

Comparación de las respuestas de cuatro cultivares de mora (*Rubus* sp.) a las variaciones del factor luz*

Comparison between four blackberry (*Rubus* sp.) cultivars to light variation

Beatriz Elena Enciso¹ y Clemencia Gómez²

Resumen: El proceso de domesticación sufrido por la mora (*Rubus* sp.) ha hecho que en la actualidad se encuentren cultivos de mora en una variada gama de condiciones ambientales, sin que se hayan adelantado los estudios básicos tendientes a lograr el uso eficiente de los recursos y la preservación del ambiente. El presente estudio se realizó en la colección de mora de CORPOICA, ubicada en la Granja del SENA en Manizales. Para contribuir al avance del conocimiento en esta especie, se compararon algunas de las respuestas fisiológicas de los cultivares de mora 'Guarne', 'San Antonio', 'Sara-3' y 'Pacho-2' ante variaciones en la intensidad lumínica. Se determinó el punto de compensación de luz y se procedió a establecer diferencias en las respuestas de los cuatro materiales estudiados; además, se indagó si los valores de área foliar y contenido de clorofila total sirven como indicadores de respuestas a las condiciones de luz evaluadas. Los resultados obtenidos indican que los cuatro cultivares poseen un punto de compensación de luz diferente y que la fotosíntesis neta presenta variaciones entre los cultivares evaluados, aun cuando éstos se desarrollen bajo las mismas condiciones ambientales generales; así mismo, se estableció que el contenido de clorofila total y el área foliar sirven como indicadores de respuesta a las condiciones evaluadas.

Palabras clave: Fotosíntesis, clorofila, área foliar, radiación, punto de compensación, densidad de flujo de fotones (DFF), clorofila.

Abstract: This paper compares four Colombian blackberry cultivars' (*Rubus* sp.) light compensation points, leaf area, chlorophyll concentration and photosynthetic capacity. Time can be saved and efficiency improved by adapting different cultivars to differing luminosity once these parameters have been determined and established. The four cultivars involved were 'Guarne', 'San Antonio', 'Sara 3' and 'Pacho 2' forming part of Corpoica's blackberry collection at the Sena farm in Manizales. The results revealed that all four cultivars had different light compensation points. They also showed that net photosynthesis varied amongst cultivars, even when grown in the same environmental conditions and that total chlorophyll and leaf area may be used as indicators of response to the conditions being evaluated.

Key words: Photosynthesis, leaf area, radiation, compensation point, photons flow density (PFD), chlorophyll.

Introducción

LA MORA ES UNA DE LAS FRUTAS tradicionales que está en proceso de domesticación, el cual puede facilitarse y acelerarse en la medida en que se avance en el conocimiento

de las relaciones entre diversos grupos genéticamente afines y los diferentes nichos ecológicos potenciales para el cultivo. Dentro de las adaptaciones que presentan las plantas, son de gran importancia las relacionadas con la intensidad lumínica, pues están conectadas con el

Fecha de recepción: 26 de febrero de 2004.
Aceptado para publicación: 27 de mayo de 2004.

* Adaptado del trabajo presentado por la primera autora para optar el Título de Ecóloga. Facultad de Ciencias Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

1 Gimnasio La Montaña. e-mail: beatriz_enciso@hotmail.com

2 Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA), Bogotá. e-mail: cgomez@corpoica.org.co

uso eficiente de la energía: Ésta es indispensable para crecer, desarrollarse y producir. Como establecen Salisbury y Ross (1994), la luz es un factor esencial para el desarrollo y la producción vegetal, y uno de los menos estudiados en nuestro medio. Así mismo, la intensidad lumínica es quizás el factor de mayor variación y juega el papel más prominente en el comportamiento ecofisiológico de las plantas (Ulrich, 1997).

Las respuestas de las plantas a la intensidad lumínica tienen, en principio, dos límites de referencia: el punto de compensación (PCL) y el punto de saturación de luz (PSL). El primero es el nivel de intensidad lumínica en el cual la fotosíntesis, medida como consumo de CO_2 y la respiración, medida como liberación de CO_2 , son iguales. (Ulrich, 1997; Ricklefs y Miller, 2000). Este parámetro varía con las diferentes especies y con las condiciones en las cuales se desarrollan las plantas (Taiz y Zeiger, 1998).

De mayor importancia es sin duda alguna la respuesta fotosintética; pues la fotosíntesis es el punto de encuentro entre el mundo físico y el biológico (Ricklefs y Miller, 2000). De ahí la enorme importancia de la respuesta adaptativa de las plantas a la intensidad lumínica. En la fotosíntesis la energía lumínica proveniente del sol se transforma en energía potencial o química, acumulable en los enlaces covalentes de las moléculas orgánicas. Este mecanismo provee a las plantas de los precursores de macromoléculas y de la energía necesarias para construir sus tejidos, crecer y desarrollarse. La tasa fotosintética varía con la concentración de CO_2 , la intensidad de la radiación solar, la temperatura, la habilidad de la planta para regular la pérdida de agua y la concentración y disponibilidad de nutrimentos.

El metabolismo fotosintético es el proceso fisiológico más importante: de él dependen la productividad primaria y el rendimiento de los cultivos (Zelitch, 1982; Beadle *et al.*, 1985; Boerma y Ashley, 1988; citados por El-Sharkawy *et al.*, 1993).

Cada organismo tiene un rango estrecho de condiciones en las cuales se desarrolla mejor y dentro de ese rango, un punto óptimo, sujeto a la selección natural, que le permite funcionar adecuadamente bajo condiciones ambientales específicas (Ricklefs y Miller, 2000). Las plantas cultivadas están expuestas a una amplia fluctuación de condiciones ambientales como son la luz y la temperatura así como, el suministro de agua y nutrimentos, por lo que han aclimatado, su aparato foto-

sintético, a nivel de la hoja, para ser altamente flexible en estructura y actividad (Loomis y Amthor, 1999).

Para establecer la relación entre la fotosíntesis y la adaptación a las variaciones lumínicas de una especie, es importante conocer la relación de éstas con el contenido total de clorofila. Las hojas de las plantas contienen varios tipos de pigmentos, en especial clorofilas (verdes) y carotenos (amarillos) capaces de absorber la luz y aprovechar su energía. La clorofila absorbe luz roja y violeta y refleja la verde y la azul (Ricklefs y Miller, 2000).

En Colombia se pueden encontrar 44 especies del género *Rubus*, de las cuales 24 están clasificadas y nueve son comestibles. Son originarias de la zona andina, donde crecen en climas frío a frío moderado, la mayor parte de las veces en forma silvestre, con un alto índice de cruzamiento natural y de variabilidad entre plantas (Cadena *et al.*, 1999). Su mayor potencial genético productivo se expresa a altitudes entre 2000 y 2300 m.s.n.m. En este piso térmico es menos afectada por enfermedades, de tal manera que cuando el cultivo se ubica en el piso que le corresponde, es más productivo (Erazo, 1988).

Por las razones expuestas se realizó el presente trabajo con el fin de producir información experimental que permitan identificar algunas respuestas fisiológicas de los diferentes cultivares de mora a variaciones en las condiciones de luz. Esa información podrá orientar una posterior zonificación del cultivo, de manera que puedan asignarse los diferentes clones de mora a los sitios donde las condiciones ambientales les son óptimas, con ahorros tanto en lo ecológico como en lo económico.

Materiales y métodos

Se escogieron al azar cuatro plantas de cada uno de los cuatro cultivares Guarne, San Antonio, Pacho-2 y Sara-3, de la especie *Rubus* de la colección de CORPOICA ubicada en la granja del SENA en Manizales. Estos cultivares tienen características morfoagronómicas diferentes entre sí y son distantes genéticamente, según el dendograma aportado por Cadena *et al.* (sin publicar).

Para obtener el punto de compensación de luz se midió la fotosíntesis en plantas expuestas a diferentes intensidades lumínicas: 25%, 47%, 75% y 100% (plena exposición solar). Las intensidades mencionadas se buscaron interceptando la luz mediante mallas polisombra referenciadas. Las mediciones se hicieron sobre el tercer folíolo

del último trifolio totalmente expandido, de cada planta empleando el equipo medidor de fotosíntesis LI-6200®. Se registraron al mismo tiempo los valores de radiación solar, con un radiómetro Datalogger® L-1000.

Las plantas se cubrieron con la malla polisombra, una hora antes de iniciar la medida de la fotosíntesis. Con los valores de fotosíntesis y de intensidad lumínica se elaboraron las gráficas correspondientes para encontrar el punto de compensación de luz de cada cultivar.

En los mismos trifolios en donde se midió la fotosíntesis, se tomó la concentración de clorofila utilizando el medidor SPAD-502®, el cual mide directamente clorofila total. Realizadas las anteriores medidas se cortó el folíolo empleado para medir su área foliar sobre una hoja de papel milimetrado. Cada valor de área foliar se introdujo al medidor LI-6200® para el cálculo del valor de la fotosíntesis correspondiente al área de cada hoja.

Para evaluar la fotosíntesis a través del tiempo, se midió la tasa fotosintética de las plantas de mora a plena exposición solar a los 15, 45, 60 y 75 días posteriores a una poda de mantenimiento. Con los valores obtenidos se construyeron las gráficas correspondientes a la fotosíntesis a través del tiempo.

Se utilizó un diseño de bloques completamente al azar en arreglo factorial de cuatro por cuatro (cuatro cultivares por cuatro niveles de luz en el primer caso y cuatro cultivares por cuatro muestreos en los otros dos), con cuatro repeticiones. Los datos obtenidos fueron sometidos a análisis de varianza, prueba de Duncan y correlaciones de Pearson, empleando el programa Statistical Analysis System (SAS®) (Hsiu, 1995).

Resultados y discusión

Punto de compensación de luz

Los puntos de compensación de los cuatro cultivares estudiados (Figura 1) se presentan por debajo de los 400 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Dado que estas plantas tienen varios años de estar establecidas en el lugar de estu-

dio, se infiere que se han adaptado progresivamente a las condiciones lumínicas que allí imperan. Así mismo se ha determinado en otras especies como en *Glycine max* y *Alocasia macrorrhiza*, en las cuales la respuesta de asimilación fotosintética de CO_2 está entre 1.000 y 1.500 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y de 250 a 500 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente. De esto se puede concluir que especies como estas parecen estar adaptadas para crecer en un rango particular de densidad de flujo de fotones (DFP). Dentro de este rango cada especie posee la capacidad de aclimatar su aparato fotosintético para crecer bajo un determinado flujo de fotones (Seemann, 1989).

Aun cuando los cuatro cultivares crecen bajo las mismas condiciones ambientales tienen puntos de compensación de luz diferentes. Así, San Antonio y Pacho-2 exhibieron su punto de compensación por debajo de 200 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras Guarne y Sara-3 lo hicieron por encima de este valor. Pettigrew y Meredith (1994) afirman que cuando diferentes genotipos crecen bajo las mismas condiciones ambientales, la información genética de cada uno de ellos influencia sus procesos bioquímicos.

Fotosíntesis

Las variaciones de la tasa fotosintética de cada uno los cultivares a través del tiempo se presentan en las Figu-

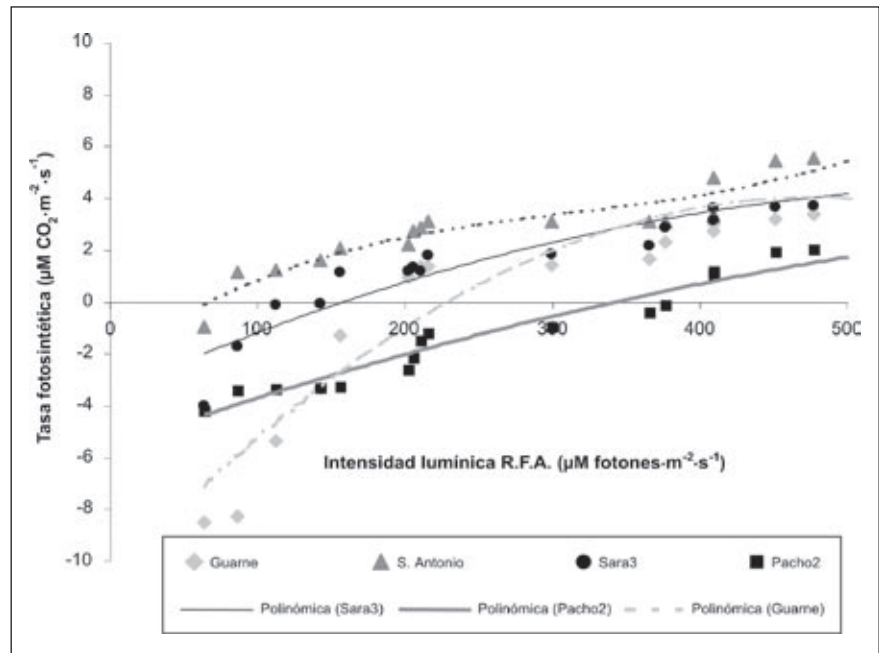


Figura 1. Puntos de compensación de luz para los cuatro cultivares experimentados.

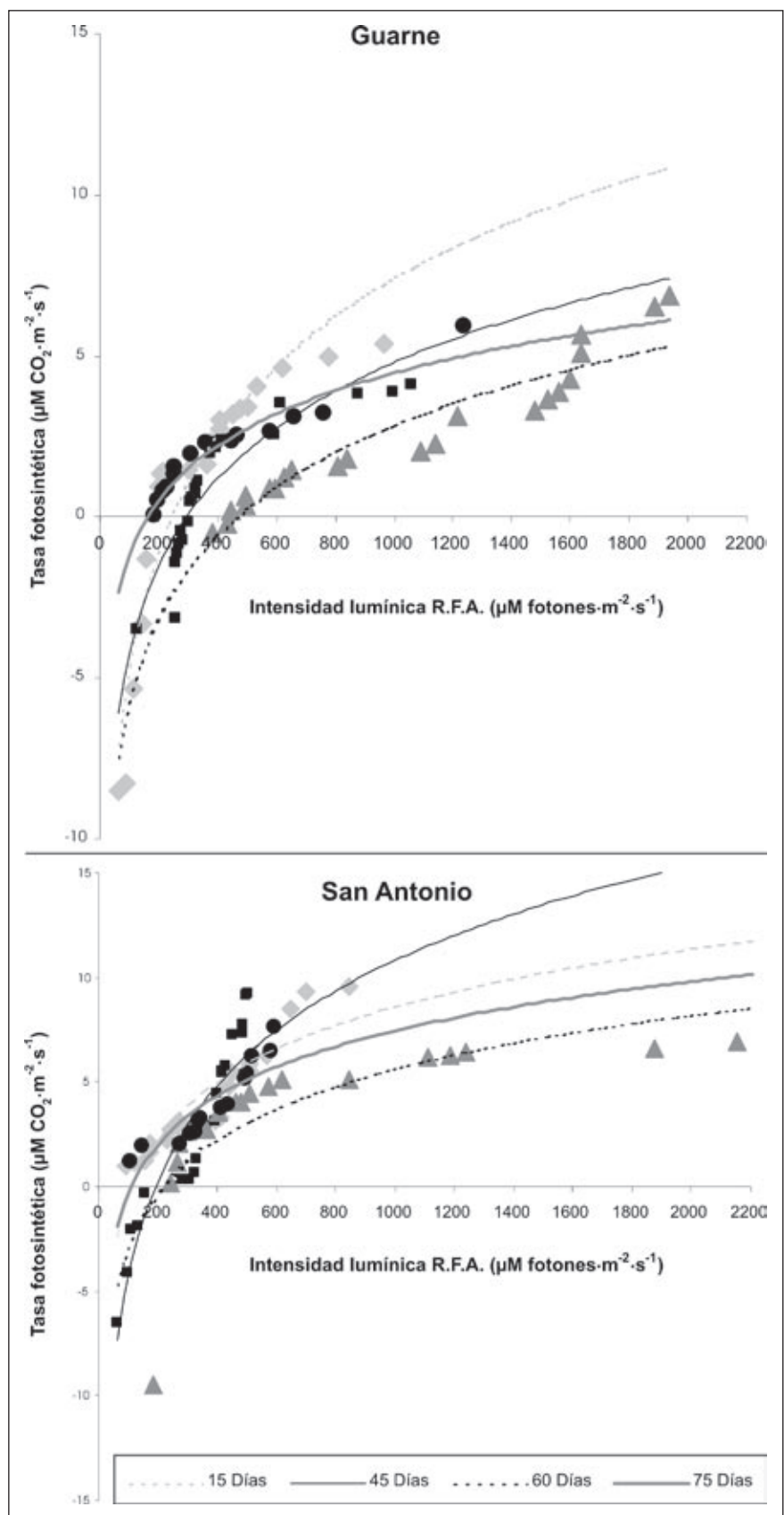


Figura 2. Variación de la fotosíntesis de los cultivares Guarne y San Antonio a través del tiempo.

ras 2 y 3. Para el cultivar Guarne en los muestreos de los 15, 45 y 75 días después de la poda de mantenimiento, se registraron la mayoría de los valores de fotosíntesis dentro un rango lumínico entre 300 y 500 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Durante el muestreo de los 60 días se presentaron radiaciones superiores a 1.500 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ que probablemente desordenaron el comportamiento fisiológico de este cultivar. Esto puede explicarse si se deduce que el cultivar Guarne estaría bien adaptado a condiciones lumínicas entre los 300 y 500 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Para el caso de los valores negativos registrados para este cultivar, es posible que entraran en juego factores ambientales como la poca disponibilidad de agua y la baja humedad, que afectan las tasas fotosintéticas por cierre de estomas. Así lo explican El-Sharkaway *et al.* (1990): las hojas reaccionan directamente a cambios en la humedad del aire. Sus estomas se cierran rápidamente cuando ésta disminuye lo cual restringe la entrada de CO₂ con reducción de la fotosíntesis aparente.

El cultivar San Antonio (Figura 2) mostró un comportamiento más consistente a las variaciones de la radiación, presentándose la mayoría de valores fotosintéticos entre los 250 y los 400 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. En el muestreo de los 60 días se presentó un caso similar al enunciado anteriormente para Guarne.

Durante los muestreos de los 15 y 45 días se registraron valores negativos que pueden deberse a la limitación causada por un factor ambiental adicional a la radiación lumínica (en este caso la disponibilidad de agua). Esta explicación es posible con base en lo afirmado por Peng y Krieg (1991): "... condiciones

ambientales como la irradiancia, la temperatura del aire, la disponibilidad de agua y nutrientes; pueden tener efectos significativos en la tasa fotosintética por hoja medida en un punto particular del tiempo”.

En la Figura 3, Sara-3 registró valores de irradiancia entre 100 y 1800 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ y de fotosíntesis desde $-4,5$ hasta $9 \mu\text{moles CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, lo cual permite deducir que este material necesita condiciones lumínicas muy específicas para su óptimo funcionamiento y no se encuentra bien adaptado a las condiciones ambientales de esta zona. Así lo afirman El-Sharkawy *et al.* (1990): “la capacidad fotosintética de las hojas sólo puede ser completamente expresada en ambientes con condiciones específicas”.

Los valores negativos, al igual que en los anteriores casos, se pueden deber a déficit de otros factores como agua y temperatura. Según lo explican Pettigrew y Meredith (1994) citando a Krieg (1986), la tasa de intercambio de CO_2 por hoja está fuertemente influida por las condiciones ambientales. La disminución de la tasa fotosintética puede deberse también, como en los casos anteriores, a factores químicos como las diferencias en la concentración de la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa (El-Sharkawy *et al.*, 1990 citando a Payul y Yeoh, 1987).

El cultivar Pacho-2 (Figura 3) registró valores entre 10 y 2.000 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, muy concentrados alrededor de los 200 a 400 μmoles . Si se tiene en cuenta que este material exhibe adaptaciones morfológicas tales como hojas pubescentes y muy gruesas, y que a radiaciones superiores a 600 $\mu\text{moles fotones}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ registró valores de fotosíntesis

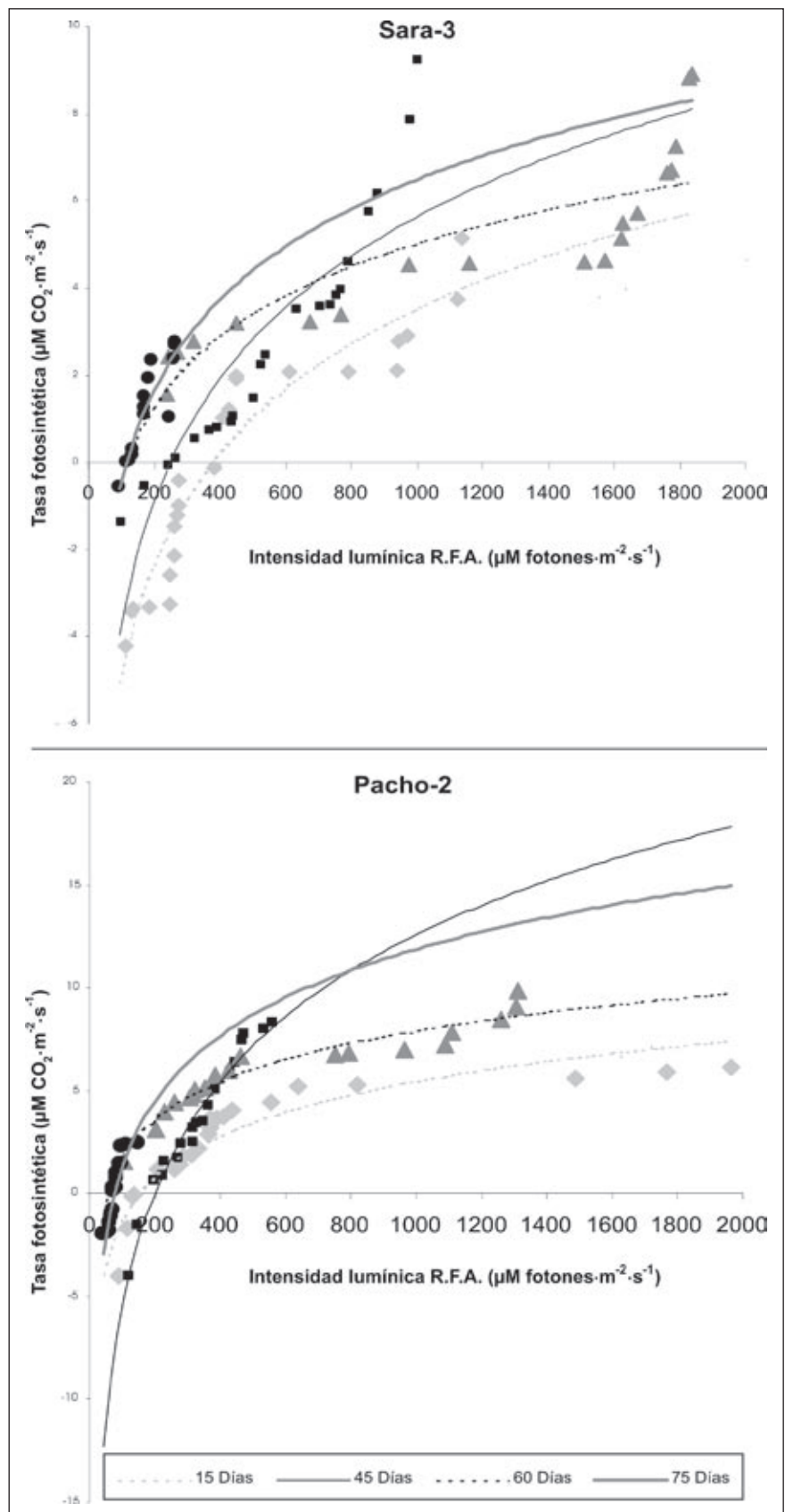


Figura 3. Variación de la fotosíntesis de los cultivares Sara 3 y Pacho 2 a través del tiempo.

por debajo de los 8 $\mu\text{moles CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, se puede inferir que este cultivar se encuentra adaptado a condiciones propias de zonas de mayor altitud.

Este cultivar mostró mayor susceptibilidad a plagas y enfermedades, lo que permite prever que bajo las condiciones actuales apenas si logra sobrevivir. La radiación parece no ser el factor limitante para él. Más bien son otros factores como la disponibilidad de nutrientes y el pH del suelo los que limitan su buen desempeño.

En términos generales las plantas de los cuatro cultivares que estuvieron sometidas a condiciones ambientales similares, presentaron diferencias en la respuesta a la intensidad lumínica en cada uno de los muestreos.

De acuerdo con lo registrado en las gráficas correspondientes a la respuesta fotosintética de cada cultivar, se puede concluir que el mejor adaptado a las condiciones de la granja del SENA, Manizales es San Antonio.

Clorofila

En la Tabla 1 y la Figura 4 se presentan los valores de clorofila de los cuatro cultivares a través del tiempo.

Los valores de clorofila difieren a lo largo del tiempo para cada uno de los cultivares. Sin embargo, San Antonio registró el rango mayor, y Sara-3 y Pacho-2, los menores. Se encontró una alta correlación positiva entre la fotosíntesis de los cultivares y la clorofila, indicando que la clorofila total está estrechamente ligada con los aspectos genético de cada uno de los cultivares, lo que puede ser atribuido a la localización de los cloroplastos en las membranas de los tilacoides. Dado que los componentes del aparato fotosintético se aclimatan a los cambios de luz, podría pensarse que este es el origen de los cambios de clorofila entre los cultivares (Ulrich, 1977).

Tabla 1. Contenido de clorofila ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) total para los cuatro cultivares a través del tiempo.

Cultivar	Días después de la última poda de mantenimiento			
	15 b	45 d	60 c	75 a
Guarne	32.70 c	29.35 c	32.77 c	37.28 c
San Antonio	44.20 a	31.22 a	36.15 a	42.73 a
Sara 3	29.20 c	33.11 c	35.60 c	34.14 c
Pacho 2	36.90 b	31.37 b	33.18 b	33.71 b

Valores seguidos por letras diferentes son significativos a nivel del 5% según la prueba de Duncan.

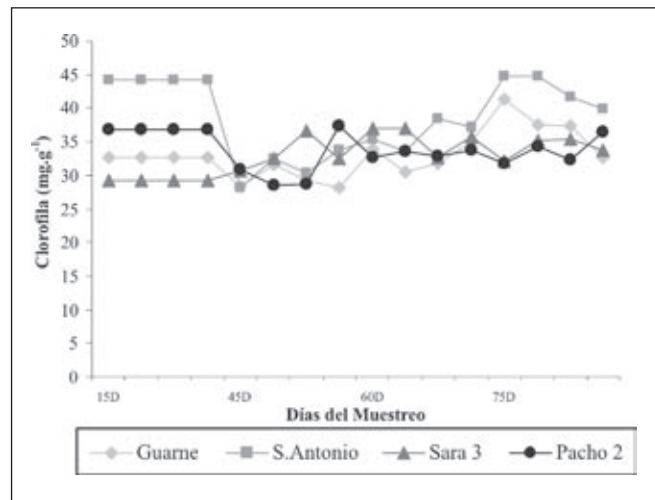


Figura 4. Variación de los contenidos de clorofila total a través del tiempo.

Área foliar

Las variaciones del área foliar para cada uno de los cultivares a través del tiempo se presentan en la Tabla 2. El cultivar Pacho 2, mostró la mayor área foliar respecto a los otros cultivares, bajo condiciones óptimas, la luz y la temperatura son los factores del medio ambiente que influyen directamente sobre las tasas de crecimiento foliar. La intensidad de la luz determina la tasa de fotosíntesis y por consiguiente el suministro de asimilados para la hoja, haciendo variar tanto la cantidad de clorofila por hoja, como la expansión foliar (Arcila y Chaves, 1995); Pacho-2 proviene de zonas de mayor altitud, en donde la radiación es de mayor intensidad y es rica en longitudes de onda corta del espectro visible y del ultravioleta, lo cual pudo haber posibilitado la expansión foliar, como es expuesto por Boardman (1977).

Los resultados encontrados en este trabajo, están acordes con lo expresado por Bazzaz (1996, citado por

Tabla 2. Variación del área foliar (cm^2) de los cuatro cultivares de mora.

Cultivar	Días después de la última poda de mantenimiento			
	15 c	45 c	60 b	75 a
Guarne	5,53 b	4,66 b	8,73 b	11,09 b
San Antonio	8,51 bc	4,72 bc	6,59 bc	12,37 bc
Sara-3	4,4 c	5,94 c	9,53 c	8,99 c
Pacho-2	12,17 a	8,56 a	14,63 a	12,26 a

Valores seguidos por letras diferentes son significativos a nivel del 5% según la prueba de Duncan.

Valladares, 2000) en el sentido de que la evolución de las plantas a diferentes condiciones ambientales, tal como las variaciones en la intensidad lumínica, conduce a dos alternativas: o bien la especialización a una fracción de la heterogeneidad ambiental, o la adaptación generalizada a un amplio rango ambiental.

Por lo tanto, los resultados obtenidos indican que los cuatro cultivares evaluados bajo las condiciones agroecológicas del SENA en Manizales poseen diferentes puntos de compensación de luz; así mismo, los valores de la fotosíntesis a través del tiempo varían entre cultivares: aun cuando éstos crecen bajo las mismas condiciones ambientales generales, los contenidos de clorofila varían entre cultivares y hay diferencias en la forma, tamaño de las hojas y área foliar; ello tiene una influencia directa sobre las tasas fotosintéticas.

Además, cada uno de los cultivares estudiados se adapta a rangos lumínicos particulares, bajo los cuales expresan todo su potencial fotosintético, y que la variación de las condiciones climáticas y ambientales influencia la disponibilidad de la radiación lumínica y de otros factores indispensables para las plantas; ejerciendo un efecto directo sobre la tasa fotosintética y sobre la medición de ésta.

Bibliografía

- Anderson, D.; B. Meyer y R. Bolining. 1966.** Introducción a la fisiología vegetal. Editorial Universitaria de Buenos Aires. pp. 217-234.
- Arcila, J.; B. Chaves, B. 1995.** Desarrollo foliar del café en tres densidades de siembra. Revista CENICAFÉ 46, 1-10.
- Boardman, N. 1977.** Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology 28, 355-377.
- Cadena, J.; N. Rodríguez; G. Franco y C. Góme. 1999.** Caracterización del germoplasma de cultivo de mora (*Rubus glaucus* Benth) mediante el DNA polimórfico aleatoriamente amplificado (RAPD's). Sin publicar.
- El-Sharkawy, M. y J. Cock. 1990.** Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). Experimental Agriculture 26, 325-340.
- El-Sharkawy, M.; J. Cock; J. Lynam; A. Hernández y L. Cadavid. 1990.** Relationships between biomass, root-yield and single-leaf photosynthesis in field-grown cassava. Field Crops Research 25, 183-201.
- El-Sharkawy, M.; S. Tafur y L. Cadavid. 1993.** Photosynthesis of cassava and its relation to crop productivity. Photosynthetica 28(3), 431-438.
- Erazo, B. 1988.** El cultivo de la mora en Colombia. Memorias Primer Curso Nacional de Frutales de Clima Frío. ICA, Medellín. pp. 31-42.
- Hsiu, Y.L. 1995.** PC-program for estimating Huns non parametric stability statistics. Agronomy Journal 87, 888-891.
- Loomis, R. y J. Amthor. 1999.** Yield potential, plant assimilatory capacity and metabolic efficiencies. Crop Science 39, 1584-1596.
- Peng, S. y D. Krieg. 1991.** Single leaf and canopy photosynthesis response to plant age in cotton. Agronomy Journal 83, 704-708.
- Pettigrew, W. y W. Meredith, Jr. 1994.** Leaf gas exchange parameters vary among cotton genotypes. Crop Science 34, 700-705.
- Ricklefs, R.E. y G.L. Miller. 2000.** Ecology. Cuarta edición. Editorial Freeman y Company, USA.
- Salisbury, F. y B. Jensen. 1994.** Botánica. Segunda edición. Editorial Ibero América S.A., México D.F.
- Salisbury, F. y C.W. Ross. 1994.** Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica, México D.F. 759 p.
- Seemann, J. 1989.** Light adaptation/acclimatation of photosynthesis and the regulation of ribulose 1,5-biphosphate carboxylase activity in sun and shade plants. Plant Physiology 91, 379-386.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 1999.** Plant physiology. Segunda edición. Editorial Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts. pp. 227-238.
- Ulrich, L. 1997.** Physiological ecology of tropical plants. Editorial Springer, Berlín. pp. 77-100.
- Valladares, F.; J. Wright; E. Lasso; K. Kitajima y R. Percy. 2000.** Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. Ecology 2(81), 1925-1936.