

Crecimiento foliar y radical en plantas de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*) bajo estrés por encharcamiento

Leaf and root growth of sisal plants (*Furcraea castilla* and *F. macrophylla*) growing under flooding stress

Fánor Casierra-Posada¹ y Nancy E. Gómez G.²

RESUMEN

En regiones tropicales y subtropicales se producen pérdidas en las plantas cultivadas como consecuencia de lluvias estacionales prolongadas. El exceso de agua produce condiciones de anoxia en el suelo en pocas horas. Las raíces sufren hipoxia o anoxia, lo cual tiene como resultado una crisis energética que afecta el crecimiento de la planta. El presente estudio se orientó hacia la determinación de crecimiento foliar y radical en dos especies de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*) cultivadas en encharcamiento en campo abierto en Tunja, Colombia. Las plantas se desarrollaron a partir de bulbilos, en bolsas plásticas con 3 kg de suelo. Las plantas control se regaron cada 4 días. Las bolsas de las plantas encharcadas se cubrieron con una bolsa plástica adicional para limitar el drenaje y se regaron hasta mantener el agua 1 cm por encima de la superficie del suelo. En ambas especies la materia seca total de la planta, el peso específico de las hojas y el área foliar se redujeron con el encharcamiento, mientras que la longitud total radical se incrementó. La relación raíz:vástago se redujo en *F. macrophylla* pero se incrementó en *F. castilla*. A pesar de que ambas especies fueron fuertemente afectadas por el encharcamiento, *F. macrophylla* mostró mejor adaptación a este factor de estrés que *F. castilla*.

Palabras clave: área foliar, distribución de materia seca, relación raíz:vástago, longitud radical.

ABSTRACT

In tropical and subtropical regions severe crop losses are caused by prolonged seasonal rainfall. Excess water produces anoxic soil conditions within a few hours. Plant roots, consequently, suffer hypoxia or anoxia, which results in an energy crisis affecting the plant growth. The present study aims to determine the leaf and root growth of two sisal species (*Furcraea castilla* and *F. macrophylla*) growing under flooding stress in open field in Tunja, Colombia. Plants grew from bulbils in plastic bags filled with 3 kg of soil. Control plants were watered every 4 days. The bags of the flooded plants were covered with an additional plastic bag limiting drainage, and were watered until the water surface remained 1 cm above soil. In both species, the dry total matter per plant, the specific leaf weight and leaf area were depressed by flooding, while the total root length was increased. The root to shoot ratio was reduced by flooding in *F. macrophylla* but in *F. castilla* it increased. Although both species were strongly affected by flooding, *F. macrophylla* showed better adaptation to this stress factor than *F. castilla*.

Key words: leaf area, dry matter partitioning, root:shoot ratio, root length.

Introducción

El género *Furcraea*, miembro de la familia Agavaceae, es endémico de América tropical, específicamente de la región andina de Colombia y Venezuela; se encuentra distribuido tanto en localidades continentales como insulares, desde México hasta Bolivia, incluyendo todas las islas del Caribe (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2005a; García-Mendoza, 1998).

En Colombia el cultivo de fique participó con 0,07% en el monto total de la producción agrícola en 2004. El área cultivada osciló entre 15.388 y 23.094 ha entre 1994 y 2006. Para 2004 abarcó 16.333 ha, de las cuales, 38,3% se cultivaron en Cauca, 29,0% en Nariño y 26,3% en Santander (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2005b). A pesar de la relevancia de este cultivo, su cadena productiva obtuvo solo 0,6% de la inversión en ciencia y tecnología entre 2002 y 2006 (Ministerio de Agricultura y Desarrollo

Fecha de recepción: 21 de noviembre de 2007. Aceptado para publicación: 5 de noviembre de 2008

¹ Profesor asociado, Grupo de Investigación Ecofisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja. fanor.casierra@uptc.edu.co

² Ingeniera agrónoma, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja. nancygomez19@yahoo.es

Rural, 2007), lo que es un índice de la falta de investigación en este cultivo en Colombia.

En relación con el género *Furcraea* (Agavaceae) se han realizado investigaciones de gran relevancia orientadas al desarrollo de claves para su identificación, descripción, sinonimia, distribución, hábitat y fenología (García-Mendoza, 1998); se ha estudiado su filogenia con base en análisis de DNA (Bogler y Simpson, 1995; Bogler y Simpson, 1996); se ha desarrollado un protocolo para su micropropagación *in vitro* (Martínez y Pacheco, 2006); se ha caracterizado su sistema de producción y sus aplicaciones agroindustriales (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2005a; Simmons-Boyce *et al.*, 2004; Itabashi *et al.*, 1999; Pérez, 1974); se reporta como una especie de metabolismo CAM (*cassulacean acid metabolism*) (Casierra-Posada y González, 2008); se ha estudiado su comportamiento bajo condiciones de estrés salino por NaCl (Casierra-Posada *et al.*, 2006), a pesar de lo cual es todavía poco lo que se conoce sobre su fisiología.

Las condiciones naturales en que se desarrollan los vegetales, como inundaciones, exceso de precipitación, compactación del suelo y actividad de los microorganismos, pueden tener como consecuencia una disminución en la disponibilidad de oxígeno. Durante la imbibición y germinación de las semillas, la producción de microsporas o el desarrollo de la fruta, la disponibilidad de oxígeno para la producción energética puede ser limitada. Esta condición puede deberse también a la restricción en la difusión de oxígeno en los tejidos internos o a los altos índices de metabolismo celular, como en células meristemáticas en división (Larcher, 2001; Bailey-Serres y Chang, 2005).

Las células de los organismos aerobios han desarrollado respuestas adaptativas tendientes a compensar la crisis energética generada por la privación del oxígeno. Las respuestas a nivel celular en plantas completas varían e incluyen alteraciones en el metabolismo y desarrollo, que en algunos casos confieren tolerancia a largo plazo. Se han conseguido avances en la comprensión del papel de la activación o de factores que reducen la represión, transcripción y alteraciones en la expresión genética regulada por el oxígeno en algunos procariontes y eucariotes modelo. Los procesos que determinan estas respuestas incluyen sensores múltiples directos o indirectos y rutas de transducción de los mensajeros que actúan de manera independiente o recíproca. Los mecanismos de detección directa pueden implicar proteínas o compuestos que se unen o reaccionan con el oxígeno. Perturbaciones en la homeostasis celular, por ejemplo niveles de energía alterados, estados redox o niveles de calcio, pueden ser la

base para detección de mecanismos indirectos (Blokhina, 2000; Bailey-Serres y Chang, 2005).

Entre las adaptaciones estructurales frente al fenómeno de baja disponibilidad de oxígeno en el suelo, se encuentra la formación de aerénquima en tallos y raíces de plantas acuáticas y en aquellas tolerantes a situaciones de encharcamiento, lo que permite la oxigenación a larga distancia de los tejidos sometidos a hipoxia. La formación de tejido interconectado, lleno de gases, tiene lugar mediante dos rutas. En el primer caso sucede la separación de las células durante el desarrollo y muerte programada de las células, lo cual sucede frecuentemente, incluso en plantas que crecen en condiciones normales (Drew, 1997). En el segundo caso está implicada la participación del etileno (Jackson, 1985), el cual, en bajas concentraciones en el aire (0,1-1,0 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$), promueve la muerte normal de las células, pero en raíces de plantas expuestas a hipoxia se han encontrado concentraciones altas tanto de la hormona como de su precursor (He *et al.*, 1994). Por tanto, el objetivo de este trabajo fue la evaluación del comportamiento de dos especies de fique en relación con su crecimiento bajo condiciones de suelo inundado.

Materiales y métodos

El material vegetal objeto de estudio se obtuvo a partir de bulbilos de *Furcraea macrophylla* y *F. castilla*, los cuales crecieron en bolsas (3 kg de tierra negra), a campo abierto (13,8 °C de temperatura promedio y humedad relativa de 78,4%), en la granja Las Flores de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) en Tunja, ubicada a 5° 33' latitud norte, 73° 24' longitud oeste. Al momento de la brotación se aplicaron por planta 3 g de fertilizante comercial 15-15-15.

De cada especie se tomaron 60 plantas; 30 se mantuvieron a capacidad de campo. A las 30 plantas restantes, por variedad, se les realizó saturación hídrica: cada materia se cubrió con una bolsa plástica y se adicionó agua que saturara el suelo hasta la superficie. El ensayo tuvo una duración de siete meses, de los cuales las plantas de tratamiento correspondiente estuvieron encharcadas los dos últimos meses. Las plantas se mantuvieron hasta que empezaron a presentar los síntomas de estrés.

Como variables dependientes se tomaron: el peso seco de los tejidos, por secado de las muestras en una estufa a 105 °C, hasta peso constante; el peso específico de las hojas como el cociente entre el peso seco y el área foliar; la longitud total radical como la suma de la longitud de todas

las raíces; la relación raíz:vástago como la razón entre el peso seco de la raíz y los órganos aéreos; el área foliar se determinó con un analizador LI-COR® 3000A (LI-COR, Nebraska).

El experimento consistió en un ensayo bifactorial, con dos especies (*Furcraea macrophylla* y *F. castilla*) y dos condiciones de humedad en el suelo (normal y encharcado), diseño completamente al azar, 30 replicas, tomando una planta como unidad experimental. La información se analizó mediante una tabla Anava y la prueba de separación de promedios de Tukey ($P < 0,01$) con la aplicación SPSS (Statistical Product and Service Solutions) versión 11.5.1.

Resultados y discusión

Como consecuencia del encharcamiento se encontró un incremento en los valores de pH del suelo. Los valores de pH del suelo en plantas regadas normalmente fue de 5,0 en promedio, pero en el suelo de plantas sometidas a encharcamiento se registraron valores de pH de 6,4 en promedio. Resultados similares en cuanto a la modificación del valor del pH en suelos encharcados habían sido reportados por León y Arregocés (1985) y Casierra-Posada y Vargas (2007), quienes justifican el incremento en el pH en suelos encharcados como una consecuencia de la reducción de óxidos mangánicos e hidróxidos férricos que permite la liberación de iones OH⁻. Por otro lado, el potencial redox en suelos encharcados se reduce drásticamente, lo que provoca el incremento de la población de microorganismos anaeróbicos, los cuales utilizan la materia orgánica del suelo como fuente de energía, pero requieren iones que puedan ser reducidos, como aceptores de electrones. Estos receptores de electrones pueden ser los nitratos o los sulfatos. De manera similar, el hierro trivalente o el manganeso tetravalente se pueden reducir a iones bivalentes (León y Arregocés, 1985; Schulze *et al.*, 2002). Además, el CO₂ también puede usarse como aceptor de electrones, lo que resulta en la producción de metano. Tales reacciones consumen protones, dando como resultado un incremento en el pH del suelo (Schulze *et al.*, 2002).

El encharcamiento provocó una reducción en la producción total de materia seca de las plantas evaluadas, con diferencias altamente significativas ($P < 0,01$). En *F. macrophylla* el encharcamiento redujo 38,9% la producción total de materia seca, mientras que en *F. castilla* la reducción estuvo en el orden de 48,0% (figura 1).

La disminución en la producción de materia seca puede ser una resultante del hecho de que la capacidad fotosintética

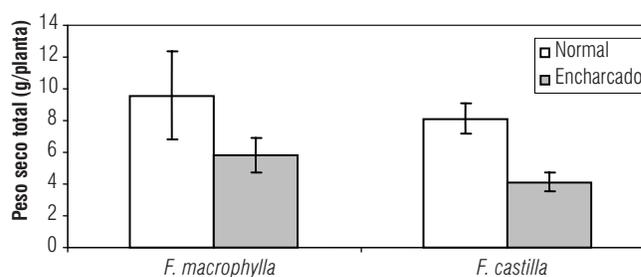


FIGURA 1. Peso seco en dos especies de fique (*Furcraea sp.*) en condición normal de riego y en encharcamiento (las barras sobre las columnas indican la desviación estándar).

resulta fuertemente inhibida bajo condiciones de encharcamiento, en plantas poco tolerantes a este factor causante de estrés. Lo cual sucede dado que la apertura estomática dirige el CER (CO₂ exchange rate) en plantas encharcadas (Regehr *et al.*, 1975; Phung y Knipling, 1976) y se reporta que la reducción en la conductancia estomática coincide con la reducción del CER y baja concentración interna de CO₂ (Davies y Flore, 1986a, 1986b). Esta disminución en la toma de CO₂ reduce las posibilidades de involucrar el compuesto al ciclo de Calvin, disminuyendo la carboxilación y por tanto la producción de materia seca. Los valores tan elevados de disminución de materia seca bajo condiciones de encharcamiento, fueron un índice del bajo nivel de tolerancia de las dos especies a este factor causante de estrés. Por otro lado, las raíces de plantas expuestas a baja disponibilidad de oxígeno en el sustrato deben cambiar su proceso respiratorio de aeróbico (con disponibilidad de O₂ suficiente) a anaeróbico (bajo hipoxia). Mientras que en el primer caso se producirían 38 moléculas de ATP, durante la fermentación, inducida por la hipoxia, se producirían solo 2-3 moléculas de ATP, con el consecuente déficit de energía para los procesos metabólicos relacionados con el crecimiento (Brändle, 1996).

En cuanto a los resultados de la variable peso específico de las hojas, el encharcamiento provocó disminución en sus valores. Se presentó diferencia altamente significativa ($P < 0,01$) para el factor especie y para la interacción especie * condición; sin embargo, no hubo diferencia significativa para el factor condición. En *F. macrophylla* el encharcamiento redujo 2,0% el peso específico de las hojas, mientras que en *F. castilla* la reducción estuvo alrededor de 30,0%.

Los resultados obtenidos en cuanto al comportamiento del peso específico de las hojas pueden articularse a la reducción en la tasa fotosintética que tiene lugar en plantas expuestas a encharcamiento. Adicionalmente, muchos estudios han mostrado la acumulación de aminoácidos en los tejidos vegetales en condiciones de baja disponibilidad

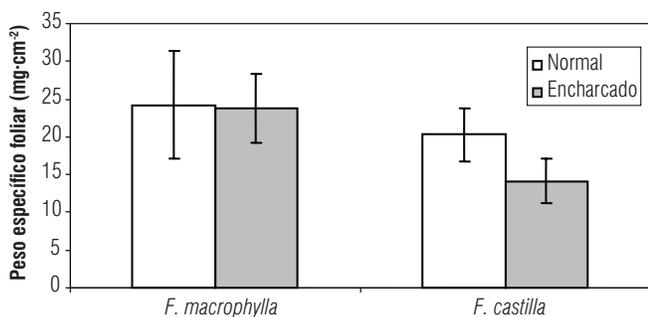


FIGURA 2. Peso específico de las hojas en dos especies de fique (*Furcraea sp.*) en condición normal de riego y en encharcamiento (las barras sobre las columnas indican la desviación estándar).

de oxígeno en el suelo (Roberts *et al.*, 1992; Good y Muench, 1993). Sousa y Sodek (2003) encontraron los máximos valores en la concentración de alanina entre 48 y 72 h luego de la exposición de plantas de *Glycine max* a la hipoxia. Además, el incremento en los niveles de proteínas implica que el metabolismo y producción de aminoácidos en condiciones de hipoxia es muy activo cuando las plantas se exponen a baja disponibilidad de oxígeno. Esta apreciación debe tomarse en consideración cuando la producción del fique se orienta hacia la obtención de sapogeninas (hecogeninas y tigogeninas) para utilizarlas en farmacéutica (Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, 2006).

La longitud radicular se vio favorecida por el encharcamiento con diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) en cuanto al factor condición, pero sin diferencia estadísticamente significativa para el factor especie ni para la interacción especie * condición. En *F. macrophylla* el encharcamiento incrementó 94,2% la longitud radicular, y en *F. castilla* el incremento fue de 74,7%.

En raíces de *Arabidopsis* algunos análisis de mutantes revelaron que las especies reactivas de oxígeno (*Reactive*

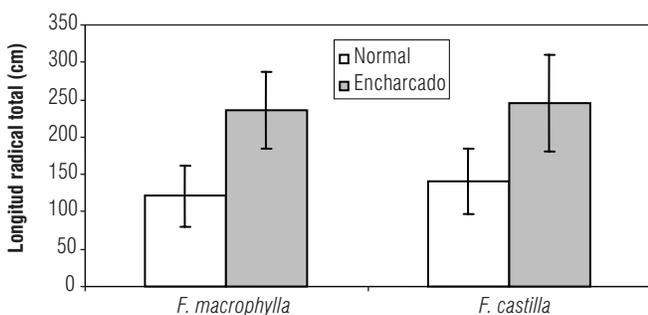


FIGURA 3. Longitud radical total en dos especies de fique (*Furcraea sp.*) en condición normal de riego y en encharcamiento (las barras sobre las columnas indican la desviación estándar).

oxygen species - ROS) producidas por la NAD(P)H-oxidasa activan los canales de calcio, facilitando el flujo del elemento, el cual es necesario para el crecimiento de las raíces (Foreman *et al.*, 2003; Mori y Schroeder, 2004). Además, la ROP (*Response to Oxygen Deprivation*) en *Arabidopsis* es responsable del gradiente de calcio intracelular en los pelos radicales (Jones *et al.*, 2002). Estas observaciones permiten especular que la ROP puede promover un incremento en el calcio citosólico, bajo condiciones de hipoxia, lo cual podría ser mediado por la NAD(P)H-oxidasa, localizada posiblemente en la membrana plasmática (Bailey-Serres y Chang, 2005), lo cual daría como resultado el crecimiento de la raíz en vegetales expuestos a hipoxia.

El incremento en la longitud total de raíces encontrado se debió a la producción de raíces adventicias inducida por el encharcamiento (figura 4), mediante las cuales la planta tiene la posibilidad de tomar el oxígeno disuelto en la parte superior del perfil del suelo.

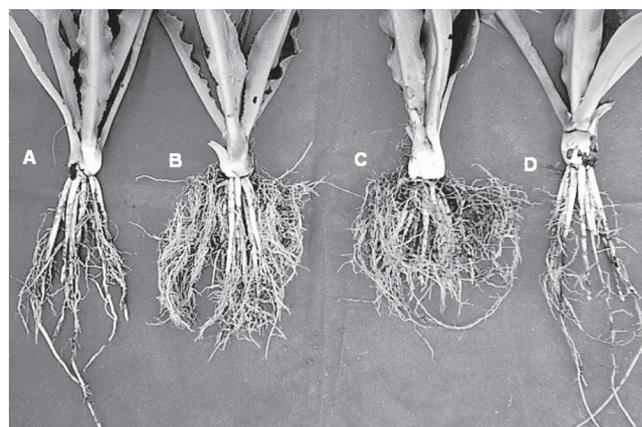


FIGURA 4. Apariencia externa de las raíces de dos especies de fique (*Furcraea sp.*) en condición normal de riego y en encharcamiento. A y B: *F. macrophylla* normal y encharcada; C y D: *F. castilla* encharcada y normal, respectivamente.

Un componente adicional en la respuesta de las plantas a la hipoxia es el etileno, el cual necesita oxígeno molecular para su síntesis. Este regulador del crecimiento se requiere para la muerte programada de células que determina tanto la formación de aerénquima como la formación de raíces adventicias en condiciones de baja difusión de oxígeno (Drew *et al.*, 2000; Mergemann y Sauter, 2000; Gunawardena *et al.*, 2001). Por tanto, la producción de raíces adventicias mediada por el etileno es un mecanismo importante en la adaptación de los vegetales a las condiciones de hipoxia, y es así como *F. macrophylla* tiene una mejor adaptación a estas condiciones que *F. castilla*, mediante esta modificación anatómica que le permitiría sobrevivir por un periodo más prolongado en encharcamiento.

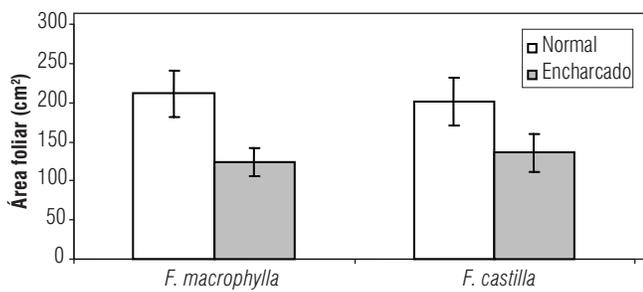


FIGURA 5. Área foliar en dos especies de fique (*Furcraea* sp.) en condición normal de riego y en encharcamiento (las barras sobre las columnas indican la desviación estándar).

El encharcamiento redujo el área foliar en las plantas evaluadas de ambas especies, con diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) para el factor condición y significativas ($P < 0,05$) para la interacción condición * especie. No hubo diferencia significativa para el factor especie. En *F. macrophylla* el encharcamiento redujo 41,5% la producción total de materia seca, mientras que en *F. castilla* la reducción estuvo en el orden de 32,7%.

Se han reportado resultados similares en cuanto a la reducción del área foliar en plantas expuestas a encharcamiento. En *Persea americana* el encharcamiento redujo 34,5% el área foliar (Besoain *et al.*, 2005). Esta condición de estrés vegetal no solo redujo el área foliar sino que indujo entre 20 y 60% de necrosis en las láminas foliares de *Oryza sativa* como consecuencia de la producción y acumulación de etanol en los tejidos (Boamfa *et al.*, 2003); lo mismo sucedió en plantas de *Fragaria* sp., en las cuales la hipoxia disminuyó entre 47,1 y 74,4%, con respecto a las plantas control, y además se produjo entre 30,1 y 41,2% de área foliar necrótica (Casierra-Posada y Vargas, 2007). Por tanto el encharcamiento afecta negativamente el crecimiento de la parte aérea en muchas especies vegetales, mediante la inhibición de la formación de nuevas hojas así como de la expansión foliar y del crecimiento de internodos. También causa senescencia prematura y abscisión de las hojas (Kozłowski, 1984; Kozłowski *et al.*, 1991; Kozłowski y Pallardy, 1996). La expansión de las hojas se inhibe debido a la reducción de la extensibilidad de las paredes celulares, la cual es un factor determinante para el crecimiento (Smit *et al.*, 1989).

El encharcamiento indujo una respuesta diferencial en cuanto a la relación raíz:vástago, en las dos especies evaluadas. Mientras que en *F. macrophylla* el valor de la relación se redujo 38,9% con el encharcamiento, en *F. castilla* este valor se incrementó 60,0%. Para el factor condición no se presentó diferencia significativa; sin embargo, sí hubo

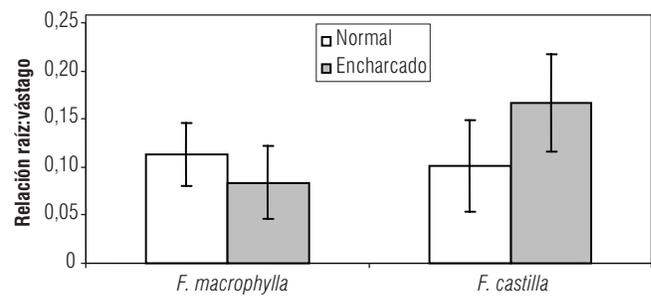


FIGURA 6. Relación raíz:vástago en dos especies de fique (*Furcraea* sp.) en condición normal de riego y en encharcamiento (las barras sobre las columnas indican la desviación estándar).

diferencia altamente significativa ($P < 0,01$) para el factor especie y para la interacción especie * condición.

Se ha encontrado que la fermentación es un proceso esencial en la tolerancia de las raíces a la hipoxia, lo cual no sucede en los vástagos de *Arabidopsis*. Es más, los tratamientos con ABA promueven la tolerancia a la falta de oxígeno solamente en las raíces de la misma especie (Ellis *et al.*, 1999). Estas observaciones y las diferencias en la señalización manejada por el calcio en órganos específicos (Sedbrook *et al.*, 1996) son indicadores de que las raíces y el vástago difieren ampliamente en los mecanismos de sensibilidad y respuesta a la falta de oxígeno (Bailey-Serres y Chang, 2005).

Dadas las alteraciones metabólicas, anatómicas y morfológicas inducidas por el encharcamiento, el patrón de asignación de materia seca en los diferentes órganos de las plantas se modificó (figura 7). El factor más determinante para esta modificación fue la acumulación de materia seca en las raíces.

Mientras que en *F. macrophylla* la acumulación de materia seca en las raíces se redujo 24,7% con el encharcamiento, a pesar de que la longitud total de las raíces se había incrementado 94,2% con respecto a las plantas control, en

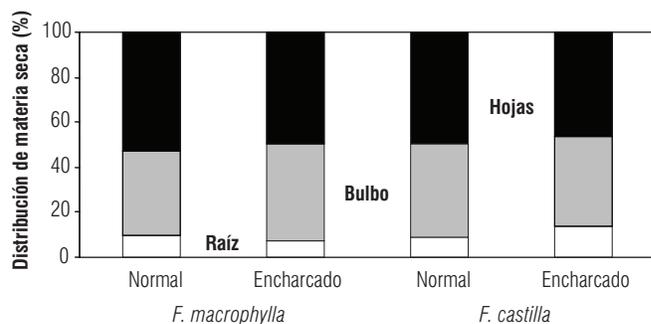


FIGURA 7. Distribución de materia seca en los diferentes órganos de la planta en dos especies de fique (*Furcraea* sp.) en condición normal de riego y en encharcamiento.

F. castilla el peso seco de las raíces se incrementó 51,1%, con un aumento de 74,7% en la longitud de las raíces, lo que implica que las raíces de *F. macrophylla* fueron menos densas que las de *F. castilla*. Este resultado sugiere una mayor formación de aerénquima en *F. macrophylla* que en *F. castilla*, con una mayor posibilidad de movilización de O₂ como sustrato respiratorio hacia los tejidos sometidos a hipoxia. La formación de aerénquima es una respuesta adaptativa de plantas que tienen la posibilidad de tolerar las condiciones de baja disponibilidad de oxígeno en el sustrato (Schulze *et al.*, 2002).

A pesar de que ambas especies estudiadas mostraron baja adaptabilidad a las condiciones de estrés por hipoxia, según los factores del crecimiento estudiados, *F. macrophylla* mostró mejor adaptación a este factor que *F. castilla*; por consiguiente, se debe ser cuidadoso al seleccionar la especie a cultivar en regiones con suelos pesados y precipitación alta, pues estas condiciones limitan la difusión de oxígeno en el suelo, lo que haría que el crecimiento y, por tanto, la producción se vean seriamente comprometidos.

Agradecimientos

Este estudio se desarrolló con el apoyo de la Dirección de Investigaciones (DIN) de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, en el marco del plan de trabajo del Grupo de Investigación Ecofisiología Vegetal, adscrito al programa de Ingeniería Agronómica de la Facultad de Ciencias Agropecuarias.

Literatura citada

- Bailey-Serres, J. y R. Chang. 2005. Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms. *Ann. Bot.* 96, 507-518.
- Besoain, X., C. Arenas, E. Salgado y B.A. Latorre. 2005. Effect of soil flooding period on the development of avocado (*Persea americana*) root rot caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Cien. Inv. Agr.* 32(2), 79-84.
- Blokhina, O. 2000. Anoxia and oxidative stress: lipid peroxidation, antioxidant status and mitochondrial functions in plants. Ph. D. thesis. The Faculty of Science, University of Helsinki. 79 p.
- Boamfa, E.I., P.C. Ram, M.B. Jackson, J. Reuss y F.J.M. Harren. 2003. Dynamic aspects of alcoholic fermentation of rice seedlings in response to anaerobiosis and to complete submergence: relationship to submergence tolerance. *Ann. Bot.* 91, 279-290.
- Bogler, D.J. y B.B. Simpson. 1995. A chloroplast DNA study of the Agavaceae. *Syst. Bot.* 20(2), 191-205.
- Bogler, D.J. y B.B. Simpson. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on its rDNA sequence variation. *Amer. J. Bot.* 83(9), 1225-1235.
- Brändle, R. 1996. Überflutung und Sauerstoffmangel. En: Brunold, C., A. Rüeeggsegger y R. Brändle (eds.). *Stress bei Pflanzen*. Haupt-Verlag, Berh. pp. 123-148.
- Casierra-Posada, F. y D.M. González. 2008. Cambio circadiano en los valores de pH y acidez titulable en la savia de dos especies de fique. *Revista Orinoquia* (en prensa).
- Casierra-Posada, F., W.A. Pérez y F. Portilla. 2006. Relaciones hídricas y distribución de materia seca en especies de fique (*Furcraea sp.* Vent.) cultivadas bajo estrés por NaCl. *Agron. Colomb.* 24(2), 280-289.
- Casierra-Posada, F. y Y.A. Vargas. 2007. Crecimiento y producción de fruta en cultivares de fresa (*Fragaria sp.*) afectados por encharcamiento. *Rev. Colomb. Cienc. Hort.* 1(1), 21-32.
- Davies, F.S. y J.A. Flore. 1986a. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiol.* 81, 289-292.
- Davies, F.S. y J.A. Flore. 1986b. Gas exchange and flooding stress of highbush and rabbiteye blueberries. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111, 565-571.
- Drew, M.C. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48, 223- 250.
- Drew, M.C., C.-J. He y P.W. Morgan. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci.* 5(3), 123-127.
- Ellis, M.H., E.S. Dennis y W.J. Peacock. 1999. Arabidopsis roots and shoots have different mechanisms for hypoxic stress tolerance. *Plant Physiol.* 119, 57-64.
- Foreman, J., V. Demidchik, J.H. Bothwell, P. Mylona, H. Miedema y M.A. Torres. 2003. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature* 422, 442-446.
- García-Mendoza, A.J. 1998. Revisión taxonómica del género *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. UNAM, Instituto de Biología. Informe final resultado de proyecto Conabio. México. 67 p.
- Good, A.G. y D.G. Muench. 1993. Long-term anaerobic metabolism in root tissue. *Plant Physiol.* 101, 1163-1168.
- Gunawardena, A.H., D.M. Pearce, M.B. Jackson, C.R. Hawes y D.E. Evans. 2001. Characterization of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta* 212, 205-214.
- He, Ch.-J., M.C. Drew y P.W. Morgan. 1994. Plant induction of enzymes associated with lysigenous aerenchyma formation in roots of *Zea mays* during hypoxia and nitrogen starvation. *Plant Physiol.* 105, 861-865.
- Itabashi, M., K. Segawa, Y. Ikeda, S. Kondo, H. Naganawa, T. Koyano y K. Umezawa. 1999. A new bioactive steroidal saponin, furcreastatin, from the plant *Furcraea foetida*. *Carbohydr. Res.* 323(1-4), 57-62.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36, 145-174.
- Jones, M., J.J. Shen, Y. Fu, H. Li, Z. Yang y C.S. Grierson. 2002. The Arabidopsis ROP2 GTPase is a positive regulator of both root hair initiation and tip growth. *Plant Cell* 14, 763-776.

- Kozłowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. pp. 129-163. En: Kozłowski, T.T. (ed.). *Flooding and plant growth*. Academic Press, Orlando, FL.
- Kozłowski, T.T., P.J. Kramer y S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, CA. 657 p.
- Kozłowski, T.T. y S.G. Pallardy. 1996. Growth control in woody plants. Academic Press, San Diego, CA. 641 p.
- Larcher, W. 2001. *Ökophysiologie der Pflanzen*. 6th ed. Eugen Ulmer, Stuttgart. pp. 324-328.
- León, L.A. y O. Arregocés. 1985. Química de los suelos inundados. pp. 287-305. En: Tascón, E.E. y D. García (eds.). *Arroz: investigación y producción*. Guía de estudio. CIAT, Cali.
- Martínez, M.A. y J.C. Pacheco. 2006. Protocolo para la micropropagación de *Furcraea macrophylla* Baker. *Agron. Colomb.* 24(2), 207-213.
- Mergemann, H. y M. Sauter. 2000. Ethylene induces epidermal cell death at the site of adventitious root emergence in rice. *Plant Physiol.* 124, 609-614.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 2005a. Acuerdo para el fomento de la producción y la competitividad del subsector del fique. Corpoica, IICA, Bogotá. 46 p.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 2005b. Anuario estadístico. Información tomada de URPA-Boyacá en medio magnético. Bogotá.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 2007. Estadísticas sector agropecuario. En: www.minagricultura.gov.co/archivos/carpeta_ministro_3_septiembre_2007def.pdf; consulta: 28 de septiembre de 2007.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 2006. Guía ambiental del subsector fitoquímico. Cadena productiva nacional del fique (Cadefique). Segunda edición. En: www.corpoica.org.co/Archivos/Publicaciones/Guia_Ambiental_Figuera_2006_.pdf; consulta: 5 de septiembre de 2007.
- Mori, I.C. y J.I. Schroeder. 2004. Reactive oxygen species activation of plant Ca²⁺ channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiol.* 135, 702-708.
- Pérez M., J.A. 1974. El fique. Su taxonomía, cultivo y tecnología. Segunda edición. Compañía de Empaque, Editorial Colina. 115 p.
- Phung, H.T. y E.B. Knipling. 1976. Photosynthesis and transpiration of *Citrus* seedlings under flooded conditions. *HortScience* 11, 131-133.
- Regehr, D.L., F.A. Bazzaz y W.R. Boggess. 1975. Photosynthesis, transpiration and leaf conductance of *Populus deltoides* in relation to flooding and drought. *Photosynthetica* 9, 52-61.
- Roberts, J.K.M., M.A. Hooks, A.P. Miaullis, S. Edwards y C. Webster. 1992. Contribution of malate and amino acid metabolism to cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips studied using nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiol.* 9, 480-487.
- Schulze, E.D., E. Beck y K. Müller-Hohenstein. 2002. Oxigen deficiency (anaerobiosis and hypoxia). pp. 99-116. En: Schulze, E.D., E. Beck y K. Müller-Hohenstein (eds.). *Plant ecology*. Springer Verlag, Berlín.
- Sedbrook, J.C., P.J. Kronebusch, G.G. Borisy, A.J. Trewavas y P.H. Masson. 1996. Transgenic Aequorin reveals organ specific cytosolic Ca²⁺ responses to anoxia in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol.* 111, 243-257.
- Smit, B., M. Stachowiak y E. van Volkenburgh. 1989. Cellular processes limiting leaf growth in plants under hypoxic root stress. *J. Exp. Bot.* 40, 89-94.
- Simmons-Boyce, J.L., W.F. Tinto, S. McLean y W.F. Reynolds. 2004. Saponins from *Furcraea selloa* var. *Marginata*. *Fitoterapia* 75(7-8), 634-638.
- Sousa, C.A.F. y L. Sodek. 2003. Alanine metabolism and alanine aminotransferase activity in soybean (*Glycine max*) during hypoxia of the root system and subsequent return to normoxia. *Environ. Exp. Bot.* 50, 1-8.

