

Evaluación del área de aerénquima radical en caña de azúcar (*Saccharum* spp.) como característica de tolerancia a hipoxia

Evaluation of aerenchyma radical area in sugar cane (*Saccharum* spp.) as feature of tolerance to hypoxia

Carlos Andrés Unigarro Muñoz¹, Jorge Ignacio Victoria Kafure², y Oscar Eduardo Checa Coral³

¹Ingeniero Agrónomo, estudiante de Maestría en Ciencias Agrarias, Universidad de Nariño. Pasto, Colombia.

²Ingeniero Agrónomo, Ph.D. Director del Programa de Variedades de Cenicaña. Cali, Colombia.

³Profesor Asociado I.A. Ph.D Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad de Nariño. Grupo de Investigación en Cultivos Andinos. Pasto, Colombia. Autor para correspondencia: andresunigarro@gmail.com

Rec.: 14.11.2012 Acep.: 16.12.2013

Resumen

La investigación se desarrolló en la Estación Experimental San Antonio (EESA) de Cenicaña ubicada en el corregimiento de San Antonio de los Caballeros (Florida, Valle del Cauca). Se realizaron dos experimentos denominados condición húmeda (con lisímetros para el manejo artificial del nivel freático) y condición semiseca (en campo), utilizando 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 4, 6 y 8 meses después de la siembra y las variables agronómicas altura de planta, diámetro de tallo, población de tallos, peso de tallos por parcela y producción de sacarosa por parcela al momento de la cosecha. Se encontró una respuesta diferencial entre condiciones a causa de la falta de oxígeno (hipoxia). En condiciones húmedas el aerénquima ocupó 55% del área total de los tejidos en la raíz, sin diferencias estadísticas entre variedades; mientras que en condiciones semisecas sólo ocupó 33%. En ambas condiciones, el aerénquima no mostró asociación con las variables agronómicas evaluadas, no obstante la variedad CC01-1884 presentó el mejor comportamiento agronómico.

Palabras clave: Anegamiento del suelo, caña de azúcar, estrés de inundación, estrés de sequía, raíces fibrosas.

Abstract

The research was developed at the experiment station San Antonio (EESA) of Cenicaña located in the village of San Antonio de los Caballeros (Florida, Cauca Valley). Two experiments were conducted one on semi-dry conditions and another on wet conditions, each one with a design of a randomized complete block with three replications. The aerenchyma observed in the fibrous roots of 13 varieties of sugarcane was evaluated (*Saccharum* spp) by 4, 6 and 8 months after planting. Agronomic variables as height, diameter, population, stalk weight of total plot, sucrose (% cane) and yield of sucrose per plot were evaluated at harvesting time. It was found that there was a differential response between environments because of the lack of oxygen (hypoxia) in soil. On wet conditions, the aerenchyma occupied 55% of the total area in the root tissues although did not show statistical differences between varieties, whereas the opposite occurred on semi-dry conditions where only occupied 33%. The aerenchyma was not associated with any agronomic traits evaluated. The variety CC 01-1884 had the best agronomic performance in the evaluations.

Keywords: Drought stress, fibrous roots, flooding stress, soil waterlogging, sugarcane.

Introducción

En el valle del río Cauca existen aproximadamente 61,000 ha sembradas con caña de azúcar en zonas húmedas, las cuales se han clasificado en 70 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). En suelos muy húmedos o anegados, el crecimiento vegetal es afectado de forma negativa por la pérdida de nutrientes en el suelo (Kozlowski y Pallardy, 1984), la baja absorción de macronutrientes y la falta de oxígeno en las raíces (Pardos, 2004). El déficit de oxígeno ocasiona en las plantas un estrés fisiológico denominado hipoxia, que reduce su desarrollo y producción (Pardos, 2004). Según Bailey y Voesenek (2008) la hipoxia se presenta cuando la concentración de oxígeno disuelto en agua está entre 0.1 y 20.9%, a una temperatura de 20 °C. No obstante algunas plantas pueden tolerar la hipoxia mediante mecanismos que implican el transporte y suministro de oxígeno a los órganos sumergidos en el agua, entre ellos se destaca la formación de tejido de aerénquima en raíces, tallos y hojas (Armstrong *et al.*, 1994).

La baja concentración de oxígeno en la rizosfera estimula la producción de etileno en las raíces, el cual debido a su lenta difusión en el agua se acumula e induce en las células del córtex radical un proceso de muerte celular programado que forma un tejido especializado llamado aerénquima, el cual está compuesto por canales longitudinales llenos de aire por donde se transporta el oxígeno de la atmósfera a las raíces (Drew, 1997; Visser y Voesenek, 2004; Bailey y Voesenek, 2008). Modelos matemáticos y experimentación directa muestran que el oxígeno puede difundirse desde los tallos aéreos hasta 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 rápida del oxígeno en los brotes hacia las raíces, con lo cual logran sobrevivir a la hipoxia. El desarrollo de tejido de aerénquima en tallos y raíces, y el desarrollo de raíces adventicias son

cambios morfológicos comunes en respuesta a la hipoxia en caña de azúcar (Gilbert *et al.*, 2007). Srinivasan y Batcha (1962) al evaluar 68 clones de *Saccharum* spp. encontraron que los tolerantes al anegamiento presentaban abundantes raíces adventicias y desarrollo de aerénquima. Entre 60 y 80% del sistema radical de caña de azúcar en condiciones húmedas se compone por raíces fibrosas (Morris y Tai, 2004), las cuales según Dillewijn (1975) tienen un diámetro menor que 1 mm. La habilidad de las variedades Canal Point (CP) para producir aerénquima constitutivo en tallos en condiciones no hipóxicas, podría ser un mecanismo de las plantas para sobrevivir a inundaciones (Glaz *et al.*, 2004); a pesar de esto los programas de selección descartan estos materiales porque reducen el peso de la caña, debido a la formación de espacios vacíos en el tallo lo cual no es deseable para la industria azucarera. El aerénquima radical es constitutivo en caña de azúcar (Ray y Sinclair, 1999), sin embargo su papel en los procesos de tolerancia a la hipoxia no se ha estudiado en detalle. El objetivo de esta investigación fue evaluar el comportamiento del área de aerénquima en las raíces fibrosas de 13 variedades de caña de azúcar en condiciones húmeda y semiseca, y determinar cómo este tejido afecta la tolerancia a la hipoxia y algunas características agronómicas de la planta.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en la Estación Experimental San Antonio (EESA) de Cenicaña localizada a 3° 21' N y 76° 18' O, a 1024 m.s.n.m. en el municipio de Florida (Valle del Cauca). La temperatura media anual en este sitio es 23 °C, con una precipitación, promedio anual de 1160 mm y humedad relativa de 77%. El suelo corresponde a la zona agroecológica 11H1 (Quintero *et al.*, 2008). La siembra se realizó el 10 de noviembre del 2008 y la cosecha se inició el 28 de julio del 2009.

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones y 13 tratamientos (variedades), donde cada parcela experimental estaba constituida por cinco plantas sembradas a 0.30 m entre sitios y a 1.50 m entre surcos de cada una de las variedades

evaluadas. El área útil de la parcela experimental fue de 1.50 m² descartando las plantas al extremo de los surcos. Se utilizaron las variedades Cenicaña Colombia (CC): CC 84-75, CC 92-2198, CC 92-2804, CC 93-3826, CC 93-4181, CC 93-4418, CC 00-3993, CC 00-4586, CC 01-1817, CC 01-1884 y RD 75-11. La variedad CC 93-4418, con baja producción en condiciones húmedas, se considera susceptible; mientras que las variedades de las series 00 y 01 en el tercer estado de selección varietal realizado por Cenicaña son tolerantes a condiciones húmedas. El testigo absoluto fue la variedad CC 85-92 por ser la más sembrada en el valle geográfico del río Cauca (Cenicaña, 2008). Estas características fueron tenidas en cuenta para el desarrollo de dos experimentos, denominados condición húmeda (con lisímetros o estructuras para el manejo artificial del nivel freático) y condición semiseca (en campo), que contrastaron el comportamiento de las variedades entre una condición de hipoxia (déficit de oxígeno) y otra normal, respectivamente. En condiciones de humedad, la hipoxia se indujo saturando el suelo con agua hasta elevar el nivel freático a 10 cm sobre la superficie del suelo, donde se mantuvo una vez finalizó el cuarto mes de crecimiento hasta el momento de cosecha. Cada día se determinó el nivel freático y cuando éste se encontraba a un nivel profundo, se adicionó agua al lisímetro hasta completar el nivel establecido. La preparación del suelo en condiciones húmedas se hizo de forma manual para no alterar las paredes de los lisímetros, mientras que en condiciones semisecas se preparó en forma mecanizada con un pase de arado y de rastrillo. El control de arvenses se realizó 45 días después de la siembra de forma manual en los lisímetros y de forma mecanizada en campo.

El muestreo de raíces se realizó a 4, 6 y 8 meses después de la siembra; la extracción de la muestra se hizo con un barreno modificado que evitó el daño mecánico al momento del muestreo; las raíces fueron lavadas y fijadas en una solución F.A.A (formaldehído + alcohol al 70% + ácido acético) (Silva *et al.*, 2003), luego se almacenaron a 7 °C (Muñoz *et al.*, 2006). De las muestras por parcela fueron seleccionadas tres raíces con un diámetro

entre 0.4 y 0.6 mm en las que se realizaron cortes transversales utilizando una cuchilla de disección. Los cortes se montaron en un portaobjetos con una solución semipermanente de agua-glicerina (1:1) y observados bajo el microscopio a 10X; luego fueron micro-fotografiados con una resolución de 3 mega pixeles. Las fotografías se analizaron mediante el programa ImageJ (Rasband, 1997) que calculó las áreas de aerénquima, parénquima y la zona de córtex. Estas áreas se transformaron en porcentajes para su evaluación (Visser y Bögemann, 2003). Las variables agronómicas altura de planta, diámetro de tallo y población o número de tallos/parcela se cuantificaron al momento de la cosecha utilizando flexómetros y calibradores. Los tallos cosechados por parcela se pesaron utilizando una balanza electrónica. La producción de sacarosa se calculó en laboratorio con el peso de los tallos por parcela y la concentración de sacarosa obtenida mediante el método directo-Cenicaña (DAC) (Larrahondo y Torres, 1989).

En el modelo matemático de las variables porcentaje de aerénquima, parénquima y zona de córtex se tuvieron en cuenta las características del submuestro y para ello 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 ($Pr > F = 0.05$). Para el análisis de las variables altura, diámetro, población y producción de sacarosa se utilizó el estamento PROC GLM (SAS Institute, 2004), las comparaciones múltiples se realizaron con la prueba de Duncan ($Pr > F = 0.05$). La relación entre las variables se efectuó mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson usando el estamento PROC CORR (SAS Institute, 2004).

Resultados y discusión

Comportamientos del aerénquima, el parénquima y la zona de córtex radical

Condición húmeda. En el cuarto mes del ensayo, los lisímetros tuvieron una connotación de semiseco (punto cero), ya 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 de aerénquima estaban en equilibrio (Cuadro 1). El aerénquima en caña de azúcar es una característica constitutiva que se desarrolla con o sin hipoxia (Ray y Sinclair, 1999). Se encontraron diferencias altamente significativas ($P < 0.001$) entre variedades en la formación de aerénquima, parénquima y zona de córtex (Cuadro 1). Sin embargo, por las características anteriormente mencionadas, estas diferencias fueron determinadas por la tem-

poralidad del cambio en que se encuentran las células del parénquima al momento de la evaluación y no el resultado de la tolerancia varietal ante la falta de oxígeno. A partir de ese momento, las diferentes variedades en los lisímetros se sometieron a una hipoxia inducida, ubicando el nivel freático a 10 cm de la superficie del suelo.

En la Figura 1 se observa que la proporción de aerénquima en el sexto mes, con una media general de 38%, fue estadísticamente superior al encontrado en el cuarto mes. Dicho aumento cambió la relación (A:P) de 1:1 en el cuarto mes a 3:2 en el sexto (Cuadro 1). En-

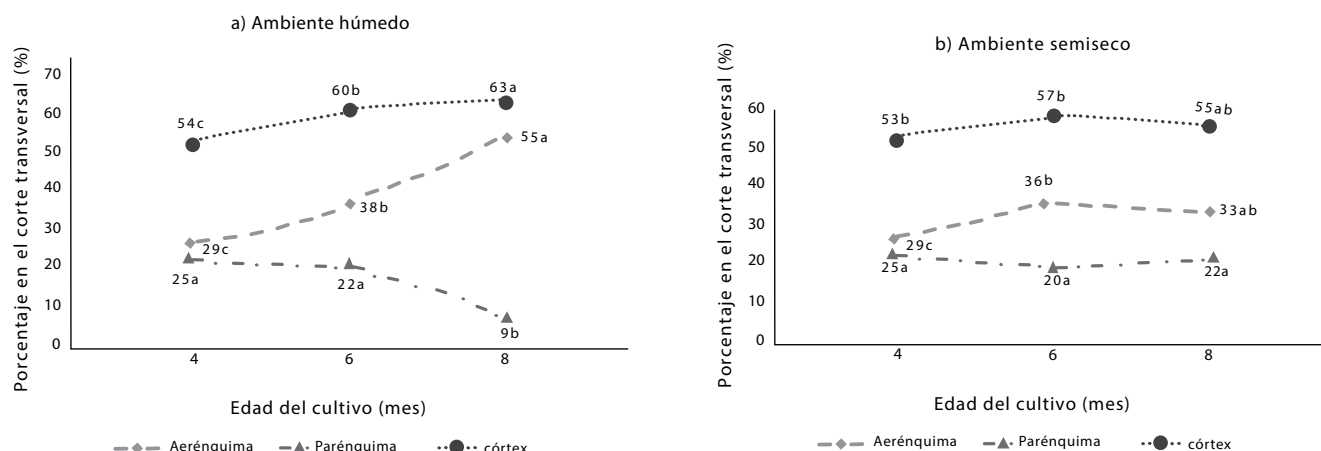


Figura 1. Comportamiento y comparaciones múltiples por Tukey ($Pr > F = 0.05$) para las variables aerénquima (%), parénquima (%) y zona de córtex (%) en raíces de caña de azúcar en condiciones de humedad y semiseca en el suelo. Valle del río Cauca, Colombia.

Cuadro 1. Análisis de varianza para los valores de variables radicales en 13 variedades de caña de azúcar a diferentes edades (meses) en condiciones de suelos húmedos y semisecos. Valle del río Cauca, Colombia.

Variable	Mes 4 (n.f.= 80 cm)			Mes 6 (n.f.= 10 ± 5 cm)			Mes 8 (n.f. = 10 ± 5 cm)		
	Aerenq.	Paren.	Córtex	Aerenq.	Paren.	Córtex	Aerenq.	Paren.	Córtex
Condiciones húmedas									
CME (variedad)	97.4**	76.2**	14.2**	23.1 ns	26.6**	17.7*	33.6 ns	21.3 ns	15.4 ns
Media	29.0	25.0	54.0	38.0	22.0	59.0	55.0	9.0	63.0
Relación A:P	1.0	1.0	-	3.0	2.0	-	6.0	1.0	-
C.V.	14.0	12.0	8.0	8.0	7.0	10.0	13.0	5.0	11.0
Condiciones semisecas									
CME (variedad)	89.5*	90.5*	25.7**	35.2**	36.5**	11.1**	99.6**	95.5**	18.5**
Media	28.0	25.0	53.0	36.0	20.0	57.0	33.0	22.0	55.0
Relación A:P	1.0	1.0	-	3.0	2.0	-	3.0	2.0	-
C.V.	13.0	12.0	11.0	9.0	8.0	8.0	15.0	13.0	10.0

** ($P < 0.01$), * ($P < 0.05$). ns = no significativo.
 n.f. = nivel freático. Aerenq. = aerénquima, Paren. = parénquima.
 CME = Cuadrado medio del error, A:P = relación aerénquima:parénquima.

tre variedades no se encontraron diferencias significativas en aerénquima, señalando que hubo una respuesta generalizada de las variedades a la hipoxia (Cuadro 1). El parénquima en el sexto mes se redujo 3% con respecto al cuarto mes, pero estadísticamente no hubo diferencia entre ellos (Figura 1); aunque se encontraron diferencias altamente significativas entre variedades al sexto mes (Cuadro 1), lo cual indica que la zona de córtex tenía diferentes proporciones en las variedades. Esto se corroboró al observar que existen diferencias entre variedades ($P < 0.05$) para la variable zona de córtex (Cuadro 1).

En el octavo mes, las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex no mostraron diferencias estadísticas entre variedades (Cuadro 1). Esto corrobora los resultados en el sexto mes, cuando se encontró que los valores promedio por variedad para la variable aerénquima fueron estadísticamente iguales cuando dichas características se determinaron en condiciones húmedas. En el octavo mes, la media general del aerénquima fue de 55%, mientras que para el parénquima fue 9%, por tanto la relación entre ambas variables (A:P) fue 6:1 (Cuadro 1). Justin y Armstrong (1987) al evaluar raíces de 91 especies desarrolladas en zonas húmedas encontraron que tenían entre 10% y 20% de aerénquima, en condiciones normales, mientras que en condiciones de hipoxia este valor llegó a ser dos o tres veces mayor. Visser *et al.* (2000a) encontraron valores similares en la monocotiledónea *Carex acuta*.

El porcentaje de aerénquima en el octavo mes fue mayor que en el sexto mes (Figura 1). En dicha Figura se observa la tendencia del aerénquima a incrementar, mientras que el parénquima decrece. El aumento en la zona de córtex permite deducir que los tejidos dentro de la estela y la epidermis redujeron su proporción para favorecer la formación de aerénquima. Visseret *et al.* (2000b) consideran que los espacios intercelulares como el aerénquima reducen el diámetro del sistema vascular de la raíz que transporta agua y nutrientes.

Las raíces, en los meses 6 y 8, a pesar de crecer en sistemas freáticos similares (10 cm de profundidad) presentaron un diferencial

de desarrollo en la cantidad de aerénquima, así, en el octavo mes se presentó un incremento de 17% respecto al sexto mes (Figura 1). Una posible explicación a este fenómeno pueden ser las altas tasas de elongación en las raíces al sexto mes. Negi *et al.* (1972) en India estudiaron el sistema radical de la variedad de caña de azúcar BO3 con tolerancia a la humedad y observaron que las tasas de crecimiento de las raíces por unidad de área presentaron valores de 12, 24 y 3 a las 12, 24 y 36 semanas, respectivamente, lo que permite deducir que, aproximadamente al sexto mes de desarrollo ocurrió el traslado de una cantidad significativa de energía a los procesos de elongación radical, que a su vez compiten con la formación de aerénquima, que es costosa pero necesaria para la supervivencia de la planta (Bailey y Voeselek, 2008). Con base en lo anterior, es posible suponer que en el sexto mes existe un equilibrio entre las altas tasas de elongación radical y la formación de aerénquima, por lo cual no se presenta una expresión total del aerénquima en la zona de córtex, lo que sí ocurrió en el octavo mes, cuando la elongación pudo ser reducida y la planta logró destinar energía al aumento de aerénquima como un recurso más para tolerar la hipoxia.

El análisis de varianza combinado para condiciones húmedas (Cuadro 2) mostró diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) entre meses para todas las variables evaluadas, mientras que las fuentes variedad e interacción mes x variedad no fueron significativas. Lo anterior significa que aun cuando se observa una respuesta del área de aerénquima a la hipoxia, esta es general y sin diferencias entre los genotipos, por tanto la diferencia fenotípica observada en la producción se debe a la interacción del aerénquima con otras características como la longitud radical o el metabolismo.

Condición semiseca. Las variables porcentaje de aerénquima y parénquima bajo esta condición se incluyen en el Cuadro 1. En el cuarto mes la relación A:P fue 1:1, pero en el sexto y octavo mes esa relación incrementó hasta 3:2, lo cual ocurrió por la precipitación en el quinto mes (Figura 2) que favoreció el desarrollo de aerénquima. Los resultados

Cuadro 2. Análisis de varianza combinado para los meses 4, 6 y 8 de crecimiento para las variables aerénquima (%), parénquima (%) y zona de córtex (%) en 13 variedades de caña de azúcar en condiciones de suelos húmedo y semiseco. Valle del río Cauca, Colombia.

Fuente	Aerénquima	Parénquima	Zona córtex
Condiciones húmedas			
Mes	0.001**	0.004*	0.014*
Variedad	0.287 ns	0.231 ns	0.692 ns
Mes × Variedad	0.500 ns	0.126 ns	0.074 ns
C.V.	11	8	9
Condiciones semisecas			
Fuente	Aerénquima	Parénquima	Zona Córtex
Mes	0.090 ns	0.261 ns	0.229 ns
Variedad	0.030*	0.173 ns	0.025*
Mes × Variedad	0.152 ns	0.203 ns	0.421 ns
C.V.	13	11	9

** (P < 0.01), * (P < 0.05). ns = no significativo.

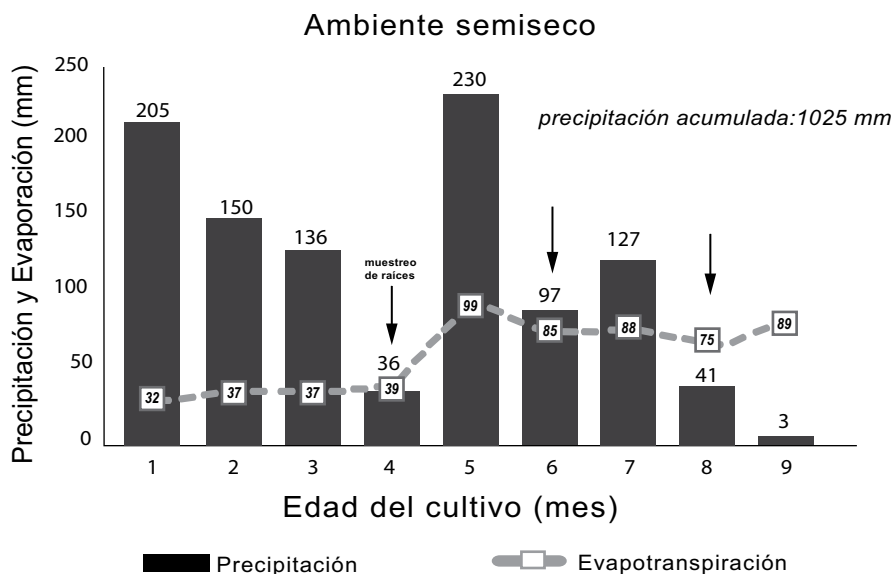


Figura 2. Condiciones hidrológicas y muestreo de raíces en la Estación Experimental San Antonio de Cenicaña, suerte 13B y de zonificación agroecológica 11H1, Florida, Valle del Cauca, Colombia.

muestran que el mayor porcentaje de este tejido ocurrió en el sexto mes, siendo más alto que el encontrado en el cuarto, aunque similar al encontrado en el octavo. Estos resultados y el hecho de que los porcentajes de aerénquima en el último mes fueran ligeramente menores, muestran la relación que existe entre los valores de aerénquima (Figura 1) y la precipitación (Figura 2).

El porcentaje de parénquima no presentó diferencias estadísticas entre los meses de evaluación (Cuadro 2), aunque disminuyó

ligeramente en el sexto mes (Figura 1). El rango de porcentaje para las medias fue de < 5% (Figura 1), lo cual significa que la proporción del tejido permaneció relativamente constante en el tiempo, bajo la condición semiseca del estudio. El porcentaje de córtex presentó un comportamiento similar al observado para el porcentaje de aerénquima (Figura 1) lo que aparentemente fue debido a la precipitación en el quinto mes que influyó en la proporción de aerénquima observada en el sexto mes. Estos resultados muestran

los ajustes que sufre la raíz aun con niveles freáticos relativamente bajos. Para variedades se presentaron diferencias estadísticas durante todos los meses del estudio para las variables aerénquima, parénquima y zona de córtex (Cuadro 1) debidas a las condiciones específicas de humedad en un momento y espacio determinados, pero no debido a una característica particular de tolerancia al exceso de humedad en el suelo.

El análisis de varianza combinado en el Cuadro 2 muestra que la fuente de variación mes presentó diferencias ($P < 0.05$) en la variable porcentaje de aerénquima, pero no para parénquima y córtex. La interacción mes x variedad no fue significativa para las variables evaluadas. La fuente variedad presentó diferencias para aerénquima y zona de córtex. Estas diferencias se encontraron por la variabilidad del aerénquima en condiciones semisecas debido a las diferentes tasas de conversión que ocurren en el parénquima en un tiempo determinado.

Altura, diámetro, población y producción en condiciones húmedas

En condiciones de suelo húmedo, las variedades CC 93-3826, CC 00-4586, CC 92-2198 y CC 01-1884 presentaron los valores más altos con diámetros de tallo entre 2.97 y 2.75 cm, los cuales fueron más altos ($P < 0.05$) que el de la variedad testigo CC 85-92. La variedad CC 00-3993 presentó el menor diámetro (Cuadro 3). La altura del tallo varió entre 1.54 m para la variedad CC 92-2804 y 2.23 m para la variedad CC 93-3826 (Cuadro 3). La población en tallos/parcela fue diferente entre variedades ($P < 0.05$) con un promedio de 27 tallos/parcela. Las variedades CC 01-1884, CC 01-1817, CC 84-75, CC 93-7510 y CC 00-3993 presentaron entre 30 y 32 tallos/parcela y fueron superiores a las variedades CC 00-4586 y CC 92-2198, mientras el testigo CC 85-92 sólo presentó 26 tallos/parcela (Cuadro 3). La producción (kg de tallos verdes/parcela) presentó diferencias ($P < 0.05$) con un

Cuadro 3. Análisis de varianza y comparaciones múltiples por Duncan ($P < 0.05$) para los promedios de las variables altura (cm), diámetro de tallo (mm), población (número de tallos/parcela) y producción (kg de tallos frescos/parcela), para 13 variedades de caña de azúcar. Valle del río Cauca, Colombia.

Variedad	Diámetro (cm)	Altura (m)	Población (no. tallos/parcela)	Producción (kg de tallos/parcela)
CC 00-3993	2.36 e	2.09 ba	31 a	33 bac a
CC 00-4586	2.96 a	1.66 dc	20 b	24 bc
CC 01-1817	2.67 bdc	1.90 bdac	30 a	37 baa
CC 01-1884	2.75 bac	2.08 ba	32 a	44 aa
CC 84-75	2.49 edc	1.83 bdac	30 a	30 bca
CC 92-2198	2.84 ba	1.76 bdc	20 b	26 bc
CC 92-2804	2.49 edc	1.54 d	26 ba	22 c
CC 93-3826	2.97 a	2.23 a	24 ba	35 baca
CC 93-4181	2.64 bdc	1.69 bdc	27 ba	27 bc
CC 93-4418	2.47 ed	1.63 dc	25	25 bc
CC 93-7510	2.53 edc	1.89 bda	32 a	34 baca
RD 75-11	2.58 edc	2.08 ba	26 ba	30 bac
CC 85-92 (testigo)	2.60 bedc	2.04 bac	26 ba	34 baca
Media	2.64	1.88	27	31
Pr t	0.0001**	0.012**	0.044*	0.048*
R ²	0.75	0.67	0.55	0.53
C.V. (%)	0.51	1.16	17.3	23.8

Valores en una misma columna seguidos de letras iguales no difieren en forma significativa ($P < 0.05$), según la prueba de Duncan ($Pr > F = 0.05$). R² = coeficiente de determinación; C.V. = coeficiente de variación. .

coeficiente de variación (17%), aceptable para este tipo de experimentos. La variedad CC 01-1884 (44 kg sacarosa/parcela) fue la mejor y estadísticamente superior a las variedades CC 92-2804, CC 93-4418, CC 84-75, CC 92-2198, CC 00-4586 y CC 93-4181, mientras que CC 85-92 (34 kg sacarosa/parcela) fue estadísticamente igual a CC 01-1884 y a CC 92-2804 que tuvo la menor producción en el experimento (Cuadro 3).

Correlación entre variables evaluadas

Los porcentajes de aerénquima, parénquima y zona de córtex no mostraron correlación con las variables altura, diámetro, población y producción de planta (Cuadro 4). No obstante se observan otras correlaciones dentro de los grupos de contraste, como la variable producción que se correlacionó positivamente con altura y población de tallos. Viveros *et al.* (2008) utilizando un análisis de sendero encontraron que la altura fue una característica fundamental en la selección de variedades para sitios húmedos.

La variable porcentaje de aerénquima se correlacionó en forma negativa con el porcentaje de parénquima. El porcentaje de córtex presentó una correlación positiva y altamente significativa con el porcentaje de aerénquima. Estos resultados indican que el aumento en el porcentaje de aerénquima resulta también en un incremento en zona del córtex radical y en la reducción de otros tejidos de la raíz, demostrando la importancia de formar aerénquima para la supervivencia de la planta en condiciones hipóxicas. Los porcentajes de aerénquima y de parénquima en conjunto forman la zona de córtex radical, ubicada entre la exodermis y la endodermis de la raíz. Ambas estructuras presentan una relación inversa ya que 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 liso-génico) en el tejido parénquimático (Pennell y Lamb, 1997).

Cuadro 4. Correlaciones entre las variables aerénquima (%), parénquima (%) y de zona de córtex (%) con las variables altura (m), diámetro (cm), población (número de tallos/parcela) y producción (kg de tallos frescos/parcela) en 13 variedades de caña de azúcar. Valle del río Cauca, Colombia.

Variable		Diámetro	Altura	Población	Producción	Aerénquima	Parénquima	Córtex
Producción	r Person	0.25	0.53	0.68	1	-0.18	0.23	-0.01
	Pr> r	0.13 ns	0.001**	<0.0001**	-	0.29 ns	0.16 ns	0.94 ns
Aerénquima	r Person	-0.12	-0.06	-0.15	-0.18	1	-0.77	0.69
	Pr> r	0.48 ns	0.70 ns	0.36 ns	0.29 ns	-	<0.0001**	<0.0001**
Parénquima	r Person	0.19	0.19	0.09	-0.17	-0.77	1	-0.07
	Pr> r	0.24 ns	0.24 ns	0.57 ns	0.31 ns	<0.0001**	-	0.67 ns
Córtex	r Person	0.04	0.12	-0.13	-0.03	0.69	-0.07	1
	Pr> r	0.82 ns	0.47 ns	0.44 ns	0.88 ns	<0.0001**	0.67 ns	-

** (P < 0.001), * (P < 0.05). ns = no significativo.

Conclusiones

- El área de aerénquima en las raíces de caña de azúcar fue estadísticamente igual en todas las variedades, por tanto no se recomienda su uso como una herramienta de selección varietal. No obstante, se encontró una respuesta generalizada de las variedades a la hipoxia, la cual consiste en incrementar el área de aerénquima, lo que ocasiona la reducción de otros tejidos

y demuestra la importancia de esta característica en la supervivencia de la planta en zonas húmedas.

- La variedad CC 01-1884 presentó las mejores características agronómicas en el experimento.

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por el Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de

Colombia (Cenicaña). Los autores agradecen la colaboración de los profesionales de las Areas de Mejoramiento y Biometría de Cenicaña. En especial a: Carlos Arturo Viveros y Alberto Efraín Palma.

Referencias

- Armstrong, W.; Brändle, R.; y Jackson, M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43(4):307 - 358.
- Bailey-Serres, J. y Voesenek, L. A. 2008. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Ann. Rev. Plant Biol.* 59:313 - 339.
- Cenicaña (Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia. 2008. Informe Anual 2007. Cali, Colombia. Cenicaña. p. 9 - 12.
- Dillewijn, Van. 1975. Botánica de la caña de azúcar. Segunda edición. Cuba. Edición Revolucionaria. Instituto Cubano del Libro. 466 p.
- Drew, M. C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: Injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48:223 - 250.
- Gilbert, A.; Rainbolt, C.; Morris, D. R.; y Bennett, A. C. 2007. Morphological responses of sugarcane to long-term flooding. *Agron. J.* 99:1622 - 1628.
- Glaz, B.; Morris, D. R.; y Daroub, S. H. 2004. Periodic flooding and water table effects on two sugarcane genotypes. *Agron. J.* 96:832 - 838.
- Jackson, M. B. 2008. The Impact of Flooding Stress on Plants and Crops. En <http://www.plants-tress.com/articles/waterlogging_i/waterlog_i.> consulta: septiembre de 2009.
- Jackson, M. B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review Plant Physiol.* 36:145 - 174.
- Justin, S. H. y Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.* 106:465 - 495.
- Kozłowski, T. T. y Pallardy, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate, and mineral nutrition. En: *Flooding and Plant Growth*. Ed. Academic Press. Nueva York. p. 165-193
- Larrahondo, J. E. y Torres, J. S. 1989. Evaluación y determinación del azúcar recuperable de la caña de azúcar. *Carta trimestral.* 3: 12 -14.
- Morris, D. R. y Tai, P. Y. 2004. Water table effects on sugarcane root and shoot development. *J. Amer. Soc. Sugar Cane Technol.* 24:41 - 59.
- Muñoz, F.; Mylavarapu, R. S.; Hutchinson, C. M.; y PortierK, M. 2006. Root distribution under seepage-irrigated potatoes in northeast Florida. *Amer. Potato J.* 86:463 - 472.
- Negi, O. P.; Naithani, S. P.; y Poddar, S. 1972. Root studies of outstanding sugarcane varieties of Bihar, India. *Proc. Intern. Soc. Sugarcane Technol.* 14:733 - 738.
- Pardos, J. A. 2004. Respuesta de las plantas al anegamiento. *Investigación Agraria: Sistemas de recursos forestales.* p. 101 - 107.
- Pennell, R. y Lamb, C. 1997. Programmed cell death in plants. *The Plant Cell.* 9:1157 - 1168.
- Quintero, R.; García, A.; Cortes, A.; Muñoz, F.; Torres, J. S.; Carbonell, J.; y Osorio, C. A. 2008. Grupos homogéneos de suelos del área dedicada al cultivo de caña de azúcar en el valle del río Cauca. Segunda Aproximación. Cali, Colombia. Cenicaña. 106 p.
- Ray, J. D. y Sinclair, T. R. 1999. Sugarcane transpiration response to drying soil. *Sugar Cane International.* P 5 - 8.
- Rasband, W. S. 1997. ImageJ. Image processing and analysis in Java. User manual. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland.
- SAS Institute. 2004. The SAS system for Linux. Release 9.1.3. SAS Institute. Cary. NC. EE.UU.
- Silva S. D.; Castro E. M.; y 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. *Cien. Agrotecn.* 27(2):393 - 397.
- Srinivasan, K. y Batcha, M. B. 1962. Performace of clones of *Saccharum* species and allied genera under conditions of waterlogging. *Proc. Intern. Soc. Sugarcane Technol.* 11:571 - 577.
- Visser, E. J.; Colmer, T. D.; Blom, C. W.; y Voesenek, L. A. 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 Environ.* 23:1237 - 1245.
- Visser, E. J.; Bögemann, G. M.; Van De Steeg, H. M.; Pierik, R.; y Blom, C. W. 2000b. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. *New Phytol.* 148:93 - 103.
- Visser, E. J. y Bögemann, G. M. 2003 Measurement of porosity in very small samples of plant tissue. *Plant Soil.* 253:81 - 90.
- Visser, E. J. y Voesenek, L. A. 2004. Acclimation to soil flooding - sensing and signal-transduction. *Plant Soil.* 254:197 -214.
- Viveros, C. A.; Palma, A. E.; Victoria, J. I. y López, L. O. 2008. Características agronómicas de la caña de azúcar asociadas con las toneladas de caña por hectárea y la sacarosa (% caña). *Carta Trimestral.* 30:10 - 14.