

EFFECTO DE LA IRRADIANCIA EN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE *Aptenia cordifolia* (L.f.) Schwantes COMO COBERTURA ORNAMENTAL

María Elena Arboleda¹

RESUMEN

La exposición a condiciones de baja irradiancia o sombreadamiento es uno de los problemas a los que se enfrenta la producción hortícola, ya que no todas las especies pueden tolerar esa condición. El presente trabajo tuvo como objetivo determinar el efecto de la luz sobre el crecimiento y desarrollo del jade florido (*Aptenia cordifolia*, Aizoaceae), una especie que se emplea frecuentemente como cobertura ornamental. Se estableció un ensayo en condiciones de cobertizo donde se evaluaron tres niveles de irradiancia: 1246, 526 y 112 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. La especie mostró tener plasticidad morfológica adaptándose a las condiciones de luz evaluadas. La intensidad de la luz afectó todas las variables consideradas, a excepción de la relación clorofila a/clorofila b y la masa seca foliar. La altura, longitud y diámetro de las ramas, número de nudos, longitud de entrenudos, número y tamaño de hojas, longitud de peciolo, contenidos de clorofila total, clorofila a y clorofila b, así como los valores de índice relativo de clorofila foliar (SPAD) se incrementaron a medida que disminuyó la irradiancia. El número total de ramas y ramas con más de 10 cm de largo fueron afectados negativamente por la menor intensidad de luz, a la vez que el número de flores se redujo en un 69 % en la intensidad media y 97 % en la más baja, en comparación a la mayor intensidad. La condición de sombra favoreció el crecimiento y desarrollo vegetativo en detrimento de las estructuras reproductivas. Desde el punto de vista ornamental la sombra produjo características del follaje más atractivas mientras que la intensidad luminosa favoreció la floración.

Palabras clave adicionales: Jade florido, luminosidad, paisajismo, sombra

ABSTRACT

Effect of irradiance on growth and development of *Aptenia cordifolia* (L.f.) Schwantes as ornamental groundcover

The shading in ornamental plant production is one of the problems that growers face, because not all species can tolerate this condition. This study aimed to determine the effect of light on growth and morphological development of the baby sun rose (*Aptenia cordifolia*, Aizoaceae), a species widely used as ornamental groundcover. A trial was established under shed conditions with plants submitted to three irradiance levels: 1246, 526 and 112 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The species showed to have morphological plasticity to adapt to the tested light conditions. The irradiance affected all evaluated variables, except for the dry mass of leaves and the chlorophyll a/b relationship. The height, length and diameter of the branches, number of nodes, internode length, number and size of leaves, petiole length, and content of chlorophyll (a, b and total), along with SPAD values increased as the irradiance levels were reduced. The total number of branches and branches with more than 10 cm in length were negatively affected by lower irradiances; the number of flowers was reduced by 69 % under the moderate level of irradiance and by 97 % in the lowest level, as compared to the highest level. The shade condition favored the vegetative growth and development at expense of the reproductive structures. From the ornamental standpoint, the shadow produced the most attractive foliage characteristics while the light favored flowering.

Additional key words: Baby sun rose, light, landscaping, shade

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de las áreas verdes requiere de una apropiada selección y manejo de plantas ornamentales, por lo que es importante el conocimiento de su fisiología y adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales (Middleton,

2001).

Uno de los problemas que frecuentemente se encuentran los horticultores y paisajistas es seleccionar las especies adecuadas a condiciones de baja irradiancia (sombreadamiento) en lugares donde hay presencia cercana de edificaciones o grandes árboles que no pueden podarse.

Recibido: Septiembre 20, 2010

Aceptado: Julio 1, 2011

¹ Dpto. de Ciencias Biológicas, Decanato de Agronomía, Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado". Apdo. 400. Barquisimeto. Venezuela. e-mail: mariaelenaarboleda@ucla.edu.ve

En la naturaleza, las plantas emplean diversas adaptaciones para sobrevivir y reproducirse bajo condiciones de sombra; si éstas se conocen y comprenden es posible minimizar problemas asociados con su cuidado y mantenimiento. Así mismo, muchas de las adaptaciones a la sombra tienen un efecto pronunciado en el valor ornamental de la planta, y puede determinar sus posibles usos y manejo (Middleton, 2001).

La energía lumínica incidente por unidad de área y tiempo es conocida como irradiancia (Taiz y Zeiger, 2006) o intensidad de luz (Barp et al., 2006). El sombreado comprende cambios en la calidad y cantidad de la energía lumínica, y genera bajos niveles de radiación activa para fotosíntesis (PAR), así como una eventual reducción en la relación del rojo/rojo largo (R/RL) dependiendo del origen de la sombra (Griffith y Sultan, 2005). Ambas características lumínicas pueden tener un efecto directo en la morfogénesis de la planta (Barp et al., 2006).

El jade florido (*Aptenia cordifolia*) es una especie tropical, tolerante a condiciones estresantes de sequía y alta temperatura, y por su hábito de crecimiento es una alternativa excelente para ser empleada como cobertura ornamental (Bossard et al., 2000). El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la irradiancia en el crecimiento y desarrollo de esta especie, y las implicaciones en su manejo hortícola como cobertura ornamental.

MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo se realizó bajo cobertizo en el Decanato de Agronomía, de la Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado", ubicado en Tarabana, estado Lara. El material vegetal fue adquirido en un vivero comercial y propagado vegetativamente un mismo lote. Las plantas, con un promedio de tres ramas de siete nudos cada una, se plantaron individualmente en recipientes plásticos con área de 43 x 37 cm y profundidad de 17 cm, pintados externamente de color negro y con orificios de drenaje en la parte inferior. Se utilizaron 105 recipientes cada uno de los cuales contenía 7 kg de una mezcla de partes iguales de suelo mineral, arena fina, cáscara de arroz y aserrín de coco. Luego del trasplante, las plantas fueron mantenidas durante 15 días en condiciones de alta irradiancia antes de ser sometidas a cada

uno de los tratamientos.

Se evaluaron tres intensidades de luz: alta, media y baja, en un diseño experimental completamente al azar, utilizando una planta por unidad experimental y 35 plantas por tratamiento. En la condición de alta intensidad, bajo techo de vidrio sin malla de sombreado, se tuvo un promedio de irradiancia en horas del medio día de $1246 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En el tratamiento de mediana intensidad (sombra media) fue de $526 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y en baja intensidad (sombra densa) fue de $112 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Cada intensidad de luz fue medida utilizando un radiómetro Spectrum Technologies mod. DRMFQ. Para alcanzar las condiciones de media y baja intensidad lumínica, se emplearon cubiertas de malla de polipropileno negro colocado a 2,5 m de altura, con extensiones en los extremos para evitar la penetración de luz solar al inicio de la mañana y final de la tarde. En todos los tratamientos, los recipientes se colocaron con una separación de 15 cm entre ellos sobre un mesón de concreto de 0,9 m de alto. El riego se aplicó cuando la humedad en el sustrato alcanzaba tensiones de 0,20 a 0,30 MPa determinadas utilizando un sensor Spectrum Technologies, mod. Watchdog. Mensualmente se aplicaron 3 g por planta del fertilizante comercial 18-06-12/4.

Luego de cuatro meses de aplicación de los tratamientos, se dio por concluido el ensayo y se evaluó la altura de la cobertura desde la superficie del sustrato hasta el ápice de la rama más erguida. Se contó el número total de ramas mayores de 5 cm de longitud, así como las mayores de 10 cm como una medida para estimar la capacidad de cobertura por la posibilidad de sobresalir del recipiente donde fueron plantadas. Se eligieron las tres ramas más largas en cada planta y se midió su longitud máxima, el número de nudos y el diámetro de tallo en la parte central del quinto entrenudo contado desde el ápice, así como el área de la quinta hoja determinada con un planímetro luego de copiar su silueta en una hoja en papel. Se determinó el contenido relativo de clorofila foliar con un medidor Minolta SPAD-502, tomando las lecturas entre las 8 y 10 am en la parte media de la cuarta hoja a partir del ápice de la rama. También se contó el número de flores completamente abiertas y sin signos visibles de senescencia. La masa seca foliar se determinó en las mismas hojas usadas para el cálculo del área foliar después de secadas en estufa de ventilación

forzada a 70 °C. Con la relación entre el área y la masa seca se calculó el área foliar específica (AFE). Para la determinación de clorofilas se colectó la cuarta hoja en dos ramas de cada planta, se eliminó la nervadura central y la cuantificación se realizó siguiendo el método de Lichtenthaler y Wellburn (1983), tomando las absorbancias a longitudes de onda de 665 y 649 nm con un espectrofotómetro Genesis 20. A partir de los valores de clorofila a y b, se calculó la relación clorofila a/clorofila b.

Se aplicó análisis de varianza y separación de medias de Tukey a los resultados de cada variable utilizando el programa estadístico Statistix 8.0. El número de flores fue analizado por la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La altura de la cobertura de *A. cordifolia* fue en aumento a medida que disminuyó la irradiancia. A la menor intensidad lumínica esta variable fue aproximadamente 32 % superior ($P \leq 0,01$) al tratamiento sin sombra (Cuadro 1). Debido al hábito de crecimiento rastrero de la planta, la diferencia de altura de cobertura está determinada

por una orientación más vertical o erecta de las ramas. Un hábito de crecimiento estolonífero o rastrero dificulta la competencia exitosa por la luz ya que la planta puede ser sobrepasada en altura por plantas vecinas con formas de crecimiento erectas. La forma de crecimiento en posición más vertical en condiciones de menor irradiancia, tal como fue observado en el jade florido, sugiere un estrategia para evadir la sombra y probablemente permitir orientar el área fotosintética a diferentes alturas en el perfil vertical de luz, maximizando la captura del recurso limitante (Taiz y Zeiger, 2006). Otras especies de crecimiento similar han presentado respuestas semejantes (Collins y Wein, 2000). Por otra parte la altura de cobertura observada en esta especie, independientemente de la irradiancia evaluada, indicaría que en paisajismo sólo puede ocupar el estrato más bajo en un conjunto, composición o arreglo de plantas.

La longitud de las ramas se duplicó ante la menor irradiancia ($P \leq 0,01$) en comparación con las plantas que recibieron la mayor cantidad de luz (Cuadro 1), lo que indica una respuesta característica de evasión a la sombra (Keara, 2008) y que ha sido reportada en otras especies herbáceas (Huber y Stuefer, 1997).

Cuadro 1. Altura de cobertura, longitud máxima de ramas, número total de ramas, número de ramas mayores a 10 cm y diámetro de ramas en plantas de *Aptenia cordifolia* cultivadas bajo tres niveles de irradiancia

Irradiancia ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Altura de cobertura (cm)	Longitud máxima de ramas (cm)	Número total de ramas	Número de ramas >10 cm *	Diámetro de ramas (mm)
Alta (1246)	11,63 c	15,47 c	12,06 a	6,60 ab	3,65 b
Media (526)	14,46 b	25,31 b	11,26 a	7,46 a	3,79 b
Baja (112)	17,06 a	30,64 a	9,30 b	5,64 b	4,16 a
Probabilidad	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
CV (%)	19,6	25,2	19,7	15,8	10,3

Medias con diferentes letras en las columnas difieren significativamente según la prueba de Tukey. *: Datos transformados según $\sqrt{(x+1)}$.

El número total de ramas fue menor ($P \leq 0,01$) en las plantas que crecieron a la menor irradiancia (Cuadro 1). La reducción de la ramificación con la disminución de la intensidad de luz ha sido reportada en otras especies ornamentales como *Antirrhinum majus* (Munir et al., 2004) y *Kalmia latifolia* (Brand, 1997); efecto que ha sido atribuido a un desbalance hormonal, que favorece la dominancia apical, ocasionado por la condición de sombreado. Sin embargo, otros autores señalan que ello es consecuencia de la reducción del

desarrollo ontogénico de la planta, que limita la cantidad de yemas axilares y retarda la formación de ramas (Huber y Stuefer, 1997).

Las plantas desarrolladas en irradiancia media presentaron la mayor cantidad de ramas de más de 10 cm ($P \leq 0,01$) y el menor valor correspondió a la condición de mayor sombreado (Cuadro 1). En este caso, mayor número de ramas con capacidad para revestir el recipiente podrían expresar la potencialidad de cobertura de la planta dado que una mayor cantidad de ramas largas deben cubrir

más eficientemente la superficie del suelo, además de disminuir una potencial infestación por malezas (Dias-Filho, 1999). El mayor número de ramas largas también podría proporcionar una ventaja competitiva de dispersión, ya que en esta especie los nudos pueden enraizar si están en contacto con un sustrato húmedo y al ser separadas de la planta madre, tendrían posibilidad de sobrevivir como una planta independiente (Bossard et al., 2000).

Los tallos de las plantas que crecieron a la menor intensidad de luz fueron más gruesos ($P \leq 0,01$) que en los tratamientos restantes (Cuadro 1), contrariamente a lo esperado, ya que la

literatura reporta que los tallos son más delgados en los ambientes sombreados (Taiz y Zeiger, 2006). En nuestro caso, la mayor superficie foliar por rama en las condiciones de menor irradiancia (Cuadro 2) podría sugerir una mayor distribución de fotoasimilados hacia el tallo, lo que a juicio de Valladares et al. (2002) se requiere para soportar el peso foliar a alturas y ángulos eficientes. Esto prevendría el volcado o ruptura de ramas (Givnish, 1995), que por su mayor longitud sobresalían del recipiente y colgaban hacia los lados, lo que no ocurriría cuando el crecimiento es horizontal sobre una superficie.

Cuadro 2. Número de nudos, longitud de entrenudos, número de hojas, tamaño foliar, longitud de pecíolos y número de flores en plantas de *Aptenia cordifolia* cultivadas bajo tres niveles de irradiancia

Irradiancia ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Número de nudos	Longitud de entrenudos (cm)	Número de hojas por rama	Área de la hoja (cm^2)*	Longitud de pecíolos (mm)	Número de flores
Alta (1246)	9,83 b	1,55 b	19,2 c	10,86 c	7,84 c	26 a
Media (526)	10,75 b	2,35 a	21,3 b	17,05 b	9,86 b	8 b
Baja (112)	13,45 a	2,27 a	26,5 a	21,41 a	12,94 a	0,8 c
Probabilidad	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
CV (%)	18,5	17,6	19,7	15,8	17,6	8,3

Medias con diferentes letras en las columnas difieren significativamente según la prueba de Tukey. *: Datos transformados según $\sqrt{(x+1)}$.

La cantidad de nudos en las ramas de las plantas en la menor irradiancia fue superior ($P \leq 0,01$) a los encontrados en los tratamientos restantes, cuyos resultados fueron similares entre sí (Cuadro 2), lo que indica que a mediana o alta irradiancia el desarrollo ontogénico no fue afectado. Por otra parte, los entrenudos fueron más largos ($P \leq 0,01$) en las condiciones de sombreado (Cuadro 2) lo cual ha sido bien documentado en la literatura (Barp et al., 2006; Keara, 2008) comportamiento que forma parte del síndrome de evasión a la sombra. La mayor cantidad de nudos y más distanciados entre sí observados a la menor irradiancia, explican a su vez la mayor longitud de ramas en esta condición. Característica que también podrían suponer una ventaja competitiva de dispersión, dada la condición de propagación vegetativa de esta especie (Bossard et al., 2000).

La mayor proporción de sombra produjo un incremento cercano al 38 % en el número de hojas por rama, con respecto al tratamiento sin sombra ($P \leq 0,01$). Por otra parte, el hecho de encontrarse mayor número de nudos y de hojas en la menor

irradiancia pero menor cantidad de ramas corrobora que la reducción de la ramificación por sombreado pareciera obedecer más a un balance hormonal que a la desaceleración del desarrollo ontogénico de la planta impuesto por una limitante de recursos como lo señalan Huber y Stuefer (1997). Durante el ensayo e independientemente de la irradiancia se pudo constatar que la persistencia foliar de la especie fue elevada si se considera que es de filotaxis opuesta y que la abscisión o pérdida de las hojas sólo ocurrió en los nudos más cercanos a la base de la planta, lo que pudiera estar relacionado a posibles pudriciones de los tejidos foliares debido al contacto con el sustrato húmedo, a lo cual la especie es muy susceptible (Bossard et al., 2000).

El tamaño de la hoja aumentó progresivamente ($P \leq 0,01$) con la disminución de la irradiancia (Cuadro 2). Las hojas de las plantas que crecieron en la menor irradiancia duplicaron en tamaño a las hojas sin restricción de luz. Esta respuesta ha sido atribuida a la diferenciación de hojas de sol y hojas de sombra cuando la planta se adapta a las

condiciones de sombreado (Taiz y Zeiger, 2006) tal como se ha reportado en *Adiantum raddianum* (Yeh y Wang, 2000) y *Cattleya forbesii* x *Laelia tenebrosa* (Stancato et al., 2002). Una mayor área foliar por rama a bajas irradiancias, incrementa la captura de fotones al maximizar la superficie fotosintéticamente activa y compensa la baja tasa fotosintética por superficie, característica de las ramas de las plantas de sombra. Sin embargo, Givnish (1988) manifiesta que el factor dominante en el control del tamaño foliar es la optimización de la eficiencia en el uso del agua, ya que menor área en altas irradiancias permite mantener menores tasas transpiratorias.

Desde el punto de vista ornamental, la mayor cantidad de follaje (en número de hojas y área foliar individual) expresado en la más baja intensidad lumínica puede ser más atractivo y compensar el efecto negativo que pudiera tener la menor cantidad de ramas emitidas bajo esta condición. Asimismo, tendrían una ventaja de competencia con otras especies invasoras al limitar su arraigo y desarrollo. En contraparte, las plantas que desarrollaron a la mayor irradiancia presentaron un aspecto más compacto y de menor cobertura, principalmente debido a la presencia de menor número de hojas y más pequeñas (Cuadro 2) y a la menor longitud total de las ramas (Cuadro 1), de manera que en estas condiciones de luz probablemente se requiera una mayor densidad de siembra que en condiciones de sombra, para lograr el mismo efecto de cobertura.

Los pecíolos fueron más largos en la medida que la intensidad lumínica disminuyó ($P \leq 0,01$), siendo 1,65 veces más largos en la menor irradiancia en comparación con la más alta, y 1,31 veces con respecto a la intermedia (Cuadro 2). Este comportamiento en respuesta a la intensidad de luz es parte del síndrome de evitar la sombra y se ha reportado en muchas especies (Collins y Weing, 2000; Christophe et al., 2006).

El número de flores producidas fue afectado negativamente por el sombreado. Al disminuir la irradiancia se produjo una reducción en la cantidad de flores ($P \leq 0,01$) con respecto a la mayor irradiancia, de 69 % en la irradiancia media y del 97 % para la más baja (Cuadro 2). La misma tendencia se ha observado en otras especies ornamentales como gardenia (Kamoutsis et al., 1999) y cineraria (*Senecio cruentus*) cv. Cindy blue (Yeh y Atherton, 1999). Al respecto Givnish

(1988) expresó que las plantas adaptadas a la sombra presentan un bajo esfuerzo reproductivo, ya que la producción de flores y los frutos son muy costosos en términos de energía, y se favorece preferiblemente el crecimiento vegetativo para permitir la captación de luz (Middleton, 2001). La respuesta de floración encontrada en esta especie podría sugerir, además del coste energético, que el ambiente lumínico provee una señal externa importante para su inducción floral (Dias-Filho, 1999), o que a bajas intensidades de luz estas plantas son incapaces de percibir la señal de desarrollo en las hojas que inducen la competencia para florecer (Munir et al., 2000).

El índice relativo de clorofila foliar (SPAD) también fueron afectados por las condiciones lumínicas registrándose el promedio más alto (color verde más intenso) en plantas bajo la mayor proporción de sombra ($P \leq 0,01$), y fueron disminuyendo al incrementarse la intensidad de luz (Cuadro 3). Similarmente, Nemali y Van Iersel (2004) en *Begonia semperflorens-cultorum* y Valera (2005) en *Coccothrinax barbadensis*, *Roystonea oleracea* y *Sabal mauritiformis* encontraron mayores valores SPAD en la medida que la irradiancia disminuía. También las plantas de *Cattleya* x *Laelia* que crecen a mayor intensidad de luz presentan un aspecto clorótico en comparación con las sombreadas, hecho que sugiere que la existencia de limitantes en los mecanismos de fotoprotección, inclusive un desbalance entre la biosíntesis y degradación de los pigmentos foliares accesorios que actúan en la disipación de calor. Por otra parte, también es probable que bajo niveles altos de irradiancia las plantas estén más expuestas a altas temperaturas, lo cual puede inducir daños en el aparato fotosintético imitando los efectos de la fotoinhibición (Stancato et al., 2002).

La coloración del follaje en condiciones de menor irradiancia pudiera tener una gran influencia en el aspecto ornamental, ya que coloraciones más verdes pueden ser más estéticas y agradables visualmente y conferir a las plantas sombreadas una apariencia más saludable que las plantas sin sombra, incrementando su calidad (Brand, 1997). Además, fue evidente que el follaje presentaba mayor brillantez, condición que según Middleton (2001) incrementa su valor ornamental.

Cuadro 3. Índice relativo de clorofila foliar (SPAD), concentración foliar de clorofila total, clorofila a, clorofila b y relación clorofila a/b, masa seca foliar y área foliar específica en plantas de *Aptenia cordifolia* cultivadas bajo tres niveles de irradiancia

Irradiancia ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	SPAD	Clorofila ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)			Relación clorofila a/b	Masa seca foliar (g)	Área foliar específica ($\text{cm}^2\cdot\text{mg}^{-1}$)
		Total	a	b			
Alta (1246)	29,58 c	1,09 c	0,48 c	0,62 c	0,78 a	0,045 a	0,27 b
Media (526)	31,85 b	1,53 b	0,68 b	0,86 b	0,79 a	0,042 a	0,44 a
Baja (112)	36,47 a	1,98 a	0,88 a	1,09 a	0,81 a	0,051 a	0,42 a
Probabilidad	0,001	0,01	0,001	0,001	>0,05	>0,05	0,01
CV (%)	8,3	12,6	18,9	19,9	12,3	8,6	9,2

Medias con diferentes letras en las columnas difieren significativamente según la prueba de Tukey

El contenido total de clorofila por unidad de peso foliar se incrementó ($P\leq 0,01$) en la medida que la intensidad de luz disminuyó, con una variación que representó una reducción de 45 % entre la mayor y menor irradiancia (Cuadro 3). Mayores contenidos de clorofila en hojas de sombra, en comparación con las de sol, también fueron observados por Yeh y Wang (2000) en *Adiantum raddianum* y por Paiva et al. (2003) en *Tradescantia pallida* cv. Purpurea, todas plantas ornamentales. En las especies no tolerantes que escapan a la sombra, los contenidos de clorofila disminuyen con la reducción de la cantidad de luz (Thompson et al., 1992), mientras que un incremento en los contenidos de este pigmento representa una respuesta típica de las plantas tolerantes al sombreado. De acuerdo a Kramer y Kozlowski (1979), los niveles foliares de clorofila son controlados por la luz, ya que la clorofila está siendo constantemente sintetizada y destruida (fotooxidación) en presencia de este factor; por ello, en irradiancias más elevadas ocurre mayor degradación, de allí que las hojas de sombra posean, generalmente, mayor contenido de clorofilas en relación con las que han crecido a plena exposición solar. Por otra parte, esta tendencia, en las plantas sombreadas, también ha sido asociada a un mejor desarrollo de las granas y a una mayor inversión de energía en la síntesis de los pigmentos responsables de la absorción de la luz (Carvalho et al., 2006) y a una mayor cantidad de fotosistemas en las membranas tilacoidales de ese tipo de hojas (Lemos-Filho, 2000), respuestas todas, que permitirían aprovechar más eficientemente la menor intensidad de radiación a la que están expuestas. En este estudio se observó una correspondencia positiva entre el contenido total de clorofilas y las unidades SPAD (Cuadro 3)

en concordancia con otros estudios (Martínez y Guiamet, 2004).

Los valores de los contenidos de clorofila a y clorofila b siguieron igual tendencia a la observada en el contenido total del pigmento (Cuadro 3).

Resultados similares a los obtenidos en nuestro estudio encontraron Dias et al. (2007) al comparar hojas de *Lithraea molleoides* tomadas de la parte exterior (hojas de sol) e interior de la copa (hojas de sombra) y Lima Junior et al. (2005) en el patrón de comportamiento en plantas de *Cupania vernalis*. Los autores relacionaron estos resultados con una mayor foto-oxidación de los compuestos fotorreceptores cuando están expuestos a mayores intensidades lumínicas. Por su parte, Paiva et al. (2003) no encontraron diferencias entre los contenidos de clorofila a y clorofila b cuando se evaluaron diferentes intensidades lumínicas en *Tradescantia pallida* cv. Purpurea, pero observaron que hubo efecto sobre otros pigmentos como los carotenoides y antocianos.

No hubo diferencias significativas ($P>0,05$) en la relación clorofila a/b en respuesta a los niveles de sombreado (Cuadro 3), debido a que en la medida que disminuía la irradiancia, se incrementaban tanto los valores de clorofila a como los de clorofila b, sin llegar a afectarse la relación entre ambas. En plantas de *Tradescantia* los niveles de irradiancia no afectaron la relación clorofila a/b, pero a diferencia de nuestros resultados, en esta especie tampoco se presentó variación en los contenidos de ambas clorofilas (Paiva et al., 2003).

La masa seca foliar no fue afectada ($P>0,05$) por los tratamientos de luz (Cuadro 3). Estos resultados son contrarios a los citados en la

literatura para diferentes especies, donde la materia seca foliar es mayor a medida que aumenta la intensidad de luz, en correspondencia con mayores tasas fotosintéticas (Paiva et al., 2003). De esta forma podría inferirse que *A. cordifolia* posee mecanismos de adaptación que le permiten maximizar la captación del recurso limitante de manera tal que no se afecta la acumulación de materia seca por unidad foliar en condiciones de sombreado. Al respecto, Dias et al. (2007) no encontraron diferencias entre la tasa fotosintética de las hojas de sol y las de sombra de *Lithraea molleoides*, comportamiento que asociaron a los mayores contenidos de clorofila encontrados en las hojas de sombra indicando que éstas empleaban más eficientemente la menor intensidad de radiación que recibían. Entre los mecanismos para maximizar la fotosíntesis se encuentran mayores contenidos de clorofila, bajo punto de compensación de luz y/o una redistribución de los fotoasimilados hacia órganos fotosintetizadores (Taiz y Zeiger, 2006).

El incremento en la asignación de carbohidratos hacia las hojas, conjuntamente con una mayor relación de área foliar se consideran fuertes respuestas de tolerancia a la sombra (Griffith y Sultan, 2005). El mayor número y mayor tamaño de las hojas en la menor intensidad lumínica, así como el hecho de que la acumulación de materia seca foliar no fuese afectada por la irradiancia podría sugerir una redistribución de los fotoasimilados hacia el componente foliar. Los modelos de distribución de carbono sugieren que las plantas pueden optimizar su crecimiento en una gran variedad de ambientes al cambiar la distribución de recursos hacia la producción de tallos y hojas en ambientes con limitaciones lumínicas (McAlpine y Jesson, 2007), tal como sucedió con la especie en estudio.

El área foliar específica fue menor ($P \leq 0,01$) en condiciones de alta intensidad de luz (Cuadro 3). En forma similar, el AFE disminuyó con la luz en *Senecio cruentus* (Yeh y Atherton, 1999), *Adiantum raddianum* (Yeh y Wang, 2000), *Tradescantia pallida* (Paiva et al., 2003) y *Polygonum hydropiper* y *P. persicaria* (Griffith y Sultan, 2005). El incremento del área foliar por unidad de masa seca, en respuesta de adaptación a la condición de sombra, es similar para sombra neutra (reducción del PAR solamente) y para “sombra verde” (reducción del PAR y de la

relación R/RL) (Griffith y Sultan, 2005).

De acuerdo a Buisson y Lee (1993), las hojas que se mantienen en sombra son más delgadas y con mayor AFE que las que se mantienen en condiciones soleadas. En bajas irradiancias, un incremento del área foliar específica representa una ventaja importante, ya que se incrementa la tasa de flujo fotónico fotosintético que se captura por unidad de biomasa foliar.

Aptenia cordifolia mostró diferencias morfológicas que podrían considerarse adaptaciones a los diferentes regímenes de luz evaluados, variabilidad que a juicio de Valladares et al. (2004) es evidencia de una gran plasticidad fenotípica. Algunas especies se adaptan a un amplio rango de ambientes lumínicos mientras que otras están restringidas a un rango relativamente estrecho (Taiz y Zeiger, 2006). Los individuos que son capaces de ocupar distintos hábitats lumínicos lo hacen gracias al ajuste fenotípico de las características fotosintéticas y de crecimiento.

La mayoría de las respuestas de *A. cordifolia* al sombreado coincidieron con la evidencia publicada al respecto. En consideración a lo expresado por Taiz y Zeiger (2006), algunas variables mostraron respuestas dentro del síndrome de evasión a la sombra (alargamiento de peciolo y tallos, disminución de ramificación) y otras respuestas se asemejaron más a la diferenciación entre individuos de sombra y sol (incremento en el tamaño de las hojas, contenidos de clorofila), atribuyéndoseles a ambos grupos la adaptabilidad de la especie a condiciones de baja irradiancia.

La capacidad de ajustarse a la variación en intensidad de luz que mostró *A. cordifolia* sugiere que la misma puede crecer en áreas abiertas o sombreadas, en concordancia con lo señalado por Yeh y Wang (2000) y Barp et al. (2006) para otras especies, y según lo señalado por Lichtenthaler (2003) se podría decir que no es una planta estricta de sol, sino que se encuentra dentro del grupo de especies que presentan un rango amplio de adaptación respondiendo flexiblemente a los cambios por la iluminación.

Desde el punto de vista ornamental el interés es obtener plantas más atractivas y de mayor calidad. La condición de mayor irradiancia favorece notablemente estos aspectos si se considera el número de flores, pero las características de

calidad del follaje, de acuerdo a lo señalado por Middleton (2001), fueron mejores bajo condición de sombra. El ambiente lumínico puede afectar también el manejo hortícola. Bajo sombra las plantas tienden a ser más extensas y con mayor follaje, lo que pudiera representar una menor densidad de plantación y mayor cobertura en menor tiempo, pero a su vez intensifica las labores de mantenimiento. Otro aspecto importante a considerar es que no se presentó mortalidad en ninguno de los ambientes lumínicos en prueba, a pesar que la menor irradiancia representó sólo el 9 % de la intensidad más alta evaluada, lo que sigue, en concordancia con McAlpine y Jesson (2007), una alta tolerancia de la especie a las condiciones de sombreado denso donde no se desarrollan adecuadamente la mayoría de los céspedes ornamentales u otras especies de cobertura y/o ornamentales.

CONCLUSIONES

Aptenia cordifolia mostró variabilidad morfológica que permite su adaptación a las condiciones de irradiancia evaluadas. Se evidenciaron respuestas características tanto del síndrome de evasión, como de adaptadas a la sombra. La longitud y número de ramas, la longitud de entrenudos y pecíolos respondieron evitando la sombra, mientras que el tamaño de la hoja, los contenidos de clorofila y la floración respondieron siguiendo el patrón de adaptación a la baja irradiancia.

Al disminuir la irradiancia aumentó la altura de cobertura mientras que hubo menor emisión de ramas pero éstas fueron más largas y gruesas y con mayor cantidad de nudos más distanciados entre sí. La sombra disminuyó marcadamente la cantidad de flores por planta. La relación clorofila a/clorofila b y la masa seca por hoja no fue afectada por los niveles de luz evaluados.

Las condiciones de reducción en la cantidad de luz afectaron el patrón de crecimiento y desarrollo, tendiendo a favorecer las estructuras vegetativas en detrimento de las reproductivas. Desde el punto de vista ornamental la mayor irradiancia favoreció la floración, pero el follaje presentó características más atractivas cuando la cantidad de luz disminuyó.

Dadas las respuestas a las diferentes irradiancias, el jade florido representa una

alternativa factible para ser usada como cobertura en un amplio rango de variación de este factor.

AGRADECIMIENTO

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humano y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado" por el financiamiento al proyecto AG-26-2007.

LITERATURA CITADA

1. Barp, E., G. Soares, G. Gosmann, A. Machado, C. Vecchi y G. Moreira. 2006. Phenotypic plasticity in *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae): induction and reversion of two morphs by variation in light intensity. *Braz. J. Biol.* 66(3): 853-862.
2. Bossard, C., J. Randall y M. Hoshousky. 2000. *Invasive Plants of California's Wildlands*. Univ. California Press. Berkeley.
3. Brand, M. 1997. Shade influences plant growth, leaf color, and chlorophyll content of *Kalmia latifolia* L. cultivars. *HortScience* 32(2): 206-208.
4. Buisson, D. y D. Lee. 1993. The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. *American Journal of Botany* 80: 947-952.
5. Carvalho, N., Cl. Pelacani, M. de Souza e I. Crepaldí. 2006. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. *R. Árvore* 30(3): 351-357.
6. Christophe, A., B. Moulia y C. Varlet-Grancher. 2006. Quantitative contributions of blue light and PAR to photocontrol of plant morphogenesis in *Trifolium repens* (L.). *Journal of Experimental Botany* 57(10): 2379-2390.
7. Collins, B. y G. Wein. 2000. Stem elongation response to neighbour shade in sprawling and upright *Polygonum* species. *Annals of Botany* 86: 739-744.
8. Dias, J., J. Pimenta, M. Medri, M. Boeger y C.

- De Freitas. 2007. Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). Brazilian Archives of Biology and Technology 50(1): 91-99.
9. Dias-Filho, M. 1999. Physiological responses of two tropical weeds to shade. I. Growth and biomass allocation. Pesq. Agropec. Bras. 34(6):945-952.
 10. Givnish, T. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. Aust. J. Plant Physiol. 15: 63-92.
 11. Givnish, T. 1995. Plant Stems: Biomechanical Adaptation for Energy Capture and Influence on Species Distributions. In: B. Gartner (ed.). Plant Stems: Physiology and Morphology. Academic Press. New York.
 12. Griffith T. y S. Sultan. 2005. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs. green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. New Phytologist 166: 141-148.
 13. Huber, H. y J. Stuefer. 1997. Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? Oecologia 110: 478-486.
 14. Kamoutsis, A., A. Chronopoulou-Sereli y E. Paspatis. 1999. Paclobutrazol affects growth and flower bud production in gardenia under different light regimes. HortScience 34: 674-675.
 15. Keara, F. 2008. Shade avoidance. New Phytologist 179: 930-944.
 16. Kramer, P. y T. Kozlowski. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press. New York.
 17. Lemos-Filho, J. P. de. 2000. Fotoinibição em tres especies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estacao seca e na chuvosa. Rev. Bras. Bot. 23(1): 45-50.
 18. Lichtenthaler, H. 2003. El Estrés y la Medida del Estrés en Plantas. In: Sánchez, Reigosa y Pedrol (eds.). La Ecofisiología Vegetal: Una Ciencia de Síntesis. Thomson-Paraninfo. Madrid. pp. 1-58.
 19. Lichtenthaler, H. y A. Wellburn. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extract in different solvents. Biochemical Society Transactions 603: 591-592.
 20. Lima Junior, E., A. de Alvarenga, E. de Castro, C. Vieira y H. de Oliveira. 2005. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. Ciencia Rural 35(5): 1092-1097.
 21. Martínez, D. y J. Guiamet. 2004. Distortion of the SPAD 502 chlorophyll meter readings by changes in irradiance and leaf water status. Agronomie 24: 41-46.
 22. McAlpine, K. y L. Jesson. 2007. Biomass allocation, shade tolerance and seedling survival of the invasive species *Berberis* (Darwin's barberry). New Zealand Journal of Ecology 31(1): 1-12.
 23. Middleton, L. 2001. Shade-tolerant flowering plants: adaptations and horticultural implications. Acta Horticulturae 552: 95-102.
 24. Munir, M., M. Jamil, J. Baloch y K. Khattak. 2004. Impact of intensity on flowering time and plant quality of *Antirrhinum majus* L. cultivar Chimes White. Journal of Zhejiang University Science 5(4): 400-405.
 25. Nemali, K. y M. Van Iersel. 2004. Acclimation of wax begonia to light intensity: Changes in photosynthesis, respiration, and chlorophyll concentration. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129(5): 745-751.
 26. Paiva, E., R. Isaias, F. Vale y C. Queiroz. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. Purpurea Boom (Commelinaceae) leaves. Brazilian Archives of Biology and Technology 46(4): 617-624.

27. Stancato, G., P. Mazzafera y M. Buckeridge. 2002. Effects of light on the growth of the epiphytic orchid *Cattleya forbesii* Lindl. x *Laelia tenebrosa* Rolfe. *Revista Brasil. Bot.* 25(2): 229-235.
28. Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. *Fisiología Vegetal*. Publicaciones de la Universitat Jaume. Valencia, España.
29. Thompson, W., L. Huang y P. Kriedemann. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Aust. J. of Plant Physiol.* 19: 19-42.
30. Valera, R. 2005. Trasplante y crecimiento en vivero de las palmeras *Coccothrinax barbadensis*, *Roystonea oleracea* y *Sabal mauritiiformis* bajo diferentes irradiancias. Trabajo de grado. Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado". Barquisimeto. Venezuela
31. Valladares, F., I. Aranda y D. Sánchez-Goméz. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. *In: F. Valladares (ed.). Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante*. Ministerio del Medio Ambiente. Madrid. pp. 335-369.
32. Valladares, F., J. Skillman y R. Pearcy. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* 89(8): 1275-1284.
33. Yeh, D. y H. Wang. 2000. Effects of irradiance on growth, net photosynthesis and indoor performance of the shade-adapted plant, maidenhair fern. *J. Hort. Sci. & Biotech.* 75(3): 293-298.
34. Yeh, D. y J. Atherton. 1999. Effects of irradiance on growth and flowering in the shade plant cineraria. *Ann. Appl. Biol.* 134: 329-334.