentación directa señalan que el oxígeno puede difundirse desde los tallos hasta los 30 cm de longitud de las raíces a través del aerénquima para satisfacer las necesidades respiratorias de los tejidos (Jackson, 2008). Jackson, (1985) señala que el aerénquima permite una difusión más rápida del oxígeno de los brotes hacia las raíces, con lo cual sobreviven a la hipoxia.

Dos cambios morfológicos comunes de la caña de azúcar en respuesta a la hipoxia son el desarrollo de tejido de aerénquima en tallos y raíces, y el desarrollo de raíces adventicias (Gilbert R. et al., 2007). Srinivasan y Batcha, en 1962 encontraron en su estudio a 68 clones de *Saccharum*, que los clones tolerantes al anegamiento presentaban abundantes raíces adventicias y desarrollo de aerénquima. En Canal Point, EEUU la habilidad de las variedades CP para producir aerénquima constitutivo en tallos bajo condiciones no hipoxicas, se considera como un mecanismo para reducir las perdidas en producción cuando el suelo esta anegados (Glaz et al., 2004), a pesar de esto los programas de selección descartan estos materiales porque reducen el peso de la caña, con la formación de espacios de aire lo cual es indeseable para la industria azucarera.

La condición constitutiva del aerénquima radical en caña de azúcar (Ray y Sinclair, 1999), no ha sido estudiada en mayor detalle, por lo cual se desconoce su papel real en los procesos de tolerancia a la hipoxia.

Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue evaluar el área de aerénquima y como su proporción afecta la tolerancia o susceptibilidad de una variedad a la hipoxia, de igual forma evaluar el comportamiento del aerénquima en el tiempo y como se comporta en dos ambientes contrastantes (húmedo y semiseco).

METODOLOGÍA

La investigación se realizó en la Estación Experimental San Antonio (EESA) de CENICAÑA ubicada en el corregimiento de San Antonio de los Caballeros (Florida, Valle del Cauca) en el lote 13b con suelos correspondientes a las zonas agroecológicas 11H1. La siembra se realizo el 10 de noviembre del 2008 y la cosecha se efectúo el 28 de julio del 2009.

Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones, cada repetición se conformo por 13 variedades. La unidad experimental se conformo por 5

plantas sembradas a 0.30m entre sitios, y de 1.5m entre surcos. El área útil se estimó en 1.5m². Estas especificaciones se utilizaron para el desarrollo de 2 experimentos paralelos, denominados Ambiente húmedo (En lisímetros: estructuras para el manejo artificial del nivel freático) y Ambiente semiseco (En campo), que contrastaron el comportamiento de las variedades entre una condición de hipoxia (falta de oxígeno) y otra normal respectivamente. En el ambiente húmedo la hipoxia se indujo elevando el nivel freático de los lisímetros a 10 cm de la superficie del suelo una vez finalizo el cuarto mes hasta el tiempo de cosecha. Diariamente se determinó el nivel freático y cuando este se encontraba a un nivel profundo, se le adicionaba agua al lisímetro para completar el nivel establecido.

Para el ambiente húmedo la preparación del terreno fue manual debido a los lisímetros. El ambiente semiseco se preparo mecánicamente con un pase del arado y otro del rastrillo. El control de arvenses se realizo a los 45 días después de la siembra de forma manual en los lisímetros y de forma mecánizada en campo.

Las variedades utilizadas fueron CC 84-75, CC 92-2198, CC 92-2804, CC 93-3826, CC 93-4181, CC 93-4418, CC 93-4418, CC 00-3993 y CC 00-4586, CC 01-1817, CC 01-1884 y RD 75-11. La variedad CC 93-4418 es susceptible a condiciones húmedas, mientras que las variedades de las series 00 y 01 han mostrado tolerancia en el tercer estado de selección varietal. El testigo absoluto del experimento fue CC 85-92.

La fertilización del cultivo se realizo a los 50 días después de la siembra teniendo en cuenta el análisis de suelo y los requerimientos del cultivo. Se utilizó como fuente de nutrientes urea, cloruro de potasio, súper fosfato triple y bórax los cuales se aplicaron a un lado del surco y se cubrieron con una escadada superficial.

El manejo de plagas se realizo siguiendo los métodos empleados por CENICAÑA, para plagas como *Diatraea spp* se utilizo el bio-controlador a *Trichogramma exigum* de acuerdo con el umbral de acción presente en campo. En cuanto a roya mosaico y carbón, las variedades son resistentes a estas enfermedades.

El muestreo de raíces se realizó a los cuatro, seis y ocho meses después de la siembra en los dos ambientes, la extracción se realizó con un barreno modificado, que evitó el daño mecánico de la muestra. Las raíces fueron lavadas y preservadas en una solución F.A.A (Formaldehído + Alcohol al 70% + Ácido acético) (Silva *et al.*, 2003), luego se almacenaron a 7°C.

Se seleccionaron tres raíces por parcela con un diámetro entre 0.4 - 0.6mm para los cortes transversales, los cuales se realizaron a mano utilizando una cuchilla de disección. Las muestras se montaron en un portaobjetos con una solución semipermanente de agua-glicerina (1:1). Los portaobjetos fueron observados bajo el microscopio a 10X y microfotografiados con una resolución de 3 mega píxeles. Las fotografías se analizaron mediante el programa ImageJ (Rasband, W.S., 1997) que calculó las áreas ocupadas por el aerénquima, parénquima y la zona de córtex, luego se transformaron en porcentajes para su evaluación (Visser y Bögemann, 2003).

De las variedades CC 85-92, CC 93-4418 y CC 01-1884 se extrajo 15 g del sistema radical por cepa en tres repeticiones. Las raíces se lavaron y conservaron en ácido de sodio al 0.01%, luego se tiñeron por una inmersión en una solución de azul de metileno (1g/L) (Muñoz *et al.*, 2006). Las raíces se esparcieron en una bandeja de plaxiglas translucido con agua y se escanearon en un escáner HP a una resolución de 400 dpi. Las imágenes se evaluaron con el programa GSRoot (Suresh Guddanti & Jim Chambers, 1993), el cual midió la longitud y la distribuyó en siete rangos de diámetro (<0.30, 0.30-0.60, 0.60-0.90, 0.90-1.20, 1.20-1.60, 1.60-2.20, >2.20mm).

Las variables altura, diámetro, población se cuantificaron al momento de la cosecha utilizando flexómetros y calibradores. Los tallos cosechados por parcela se pesaron mediante una balanza analítica de campo. La sacarosa % caña se evaluó en 10 tallos seleccionados al azar por medio del método directo-CENICAÑA (DAC) de espectroscopia NIR que involucra una desintegración total de la caña de azúcar y luego la extracción de los

sólidos totales solubles con una cantidad de agua previamente conocida. Los kilogramos de sacarosa por parcela, se calcularon multiplicando el peso por parcela por la sacarosa % caña dividida entre cien.

Para las variables porcentaje de aerénquima, parénquima y zona de córtex se realizó un análisis de varianza con el estamento PROC MIXED (SAS Institute, 2004) con los bloques como efectos aleatorios y las variedades como efectos fijos, las comparaciones entre medias se realizaron con la prueba de Tukey ($Pr > f = 0.05$). Altura, diámetro, población, peso por parcela, sacarosa % caña, kilogramos de sacarosa y longitud radical utilizaron el estamento PROC GLM (SAS Institute, 2004) para su análisis de varianza, las comparaciones múltiples se realizaron con la prueba de Duncan ($Pr > f = 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Correlación de las variables evaluadas con las variables fenotípicas altura, diámetro, población, peso y porcentaje de sacarosa en un ambiente húmedo.

En el Cuadro 1 se aprecia que las variables porcentaje de aerénquima, parénquima y zona de córtex no tienen correlación con las variables altura, diámetro, población, peso y porcentaje sacarosa % caña. Sin embargo se observan algunas correlaciones dentro de los grupos de contraste, por ejemplo la variable peso se correlaciona positivamente con altura y población, al tener coeficientes de Pearson con valores de 0.53 y 0.68 respectivamente, los cuales fueron altamente significativos. Estudios realizados mediante un análisis de sendero, mostró que la altura fue un parámetro fundamental en la selección de variedades para sitios húmedos (Viveros, et al., 2008b).

Los porcentajes de aerénquima y de parénquima en conjunto forman la zona de córtex radical que se ubica entre la exodermis y la endodermis de la raíz. Estas dos variables presentan una relación inversa, porque los procesos que dan formación al aerénquima son la división y expansión de células vecinas (aerénquima schizodénico) (Drew, 1997), o la

muerte y disociación de las células (aerénquima lisogénico) en el tejido parénquimático (Pennell y Lamb, 1997). La variable porcentaje de aerénquima presentó una correlación negativa con el porcentaje de córtex con un coeficiente de Pearson de -0.77 significativo al 0.01%, lo cual confirma la relación inversa entre la transformación de parénquima y la formación de aerénquima. El porcentaje de zona de córtex presentó una correlación positiva con respecto a la variable aerénquima con un coeficiente de 0.69 significativo al 0.01%, esto significa que al aumentarse la cantidad de aerénquima, la zona del córtex en la raíz también se incrementa y por ende significa una reducción en los tejidos de la raíz, lo cual demuestra la importancia de formar aerénquima para la supervivencia de la planta en condiciones hipoxicas.

Cuadro 1. Correlaciones de las variables porcentaje de aerénquima, de parénquima y de zona de cortes con las variables altura (cm), diámetro (mm), población (# de tallos), peso (Kg/Parcela) y porcentaje de sacarosa.

| | | Diámetro | Altura | Población | % Sacarosa | Peso | % Aerénquima | % Parénquima | % Zona Córtes |
|---------------|--------------------|--------------------|---------------------------|--------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Peso | R (Pearson) | 0.25 | 0.53 | 0.68 | 0.14 | 1.00 | -0.18 | 0.23 | -0.01 |
| | Pr > r | 0.13 ^{ns} | 0.001^{**} | <0.0001^{**} | 0.40 ^{ns} | | 0.29 ^{ns} | 0.16 ^{ns} | 0.94 ^{ns} |
| Sacarosa | R (Pearson) | -0.34 | 0.03 | 0.25 | 0.14 | 1.00 | 0.10 | -0.17 | -0.03 |
| | Pr > r | 0.04 ^{ns} | 0.85 ^{ns} | 0.13 ^{ns} | 0.40 ^{ns} | | 0.53 ^{ns} | 0.31 ^{ns} | 0.88 ^{ns} |
| % Aerénquima | R (Pearson) | -0.12 | -0.06 | -0.15 | 0.10 | -0.18 | 1.00 | -0.77 | 0.69 |
| | Pr > r | 0.48 ^{ns} | 0.7 ^{ns} | 0.36 ^{ns} | 0.53 ^{ns} | 0.29 ^{ns} | | <0.0001^{**} | <0.0001^{**} |
| % Parénquima | R (Pearson) | 0.19 | 0.19 | 0.09 | 0.23 | -0.17 | -0.77 | 1.00 | -0.07 |
| | Pr > r | 0.24 ^{ns} | 0.24 ^{ns} | 0.57 ^{ns} | 0.16 ^{ns} | 0.31 ^{ns} | <0.0001^{**} | | 0.67 ^{ns} |
| % Zona Córtes | R (Pearson) | 0.04 | 0.12 | -0.13 | -0.01 | -0.03 | 0.69 | -0.07 | 1.00 |
| | Pr > r | 0.82 ^{ns} | 0.47 ^{ns} | 0.44 ^{ns} | 0.94 ^{ns} | 0.88 ^{ns} | <0.0001^{**} | 0.67 ^{ns} | |

** : Diferencias estadísticas al 99% de confiabilidad (Pr>F =0.01), * : Diferencias estadísticas al 95% de confiabilidad (Pr>F =0.01), ns: No hay diferencias estadísticas.

Comportamiento del aerénquima y el parénquima en la zona de córtex radical.

a.

b.

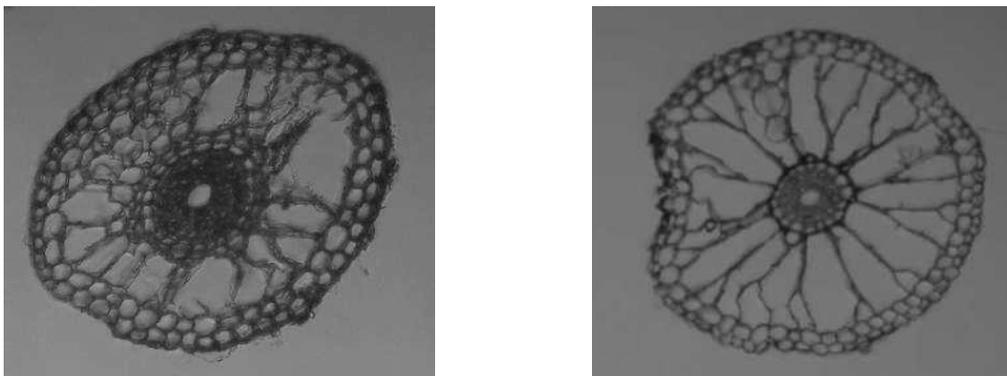


Figura 1. Corte transversal de una raíz de caña de azúcar a. en un ambiente semiseco b. en un ambiente húmedo (hipóxia). En ambiente semiseco se observa mayor presencia de parénquima y una estela de mayor área que en el ambiente húmedo.

Ambiente húmedo (Lisímetros)

En el cuarto mes, los lisímetros tuvieron una connotación de semiseco (Punto Cero), puesto que el nivel freático en ellos se mantuvo a 83 cm de la superficie del suelo. En este mes la relación aerénquima - parénquima (A:P) fue 1 : 1, mostrando que las tasas diferenciales entre el parénquima y la formación del aerénquima están en equilibrio (Cuadro 2). El aerénquima en caña de azúcar es una característica constitutiva que se desarrolla con o sin hipoxia (Ray y Sinclair, 1999). Hubo diferencias altamente significativas entre variedades en la formación de aerénquima, parénquima y zona de córtex (Cuadro 2), sin embargo por las características anteriormente mencionadas, estas diferencias son determinadas por la temporalidad de cambio en que se encuentran las células del parénquima al momento de la evaluación, y no debido a un efecto varietal de tolerancia contra la falta de oxígeno.

A partir de ese momento, las diferentes variedades en los lisímetros se sometieron a condiciones de hipoxia, ubicando el nivel freático a 10cm de la superficie del suelo.

La Figura 3 muestra que el sexto mes con una media general de 38% tuvo un aumento en la producción de aerénquima, resultado estadísticamente superior al valor obtenido en el cuarto mes según la prueba de Tukey ($Pr = 0.05$). Ese aumento cambió la relación (A:P)

reportada en cuarto mes (1:1) a 3:2 para este mes (Cuadro 2). Entre variedades no hubo diferencias significativas en aerénquima, señalando que hubo una respuesta generalizada de las variedades a la hipoxia (Cuadro 2).

El parénquima en el sexto mes se redujo en un 3% respecto al cuarto mes, pero estadísticamente no hubo diferencia entre ellos (Figura 3). Se encontraron diferencias altamente significativas entre variedades ($Pr = 0.004$) (Cuadro 2), lo cual indica que la zona de córtex en las variedades tuvo diferentes proporciones. Esto se corroboró al observar que hay diferencias entre variedades al 95% de confianza para la variable zona de córtex (Cuadro 2). Sin embargo al examinar los datos por variedad se concluye, que esta diferencia es muy particular por cada variedad y que no guarda relación alguna con la tolerancia o susceptibilidad de una variedad a la humedad.

En el octavo mes las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex no mostraron diferencias estadísticas entre variedades (Cuadro 2). Estos resultados corroboran la observación hecha en el sexto mes, donde se encontró que los valores promedio por variedad para la variable aerénquima son estadísticamente iguales, siempre y cuando dicha característica se exprese un ambiente falto de oxígeno (Cuadro 2). En el octavo mes la media general de aerénquima registro un valor de 55%, y la del parénquima fue 8%. La relación entre las dos variables (A:P) fue 9:1 (Cuadro 2). Justin y Armstrong (1987), al evaluar raíces de 91 especies de zonas húmedas, encontraron que tenían entre 10 y 20 % de aerénquima en condiciones normales mientras que en condiciones hipoxicas este valor podía llegar a doblarse o triplicarse; Visser, *et al.*, (2000a) también encontraron estos valores en la monocotiledónea *Carex acuta*. El porcentaje de aerénquima en el octavo mes fue estadísticamente superior al del sexto mes en la prueba de Tukey.

El análisis del comportamiento de las variables en el tiempo se observa en la Figura 3, donde se aprecia la tendencia del aerénquima a incrementarse, en tanto que su contraparte el parénquima decrece. El aumento en la zona de córtex permite determinar que los tejidos dentro de la estela y la epidermis redujeron su aérea para favorecer la formación de

aerénquima. Espacios intercelulares como el aerénquima decrecen el diámetro del sistema vascular de la raíz que transporta agua y de nutrimentos (Visser, *et al.*, 2000b).

Las raíces al sexto y octavo mes a pesar de estar sujetas al mismo nivel freático (10 cm de la superficie del suelo) presentaron un diferencial de desarrollo en la cantidad de aerénquima, el octavo mes presento un incremento del 17% respecto al sexto mes (Figura 3). Una posible explicación a este fenómeno pueden ser las altas tasas de elongación en las raíces durante es sexto mes. Negi, *et al.*, (1972) estudio el sistema radical de la variedad BO3 con tolerancia a la humedad y observo que las tasas de crecimiento en las raíces por unidad de aérea fueron: 12 a las doce semanas, de 24 a las veinticuatro semanas y de 3 a las treinta y seis semanas. Esto permite deducir que aproximadamente al sexto mes del presente experimento se destino una alta cantidad de energía a procesos de elongación, lo cual rivaliza con la formación de aerénquima, que es costosa y necesaria para la supervivencia de la planta (Bailey y Voesenek, 2008). Con base en esto, se puede hipotetizar que en el sexto mes existe un equilibrio entre las altas tasas de elongación y la formación de aerénquima, motivo el cual no se presento una expresión total del aerénquima en la zona de córtex, como ocurrió en el octavo mes donde la elongación fue muy reducida y la planta pudo destinar esfuerzos al aumento de aerénquima como una recurso más para tolerar la hipoxia.

El análisis de varianza combinado para el ambiente húmedo (Cuadro 3) presento diferencias altamente significativas entre meses para todas las variables evaluadas, lo cual fue clasificado por la prueba de Tukey ($Pr > f = 0.05$) en la Figura 3. Las fuentes de variación variedad e interacción (mes * variedad) fueron no significativas para todas las variables evaluadas.

Ambiente semiseco:

El comportamiento del aerénquima bajo un ambiente semiseco se muestra en el Cuadro 2, donde se aprecia que en el cuarto mes la relación (A: P) fue 1:1, pero en el sexto y octavo

mes esa relación se incremento hasta ser 3:2, lo cual se debió a las altas precipitaciones en los meses cinco y siete (Figura 2) que promovieron el desarrollo de aerénquima. El análisis de varianza combinado no encontró diferencias significativas para la fuente de variación mes en la variable aerénquima (Cuadro 3), aunque las comparaciones múltiples por Tukey mostraron que el sexto mes fue estadísticamente superior al cuarto mes e igual al octavo mes que a su vez es igual al cuarto (Figura 3), lo cual reafirma la relación que existe entre los valores de aerénquima y la condición de humedad en el mes anterior (Figura 2). La variable parénquima no presento diferencias estadísticas entre los meses evaluados (Figura 3), aunque disminuyo en el sexto mes.

Se presentaron diferencias estadísticas entre variedades durante todos los meses evaluados para las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex (Cuadro 2), por las condiciones específicas de humedad en un momento y espacio determinado, pero no debido a una característica particular de tolerancia a la humedad.

El comportamiento del porcentaje de zona de córtex fue similar al del porcentaje de aerénquima, se incremento en el sexto mes y luego disminuyo levemente en el octavo mes (Figura 3). Al comparar los meses en la prueba de Tukey, se encontró que el sexto mes fue estadísticamente superior al cuarto, pero el octavo mes fue estadísticamente igual a los dos anteriores. Esto se observo porque el octavo mes tuvo un menor estrés con respecto al mes seis, lo cual se aprecia en la Figura 2. Durante este período se observó una precipitación inferior en el mes siete que aquella observada en el mes cinco. Aparentemente los tejidos de la raíz sufren ajustes que brindan más espacio al aerénquima aumentando la zona de córtex, cuando la planta sufre cierta exposición al exceso de humedad aun con niveles freáticos bajos. Hubo diferencias significativas entre variedades por cada mes.

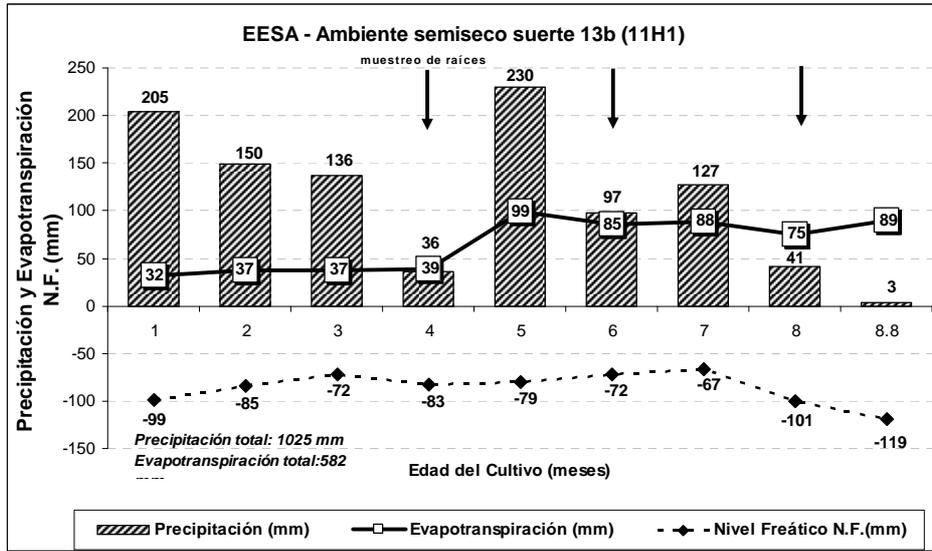


Figura 2. Condiciones hidrológicas en el ambiente semiseco y muestro de raíces en la Estación experimental San Antonio, suerte 13B y de zonificación agroecológica 11H1, Florida, Valle del Cauca.

El análisis de varianza combinado del Cuadro 2 muestra que las fuentes de variación mes e interacción (mes * variedad) no presentaron diferencias estadísticas para las variables evaluadas, sin embargo la fuente de variación variedad presento diferencias estadísticas para las variables aerénquima y zona de córtex.

Cuadro 2. Análisis de varianza para los meses 4, 6 y 8 de las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex en porcentaje para 13 variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp*) en dos ambientes.

| AMBIENTE HÚMEDO (LISIMETROS) | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|--------------------------------------|-------------------|--------------------|---|---------------------|---------------------|---|---------------------------|---------------------------|
| | Mes 4 (Nivel Freático= -80cm) | | | Mes 6 (Nivel Freático= -10cm +/-5cm) | | | Mes 8 (Nivel Freático= -10cm +/-5cm) | | |
| <i>Variable en %</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> |
| <i>Pr > F (Variedad)</i> | 0.008** | 0.002** | 0.001** | 0.16^{ns} | 0.004** | 0.034* | 0.117^{ns} | 0.217^{ns} | 0.059^{ns} |
| <i>Media</i> | 29 | 25 | 54 | 38 | 22 | 59 | 55 | 9 | 63 |
| <i>Relación A:P</i> | 1 | 1 | - | 3 | 2 | - | 9 | 1 | - |
| <i>C.V.</i> | 14 | 12 | 8 | 8 | 7 | 10 | 13 | 5 | 11 |
| AMBIENTE SEMISECO | | | | | | | | | |
| | Mes 4 (Nivel Freático= -83cm) | | | Mes 6 (Nivel Freático= -72cm) | | | Mes 8 (Nivel Freático= -101cm) | | |
| <i>Variable en %</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona CórteX</i> |
| <i>Pr > F (Variedad)</i> | 0.025* | 0.034* | 0.001** | <0.0001** | <0.0001** | <0.0001** | 0.0003** | 0.004** | <0.0001** |
| <i>Media</i> | 28 | 25 | 53 | 36 | 20 | 57 | 33 | 22 | 55 |
| <i>Relación A:P</i> | 1 | 1 | - | 3 | 2 | - | 3 | 2 | - |
| <i>C.V.</i> | 13 | 13 | 11 | 9 | 8 | 8 | 15 | 13 | 10 |

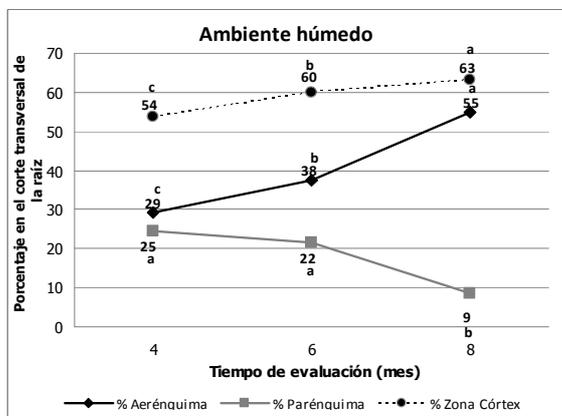
** : Diferencias estadísticas al 99% de confiabilidad (Pr>F =0.01).

* : Diferencias estadísticas al 95% de confiabilidad (Pr>F =0.01).

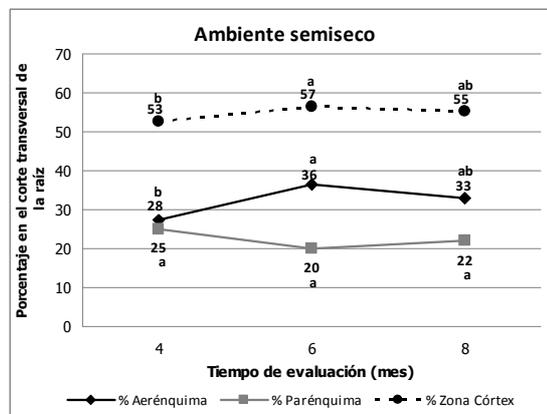
ns: No hay diferencias estadísticas.

A:P: Aerénquima : Parénquima.

a.



b.



Las medias de porcentaje para aerénquima, parénquima y zona de córtex en cada línea con la misma letra no son significativamente diferentes acorde a la prueba de Tukey ($Pr > F = 0.05$).

Figura 3. Comportamiento y comparaciones múltiples por Tukey ($Pr > F = 0.05$) para las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex en porcentaje durante los meses 4, 6 y 8 para dos ambientes (a. Ambiente húmedo y b. Ambiente semiseco).

Cuadro 3. Análisis de varianza combinado de los meses 4, 6 y 8 de las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex en porcentaje para 13 variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp*) en los ambientes húmedo y semiseco.

| AMBIENTE HÚMEDO (LISIMETROS) | | | |
|-------------------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|
| <i>Variable en %</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona Córtex</i> |
| <i>Mes</i> | 0.001^{**} | 0.004[*] | 0.014[*] |
| <i>Variedad</i> | 0.287 ^{ns} | 0.231 ^{ns} | 0.692 ^{ns} |
| <i>Mes × Variedad</i> | 0.500 ^{ns} | 0.126 ^{ns} | 0.074 ^{ns} |
| <i>C.V</i> | 11 | 8 | 9 |
| AMBIENTE SEMISECO | | | |
| <i>Variable en %</i> | <i>Aerénquima</i> | <i>Parénquima</i> | <i>Zona Córtex</i> |
| <i>Mes</i> | 0.090 ^{ns} | 0.261 ^{ns} | 0.229 ^{ns} |
| <i>Variedad</i> | 0.030[*] | 0.173 ^{ns} | 0.025[*] |
| <i>Mes × Variedad</i> | 0.152 ^{ns} | 0.203 ^{ns} | 0.421 ^{ns} |
| <i>C.V</i> | 13 | 11 | 9 |

******: Diferencias estadísticas al 99% de confiabilidad ($Pr > F = 0.01$), *****: Diferencias estadísticas al 95% de confiabilidad ($Pr > F = 0.01$), **ns**: No hay diferencias estadísticas.

Diámetro y longitud radical en función de los beneficios del aerénquima.

La Figura 4 presenta la distribución de la longitud radical por rangos de diámetro y la longitud total de tres variedades con diferentes grados de tolerancia a la hipoxia. CC 01-1884 (variedad tolerante) tubo la mayor longitud total (74.1m) con superioridad estadística al resto de variedades en la prueba de Duncan ($P > f = 0.05$), en longitud radical con un diámetro inferior a 0.3 mm fue estadísticamente igual a CC 93-4418 (Variedad intolerante), en los otros rangos de diámetro fue estadísticamente igual a CC 85-92 (variedad intermedia). Sin embargo en el rango de diámetro mayor a 2.2 mm CC 01-1884 fue estadísticamente inferior a CC 93-4418. Morris y Tai, (2004) encontraron que el incremento en el peso de los tallos en caña de azúcar, puede estar asociado a diámetros promedio bajos y a grandes longitudes radicales totales. Webster y Eavis, (1972) encontraron que bajo anegamiento el sistema radical de caña de azúcar consistía en una densa masa de raíces con pequeños diámetros.

La variedad de tolerancia intermedia (CC 85-92) y la intolerante (CC 93-4418) fueron estadísticamente iguales entre ellas, en cuanto a longitud radical total y en cada uno de los rangos radicales evaluados.

Las raíces con menos de 1 mm de diámetro en caña de azúcar se denominan fibrosas (Dillewijn, 1952) y su alta proporción en el sistema radical son una característica de adaptación en plantas tolerantes al anegamiento (Armstrong, *et al.*, 1994), lo cual ha sido encontrado en caña de azúcar (Evans, 1972, Webster y Evans, 1972 y Morris y Tai, 2004). Esto es importante porque los pequeños diámetros según Evans, (1972) demandan menos oxígeno y son más eficientes en la difusión de oxígeno, el cual se transporta por el tejido de aerénquima, sin este, la elongación radical se detendría (Jackson, 2008). En las observaciones del presente trabajo lo anteriormente expuesto se corroboró, puesto que la variedad CC 01-1884 con el mejor comportamiento agronómico fue también la que mayor cantidad longitudinal de raíces fibrosas presentó (Figura 4). Esto permite plantear que las

variedades tolerantes a la hipoxia serán aquellas que cuenten con un sistema radical destacado en su longitud total, que en gran parte se debe a la extensión de las raíces fibrosas donde el aerénquima es más eficiente.

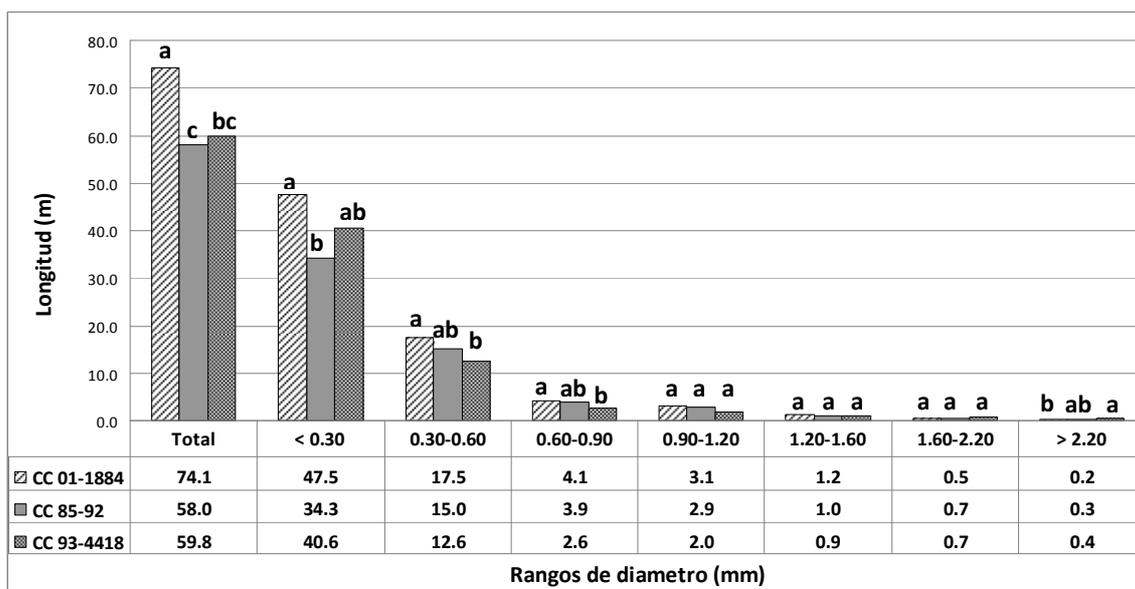


Figura 4. Longitud radical en milímetros y su distribución por rangos de diámetro para tres variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp*) en un ambiente húmedo. Prueba de Duncan ($Pr > r$ 0.05).

Análisis de las variables fenológicas altura, diámetro, población, peso, sacarosa % caña y kilogramos de sacarosa en un ambiente húmedo.

La variable diámetro tuvo una media general de 26.4 mm y su coeficiente de variación (cv) fue del 5%. Hubo diferencias altamente significativas entre variedades. CC 93-3826, CC 00-4586, CC 92-2198 y CC 01-1884 presentaron los valores más altos con diámetros que oscilaron entre 29.7 y 27.5mm, los cuales fueron estadísticamente superiores a la variedad testigo CC 85-92 en la prueba de Duncan ($Pr > f = 0.05\%$). La variedad CC 00-3993 presento el menor diámetro con un valor de 23.6mm.

Para la variable altura se encontraron diferencias altamente significativas entre variedades, la media general tuvo un valor de 188cm con un coeficiente de variación del 12%. La variedad CC 93-3826 fue la más alta con 223cm, pero fue estadísticamente igual con las variedades CC 01-1884, CC 01-1817, CC 84-75, CC 93-7510, CC 00-3993, CC 85-92 y RD 75-11 en la prueba de Duncan, sus medias que fluctuaron entre 183 y 208cm. CC 92-2804 presentó la menor altura.

La variable población se presentó diferencias al 95% de confianza entre las variedades. La media general fue de 27 tallos por parcela, con un 17% de variación en sus datos. Las variedades CC 01-1884, CC 01-1817, CC 84-75, CC 93-7510 y CC 00-3993 desarrollaron entre 30 y 32 tallos por parcela, siendo estadísticamente superiores a las variedades CC 00-4586 y CC 92-2198. El testigo CC 85-92 tuvo 26 tallos por parcela.

La media general de la variable peso (Producción) fue 31 kilogramos por parcela y presentó diferencias estadísticas al 95% de confianza entre variedades. El coeficiente de variación fue del 24%, y se consideró aceptable para este tipo de experimento. La variedad CC 01-1884 con un peso promedio de 44 kg fue la mejor y estadísticamente fue superior a las variedades CC 92-2804, CC 93-4418, CC 84-75, CC 92-2198, CC 00-4586 y CC 93-4181 en la prueba de Duncan. CC 85-92 con un valor de 34 Kg fue estadísticamente igual a CC 01-1884 y a CC 92-2804 que reportó el menor peso en el experimento.

Sacarosa % caña (Rendimiento) no presentó diferencias estadísticas al 95% entre variedades, su media general tuvo un valor del 13%. La variedad CC 85-92 mostró el mejor contenido de sacarosa con un porcentaje de 14.4 y fue estadísticamente superior a las variedades CC 00-4586, CC 93-3826, CC 93-4181 y RD 75-11 con valores que oscilaron entre 11.7 y 12.3%.

La variable kilogramos de sacarosa por parcela es resultado de conjugar producción con rendimiento. Entre variedades no hubo diferencias estadísticas al 95%, la media general fue de 4 Kg de sacarosa por parcela y el coeficiente de variación tuvo un valor de 27%. La

prueba de Duncan mostró que CC 01-1884 con 5.8 Kg de sacarosa fue estadísticamente superior a CC 00-4586, CC 92-2198, CC 92-2804, CC 93-4181, CC 93-4418 y RD 75-11, y por tanto se considera la mejor variedad evaluada en este experimento. El testigo CC 85-92 presento un valor de 4.9Kg de sacarosa que fue estadísticamente igual a CC 01-1884.

CONCLUSIONES

El aerénquima en las raíces se expreso estadísticamente igual en todas las variedades, por ello no puede ser utilizado como una herramienta de selección varietal. Sin embargo existe una respuesta generalizada de las variedades de caña de azúcar a la hipoxia, la cual consiste en incrementar el área de aerénquima en la raíz, lo cual conlleva a la reducción de otros tejidos, demostrando su importancia para la supervivencia de la planta en zonas húmedas.

La longitud total y de las raíces fibrosas por variedad, mostró que posiblemente es un parámetro para la selección de variedades tolerantes a la hipoxia. Indirectamente la elongación radical propia de cada variedad se encuentra ligada al aerénquima, porque sin este no se produce.

La variedad CC 01-1884 fue la variedad con las mejores características agronómicas en el experimento y también registró la mayor longitud total de raíces.

Cuadro 4. Análisis de varianza y comparaciones múltiples por Duncan ($Pr > f = 0.05$) para las variables altura (cm), diámetro (mm), población (numero de tallos/parcela), peso (Kg/Parcela), Sacarosa % caña y Kilogramos de sacarosa por parcela para 13 variedades de caña de azúcar (*Saccharum spp*).

| Variedad | Diámetro | | Altura | | | Población | | Peso | | | Sacarosa % Caña | | | Kg Sacarosa /parcela | | | | | |
|---------------------------|-------------|----------------|------------|----------|------------|-----------|------------|-----------|--------------|-------------|-----------------|--------|-------------|----------------------|------------|------------|------------|----------|---|
| | Media | Duncan | Media | Duncan | | Media | Duncan | Media | Duncan | | Media | Duncan | | Media | Duncan | | | | |
| CC 00-3993 | 23.6 | e | 209 | b | a | 31 | a | 33 | b | a | c | 13.8 | b | a | 4.6 | b | a | | |
| CC 00-4586 | 29.6 | a | 166 | d | c | 20 | b | 24 | b | c | | 12.3 | b | c | 2.9 | b | | | |
| CC 01-1817 | 26.7 | b d c | 190 | b | d a c | 30 | a | 37 | b | a | | 13.0 | b | a | c | 4.8 | b | a | |
| CC 01-1884 | 27.5 | b a c | 208 | b | a | 32 | a | 44 | a | | | 12.8 | b | a | c | 5.8 | a | | |
| CC 84-75 | 24.9 | e d c | 183 | b | d a c | 30 | a | 30 | b | c | | 13.2 | b | a | c | 4.0 | b | a | |
| CC 92-2198 | 28.4 | b a | 176 | b | d c | 20 | b | 26 | b | c | | 12.8 | b | a | c | 3.3 | b | | |
| CC 92-2804 | 24.9 | e d c | 154 | d | | 26 | b | a | 22 | c | | 13.5 | b | a | | 2.9 | b | | |
| CC 93-3826 | 29.7 | a | 223 | a | | 24 | b | a | 35 | b | a | c | 12.3 | b | c | 4.3 | b | a | |
| CC 93-4181 | 26.4 | b d c | 169 | b | d c | 27 | b | a | 27 | b | c | | 12.1 | b | c | 3.2 | b | | |
| CC 93-4418 | 24.7 | e d | 163 | d | c | 25 | b | a | 25 | b | c | | 13.5 | b | a | | 3.4 | b | |
| CC 93-7510 | 25.3 | e d c | 189 | b | d a c | 32 | a | 34 | b | a | c | | 13.3 | b | a | c | 4.6 | b | a |
| RD 75-11 | 25.8 | e d c | 208 | b | a | 26 | b | a | 30 | b | a | c | 11.7 | c | | 3.5 | b | | |
| CC 85-92 (Testigo) | 26.0 | b e d c | 204 | b | a c | 26 | b a | 34 | b a c | 14.4 | a | | 4.9 | b a | | | | | |
| Media | 26.4 | | 188 | | | 27 | | 31 | | 13.0 | | 4 | | | | | | | |
| Pr > t | 0.0001** | | 0.012** | | | 0.044* | | 0.048* | | 0.063 | | 0.07 | | | | | | | |
| R² | 0.75 | | 0.67 | | | 0.55 | | 0.53 | | 0.53 | | 0.50 | | | | | | | |
| cv % | 5.1 | | 11.6 | | | 17.3 | | 23.8 | | 7.0 | | 27 | | | | | | | |

Las medias en cada columna con la misma letra no son significativamente diferentes acorde a la prueba de rangos múltiples de Duncan ($Pr > F = 0.05$).

BIBLIOGRAFÍA

ARMSTRONG W., BRÄNDLE R., JACKSON M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*. Vol 43 (4), pg. 307-358. Holanda.

BAILEY-SERRES J., Y VOESENEK L.A.C.J. 2008. Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity. *Annual Review of Plant Biology*. Vol 59, pg 313–339. EEUU.

CENTRO DE INVESTIGACIÓN DE LA CAÑA DE AZÚCAR DE COLOMBIA (CENICAÑA). 2008. Informe anual 2007. Cenicaña. pg 9-12. Cali, Colombia.

DILLEWIJN VAN. 1975. Botánica de la caña de azúcar. Segunda edición. Edición Revolucionaria. Instituto cubano del libro. pg. 53-58, 123-158. Cuba.

DREW M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* Vol 48. pg. 223–250. EEUU.

EAVIS, B.W. 1972. Effects of flooding on sugarcane growth 2. Benefits during subsequent drought. *Proceedings of the international society of sugarcane technologists*. 14. pg 715-721. EEUU.

GILBERT, A., RAINBOLT, C., MORRIS, D.R., BENNETT, A. C. 2007. Morphological Responses of Sugarcane to Long-Term Flooding. *Agronomy Journal*. Vol 99, pg. 1622–1628. EEUU.

GLAZ, B., D.R. MORRIS, AND S.H. DAROUB. 2004. Periodic flooding and water table effects on two sugarcane genotypes. *Agronomy Journal* Vol 96, pg. 832–838. EEUU.

GLINSKI, J., Y STEPNIEWSKI, W. 1985. Soil Aeration and Its Role for Plants. Ed. CRC Press, Inc. Florida, EEUU.

GUDDANTY, S., y CHAMBERS, J.L. 1993. GSRoot – Automated root length measurements program. User manual, Version 5.00. Louisiana State University.

JACKSON M.B. 2008. The Impact of Flooding Stress on Plants and Crops. En <http://www.plantstress.com/articles/waterlogging_i/waterlog_i.> consultado el 10-09-2009.

JACKSON, M.B.1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. Annual review of plant Physiology. Vol 36, pg 145-174. EEUU.

JUSTIN, S.H.F.W. Y ARMSTRONG, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. New Phytologist. Vol. 106. pg 465-495.

KOZLOWSKI, T.T. Y PALLARDY S.G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral nutrition. In: Flooding and Plant Growth, T. T. Kozlowski, Ed. Academic Press. pg 165-193. New York, EEUU.

MORRIS, D.R., y TAI. P.Y.P. 2004. Water table effects on sugarcane root and shoot development. Journal American Society Sugar Cane Technologists Vol 24, pg. 41–59. EEUU.

MUÑOZ F., MYLAVARAPU R.S., HUTCHINSON C.M., PORTIER K.M. 2006. Root Distribution Under Seepage-Irrigated Patatoes in Northeast Florida. American Patato Journal. Vol 86, pg. 463-472. EEUU.

NEGI O.P., NAITHANI, S.P., y PODDAR, S. 1972. Root studies of outstanding sugarcane varieties of Bihar, India. Proceedings of the international society of sugarcane technologists. 14. pag 733-738. EEUU.

PENNELL R. y LAMB, C. 1997. Programmed Cell Death in Plants. The Plant Cell, Vol. 9. pg 1157-1168. California. EEUU.

RAY, J.D., y SINCLAIR, T.R. 1999. Sugarcane transpiration response to drying soil. Sugar Cane International. pg 5-8. EEUU.

RASBAND, W.S. (1997) ImageJ. Image processing and analysis in java. User manual. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA

SAS Institute. 2004. The SAS system for windows. Release 9.1.3. SAS Institute. Cary. NC. EEUU.

SILVA S.D., CASTRO E.M., SOARES A.M. 2003. Effects of different water regimes on the anatomical characteristics of roots of grasses promising for revegetation of areas surrounding hydroelectric reservoirs. Ciencia e Agrotecnologia. Editora UFLA. V.27, n.2. pg. 393-397. Brazil.

SRINIVASAN, K., Y BATCHA, M.B.G.R. 1962, Performace of clones of *Saccharum* species and allied genera under conditions of waterlogging. Proceedings of the international society of sugarcane technologists. 11. pg 571-577.

VISSER, E.J.W., BÖGEMANN, G.M., VAN DE STEEG, H.M., PIERIK, R., y BLOM, C.W.P.M. 2000b. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. New Phytologist. Vol. 148. pg 93-103.

VISSER, E.J.W., COLMER T.D., BLOM, C.W.P.M., y VOESENEK, L.A.C.J. 2000a. Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment*. Vol. 23. pg 1237-1245. EEUU.

VISSER, E.J.W., y BÖGEMANN, G.M. 2003 Measurement of porosity in very small samples of plant tissue. *Plant and Soil*. Vol 253. pg 81–90. EEUU.

VIVEROS, C.A., PALMA, A.E., VICTORIA, J.I. y LÓPEZ, L.O., 2008b. características agronómicas de la caña de azúcar asociadas con las toneladas de caña por hectárea y la sacarosa (% caña). *Carta trimestral*. 30, 3 y 4 (jul.-dic.). pg 10-14. Colombia.

WEBSTER, P.W.D., y B.W. EAVIS. 1972. Effects of flooding on sugarcane growth 1. Stage of growth and duration of flooding. *Proceedings of the international society of sugarcane technologists*. 14. pag 708-714. EEUU.