

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE ESPECIES *Ribes*, NATIVAS E
INTRODUCIDAS, BAJO DOS INTENSIDADES DE LUZ**

LUIS EDUARDO ESPINOZA MELLA

SANTIAGO - CHILE

2018

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE ESPECIES *Ribes*, NATIVAS E
INTRODUCIDAS, BAJO DOS INTENSIDADES DE LUZ**

**MORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION OF NATIVE AND INTRODUCED
Ribes SPECIES, UNDER TWO LIGHT INTENSITIES**

LUIS EDUARDO ESPINOZA MELLA

SANTIAGO, CHILE

2018

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE ESPECIES *Ribes*, NATIVAS E
INTRODUCIDAS, BAJO DOS INTENSIDADES DE LUZ**

Memoria para optar al título profesional de:
Ingeniero Agrónomo.

LUIS EDUARDO ESPINOZA MELLA

PROFESOR GUÍA	CALIFICACIONES
Sra. Loreto Prat Del R. Ingeniero Agrónomo, Mg. Sc. Dra.	6,8
PROFESORES EVALUADORES	
Sr. Gabino Reginato M. Ingeniero Agrónomo, Mg. Sc.	5,3
Sra. Carmen Sáenz H. Químico Farmacéutico, Dra.	6,0

SANTIAGO, CHILE

2018

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo quiero agradecer a la vida por todas las oportunidades y enseñanzas que me ha brindado, por la infinidad de personas que ha puesto en mi camino y porque nunca termina de sorprenderme al pasar el tiempo.

Agradezco a mis padres y hermana por ser el pilar fundamental de mi corta vida; desde pequeño me dieron su amor incondicional y apoyo a pesar de las dificultades que se presentaron en mis años académicos. Me demostraron día a día que se puede ser una gran persona en base al esfuerzo y que en la simplicidad de las cosas yace lo lindo de la vida.

Agradezco a mi familia por ser tan alegres, gozadores del tiempo y la buena mesa, soñadores en este mundo lleno de dificultades, sobre todo a mi tío José (Q.D.E.P), que, a pesar de sus limitaciones físicas, contagiaba a las personas de una alegría incontenible y, en conjunto a mis tíos y primos, volvían una grata comida en una fiesta sin igual.

A mis abuelos, por inculcarme lo bello que es trabajar la tierra, lo que en verdad significa ganarse el pan con el sudor de la frente, pero siempre contentos por retribuir a la tierra aquellos bienes que le brindaron.

Agradezco a mis amigos, por cambiarme como persona; sin ellos no sería lo que soy en estos momentos y lo lejos que he llegado. Por ayudarme desinteresadamente en hacer miles de mediciones, siempre con una sonrisa y una conversación llenadora; estoy seguro que la vida les depara grandes cosas y espero poder estar ahí para verlos.

Por último, agradezco enormemente a mi profesora guía, por su buena disposición y sabiduría, como también a los profesores, por ser personas completamente integrales y con unas ganas desbordantes de enseñar sus bastos conocimientos, sin lugar a dudas forman profesionales con visión holística y concientes al momento de tomar decisiones. Por eso y mucho más estaré eternamente agradecido.

El ser humano, conciente y desbordante de inteligencia, cae en un bucle infinito de desesperanza. Aún así, la naturaleza terca y sabia, le demuestra que se puede vivir en armonía.

'Pimpollo tobiano contemplando aluvión en un campo deforestado tras una intensa sequía'

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Hipótesis	5
Objetivo general.....	5
Objetivos específicos.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS	6
Lugar de estudio.....	6
Materiales.....	6
Material vegetal.....	6
Métodos	7
Evaluaciones	9
Análisis estadístico	10
RESULTADOS	11
Altura de la planta	11
Tasa de crecimiento de altura	11
Largo de brote	12
Tasa de crecimiento del largo de brote	13
Diámetro de brote	14
Tasa de crecimiento del diámetro de brote	15
Espesor de hojas a la sombra	16
Espesor de hojas con exposición directa	16
Tasa de crecimiento en el espesor de hojas con exposición directa	17
Número de hojas	18
Tasa de desarrollo en el número de hojas.....	19
Largo de hoja	20
Tasa de crecimiento del largo de hoja	21
Ancho de hoja	22
Tasa de crecimiento del ancho de hoja	23
Número de ramas	23
Tasa de desarrollo en el número de ramas	24
Área foliar específica (AFE)	25
Índice de clorofila	26
Variables climáticas	27
Análisis de variabilidad	27
Contraste entre las especies.....	30
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIONES	34
BIBLIOGRAFÍA	35

RESUMEN

La zarzaparrilla es un arbusto nativo que crece naturalmente en el sotobosque de la precordillera, donde las condiciones lumínicas y de agua son óptimas para su crecimiento. Produce bayas dispuestas en racimos, con cualidades antioxidantes, que son consumidas principalmente en los mercados locales, sin un mayor conocimiento de sus características. Sin embargo, el aumento considerable de la demanda de “berries”, tanto a nivel nacional como global, ha provocado la introducción de nuevas especies en el territorio nacional, principalmente por su elevado potencial de rendimiento y la facilidad de los manejos de temporada, como, por ejemplo, la poda o la cosecha mecanizada (Palacios, 2009).

Al ser una especie poco conocida, la investigación generada sobre las especies nativas es escasa, por lo tanto, no se ha evaluado su comportamiento bajo distintas intensidades de luz, para tener una idea clara de su desempeño bajo un sistema productivo.

Considerando la adaptación de estas especies a los lugares sombríos, generados por los árboles, puede ser una adecuada especie para cultivar bajo un sistema productivo con escasos niveles de radiación, ya sea en sistemas agroforestales o lugares geográficamente sombríos. Este trabajo tiene como objetivo evaluar el efecto de la radiación incidente sobre las variables morfológicas de especies *Ribes*, nativas e introducidas, con el fin de identificar sus diferencias, adaptaciones y comportamiento en el tiempo.

A fin de evaluar el desempeño de las plantas, se seleccionaron dos especies nativas, *Ribes trilobum* y *Ribes magellanicum*, y dos especies introducidas, *R. nigrum* y *R. rubrum*, las cuales fueron sometidas a dos niveles de transmitancia de luz (20 % y 50 % de luz) otorgada por una malla raschel. Se midieron, en cada especie, variables morfológicas, de crecimiento, desarrollo y fisiológicas a través del tiempo, cada 30 días durante 4 meses.

Los resultados obtenidos demuestran que las especies nativas destacan en casi todas las variables medidas, teniendo un mayor crecimiento y desarrollo al final de la temporada, como también una tasa de crecimiento óptima en condiciones de baja intensidad lumínica. Además, se puede apreciar en estas especies adaptaciones morfológicas, como aumento del espesor y el largo de hoja, con el fin de aprovechar la escasa disponibilidad de luz.

Por otro lado, las especies introducidas tienen un crecimiento que se mantuvo estable durante todo el período de ensayo, tanto en alta como baja intensidad lumínica, posiblemente, producto de la selección y mejoramiento genético al que fueron sometidas.

El estudio evidencia la capacidad y el potencial que tienen las especies nativas para ser utilizadas bajo un sistema productivo con intensidades de luz específicas y apuntar a la selección de plantas que mantengan un crecimiento similar para facilitar las labores en el campo.

Palabras clave: zarzaparrilla, especies nativas, intensidad lumínica, potencial agronómico

ABSTRACT

The native currant is a native shrub that grows naturally in the understory of the foothills, where light and water conditions are optimal for its growth. It produces berries arranged in clusters, with antioxidant qualities, which are consumed mainly in local markets, without a greater knowledge of their characteristics. However, the considerable increase in the demand for berries both nationally and globally has led to the introduction of new species in the national territory, mainly due to their high yield potential and ease management, such as pruning or mechanized harvesting (Palacios, 2009).

Being a little known species, the research generated on native species is scarce, therefore, their behavior under different light intensities has not been evaluated, to have a clear idea of their performance under a productive system.

Considering the adaptation of these species to the shady places generated by trees, it can be an adequate species to cultivate under a productive system with low levels of radiation, either in agroforestry systems or geographically shady places.

The following study aims to evaluate the effect of incident radiation on the morphological variables of native and introduced *Ribes* species in order to identify their differences, adaptations and behaviour over time.

In order to evaluate the performance of the plants, two native species were selected; *Ribes trilobum* and *Ribes magellanicum*; and two introduced species; *R. nigrum* and *R. rubrum*; which were subjected to two levels of light transmittance (20 % and 50 % light) given by a raschel mesh. Morphological, growth, development and physiological variables were measured in each species over time every 30 days for 4 months.

The results obtained show that native species stand out in almost all the variables measured, having a higher growth and development at the end of the season, as well as an optimal growth rate in low light intensity conditions. In addition, morphological adaptations can be seen in these species, such as increased thickness and leaf length, in order to take advantage of the limited availability of light.

On the other hand, introduced species have a growth rate that remains stable throughout the trial period, both in high and low light intensity, possibly as a result of the selection and genetic improvement to which they were subjected.

The study shows the capacity and potential of the native species to be used under a productive system with specific light intensities and aim at the selection of plants that maintain a similar growth to facilitate the work in the field.

Keywords: currant, native species, light intensity, agronomic potential

INTRODUCCIÓN

Chile, geográficamente, es un alargado y extenso territorio que goza de una infinidad de recursos naturales con gran valor agronómico. Además, por efecto de esta particular forma, es beneficiado con una gran variedad de climas y suelos, haciéndolo perfecto para domesticar especies nativas que por miles de años se les han encontrado distintos fines agronómicos (CONAMA, 2008). Últimamente, a nivel mundial, ha aumentado considerablemente la demanda por productos no tradicionales con características intrínsecas saludables, sobre todo especies del género *Ribes*, las cuales cuentan con elevados contenidos de antocianinas en las bayas y ácidos grasos polinsaturados en las semillas (Ruiz et al., 2014), los cuales le dan un alto valor agregado (Arena et al., 2007).

El género *Ribes*, que engloba varias especies, como la zarzaparrilla y parrilla, es un arbusto frutal caducifolio que crece naturalmente a la sombra de bosques, donde obtiene un abastecimiento hídrico constante, bajo una pequeña fracción de radiación incidente. En estas condiciones obtiene muy buenos rendimientos de fruta.

Las especies nativas de zarzaparrilla se encuentran generalmente bajo bosques de *Nothofagus pumilio*, para evitar la alta intensidad lumínica que oscila entre los 800 y 1600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en ciertas épocas del año (Pastenes et al., 2003). Tienen un hábito erecto, alcanzando alturas entre los 0,5 a 4 metros de altura; además presentan racimos con alrededor de 20 flores amarillo-rojizas que van a producir frutos comestibles y de color púrpura (Arena et al., 2007). Por otro lado, las especies introducidas, se caracterizan por alcanzar entre 1 y 1,5 metros de altura; crecen generalmente en lugares con temperaturas inferiores a 30 °C, para mantener un correcto balance hídrico; tiene bayas más pequeñas y flores de un color rojizo (Palacios, 2009).

Existen 150 especies descritas pertenecientes al género *Ribes*, pero sólo 12 especies forman parte del material genético primario del cual se han desarrollado las pocas variedades que hay a nivel nacional e internacional (Correa, 1984). En Chile, a lo menos 15 especies silvestres de *Ribes* han sido reconocidas, las cuales son genéticamente diferentes de las variedades domesticadas (Bañados et al., 2002).

La distribución de las especies nativas dentro del territorio nacional es muy variada, desde Coquimbo (30°50'S) hasta Punta Arenas (55°62'S), lo que da una idea del grado de adaptación de este género. Las especies que se encuentran en mayor densidad son *R. cucullatum* Hook. & Arn. (desde V hasta XII), *R. magellanicum* Poir. (desde RM hasta XII) y *R. trilobum* Meyen. (desde IV hasta VIII), sin embargo, no se ha reportado huertos productivos de estas especies (Bañados et al., 2002).

En cuanto a las especies introducidas, en su mayor proporción, incluyen a la zarzaparrilla negra (*R. nigrum* L), roja (*R. rubrum* L.), blanca (*R. petraeum* Wulf.) y grosellas (*R. grossularia* L) (Mc Leod et al., 2014). Estas especies tienen un óptimo crecimiento en el norte de América y Europa, por sus períodos largos y cálidos de verano e inviernos relativamente húmedos y frescos (Lavín, 1989). En Chile, existen pequeñas producciones entre las regiones Metropolitana y la de Los Lagos, principalmente, con rendimientos promedios cercanos a los 8 t·ha⁻¹ (Mc Leod et al., 2014).

Dado el amplio grado de adaptación que poseen las especies nativas a lugares con poca radiación, podrían ser una excelente alternativa para sistemas agroforestales o, incluso, para ambientes interiores, sobre todo hoy en día en que la acelerada urbanización ha obligado a las personas vivir a en altos edificios, donde las deficientes condiciones lumínicas y de espacio hacen más difícil cultivar plantas (INE, 2008).

Por otro lado, resulta primordial determinar cuál es el efecto que tiene la intensidad lumínica sobre las características morfológicas, ya que es uno de los recursos abióticos más determinantes para cualquier vegetal. Las plantas cuentan con una serie de estrategias para adaptarse a las condiciones de baja luminosidad, como aumentar el área foliar, entrenudos más largos y un mayor coeficiente de reparto de carbohidratos hacia las hojas, para volver más eficiente el aparato fotosintético (Boardman, 1977; Larcher, 2003). Estudios realizados en especies nativas adaptadas a la sombra, como la murta, muestran una disminución en el nivel de clorofila y entrenudos más cortos cuando la intensidad lumínica supera los $900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Patenes et al., 2003). Por lo tanto, cambios en la disponibilidad de luz van a modificar las variables de importancia, como frutal o planta ornamental (Stuefer y Huber, 1998). La zarzaparrilla, como especie frutal, ha sido muy poco estudiada, ya que la mayoría de los programas están centrados en el mejoramiento de especies tradicionales, como el arándano y la vid, en desmedro de los recursos nativos (St-Pierre et al., 2004), a excepción de la murtilla, que fue el primer “berry” nativo en ser domesticado (Aguila y Nahuelhual, 2008).

En base a la información recolectada, resulta primordial conocer las especies nativas de Chile, con el fin de contrastarlas con las especies cultivadas comercialmente, a nivel nacional e internacional. Por ello, es fundamental hacer un seguimiento de la morfología de las especies nativas bajo condiciones lumínicas distintas, ya que cada especie se comportará de forma diferente en función de las condiciones edafoclimáticas del lugar (Sullivan et al., 2002).

Identificar el posible efecto que tiene la luz solar sobre las especies nativas e introducidas entregaría antecedentes sobre el grado de adaptación a condiciones lumínicas específicas, por ser el factor ambiental más determinante para el crecimiento de la planta (Obando y Mc Leod, 2009).

Hipótesis

Las especies nativas de zarzaparrilla presentan una mayor adaptación morfológica que las especies introducidas a las altas y bajas intensidades de luz, lo cual, se traduce en un mayor crecimiento y desarrollo de la planta.

Objetivo general

Evaluar el efecto de dos intensidades de luz sobre variables morfológicas, en especies nativas e introducidas de zarzaparrillas.

Objetivos específicos

1. Analizar el efecto del nivel de radiación solar sobre la arquitectura de la planta y su relación con las variables biométricas.
2. Contrastar las especies nativas e introducidas en función de los cambios provocados por la intensidad de luz, para determinar su grado de adaptación a las condiciones experimentales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugar de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en la Comuna de La Pintana, Región Metropolitana, Chile (33°34' m latitud sur, 70°38' longitud oeste) durante el año 2016 y 2017. Los análisis de tejido vegetal fueron realizados en el Laboratorio de Nutrición Vegetal.

El clima del lugar se caracteriza por ser de tipo templado, mesotermal, estenotérmico, mediterráneo, semiárido. El régimen hídrico mantiene precipitaciones medias anual de 350 mm, dejando un déficit hídrico de 1025,9 mm (Santibáñez y Uribe, 1990). Las temperaturas anuales presentan una máxima de 29,6 °C, en promedio, durante enero, y una mínima promedio de 3,1 °C, en julio (AGRIMED, 2017).

Materiales

Material vegetal

Se evaluaron dos especies nativas y dos especies introducidas de zarzaparrillas, presentadas en el Cuadro 1. Estas plantas se obtuvieron de viveros procedentes de la Región Metropolitana y en la Región de los Ríos, donde fueron recolectadas de su hábitat natural, para luego ser reproducidas en condiciones ambientales controladas.

Posteriormente, las plantas se trasplantaron en maceteros de 30 litros y estuvieron 5 meses creciendo bajo una malla de 50 % de sombra. Al momento de ver un crecimiento sostenido de las plantas, se podaron a una altura uniforme y se ralearon completamente sus frutos para evaluar sólo el crecimiento vegetativo.

Una vez que las plantas se encontraban en similares condiciones iniciales, se seleccionaron plantas de igual altura y se trasladaron a un espacio con las condiciones de luz controladas mediante malla raschel.

Cuadro 1. Especies evaluadas en el ensayo.

Nombre especie	Lugar de origen	Edad
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Región de los Ríos (Nativa)	3 años
<i>Ribes trilobum</i> Meyen.	Región Metropolitana (Nativa)	3 años
<i>Ribes rubrum</i> L.	Europa Occidental (Introducida)	2 años
<i>Ribes nigrum</i> L.	Europa Occidental (Introducida)	2 años

Métodos

Las plantas fueron dispuestas en maceteros de 30 litros, con un sustrato de turba y perlita (1:1), se dejó 30 cm de distancia entre la reja y las plantas para evitar el efecto borde y colocadas bajo dos condiciones lumínicas distintas. En el caso de 50 % de luz, las plantas estuvieron bajo una malla raschel de 50 % sombra, en cambio las plantas con 20 % de luz permanecieron cubiertas por una malla sombreadora que restringe la radiación en un 80 %. No se utilizó un control de 100 % luminosidad porque las plantas no resistían esa intensidad de luz. Se realizaron 5 mediciones con lo cual se pudo conseguir la tasa de crecimiento de cada especie (Cuadro 3), ya que al restar valores de períodos continuos y obtener la tasa de cambio, se logró comparar entre especies con crecimientos iniciales distintos (Cuadro 2). El efecto de la intensidad lumínica se consideró desde el metámero expuesto en las condiciones experimentales y los brotes nuevos que se presentaron, entre el 20 de diciembre del 2016 hasta el 20 de abril del 2017, momento en que las plantas entraron en receso (Cuadro 4).

Cuadro 2. Índices de crecimiento y desarrollo de las plantas (Pérez et al., 2004).

Índice de crecimiento	Simbología	Valor	Unidades
Tasa de crecimiento	TC	TC= (valor T2 – valor T1)	cm·mes ⁻¹
Área foliar específica	AFE	AFE= área foliar·peso seco ⁻¹	cm ² ·mg ⁻¹

En cuanto al riego, el sustrato se mantuvo a capacidad de campo (suelo friable al tacto), evitando la saturación del sustrato con el drenaje de los maceteros. No se realizaron fertilizaciones a lo largo del estudio.

Cuadro 3. Fecha en que se realizaron las mediciones.

Período	Fecha	Tiempo
		días
1	20 diciembre 2016	0
2	20 enero 2017	30
3	20 febrero 2017	60
4	20 marzo 2017	90
5	20 abril 2017	120

El diseño experimental fue un diseño en bloques con estructura de parcelas subdivididas, con 4 repeticiones por tratamiento (Figura 1). Las especies fueron dispuestas en 8 parcelas principales para evaluar el efecto del factor luz (2 niveles); a su vez, dentro de una parcela principal, existieron 4 subparcelas correspondientes al factor especie (4 niveles) y, por último, dentro de la subparcela, que corresponde a una planta, se subdividió en tiempos distintos (5 niveles). El bloque se aplicó por la gradiente de luminosidad del sol que existe a lo largo del día en el lugar de estudio. La unidad experimental estuvo determinada por una planta en un macetero, que abarca alrededor de 0,6 m². El esquema para este diseño de experimento se presenta en la Figura 1 y el modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \chi_k + \delta_{ij} + \phi_{ik} + \gamma_{jk} + \eta_{ijk} + b_l + p_{il} + sp_{jil} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde:

μ = representa la media general de la respuesta; α_i = efecto del i-ésimo nivel del factor asociado a las parcelas principales, β_j = efecto del j-ésimo nivel del factor asociado a las subparcelas dentro de las parcelas principales; χ_k = efecto del k-ésimo nivel del factor asociado a las sub-subparcelas dentro de las subparcelas; δ_{ij} = representa el efecto de la interacción del ij-ésimo tratamiento; ϕ_{ik} = efecto de la interacción del ik-ésimo tratamiento; γ_{jk} = es el efecto de la interacción del jk-ésimo tratamiento; η_{ijk} = efecto de la interacción conjunta de los tres tratamientos; b_l , p_{il} , sp_{jil} , ε_{ijkl} = corresponden a los efectos aleatorios de los bloques, las parcelas dentro de los bloques, las subparcelas dentro de las parcelas y los errores experimentales respectivamente.

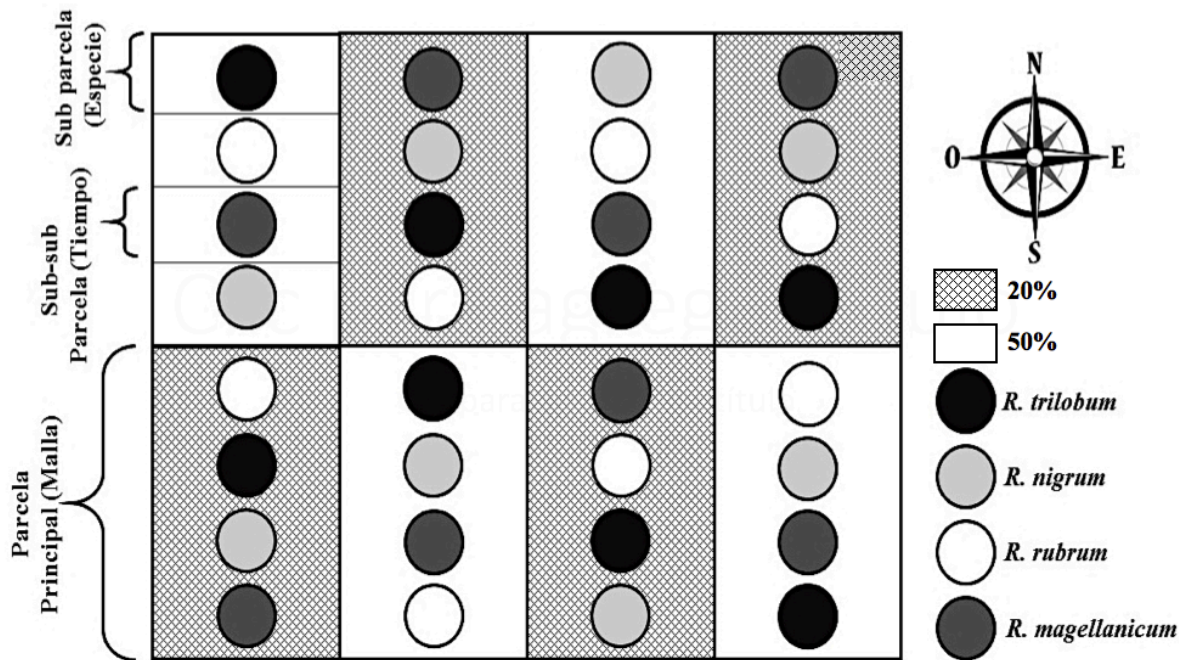


Figura 1. Distribución de los tratamientos dentro del diseño; áreas cuadrículadas con 20 % de luz incidente, áreas blancas con 50 % de intensidad lumínica.

Evaluaciones

Altura de planta. Se determinó la altura de las plantas, desde la base del sustrato hasta el extremo apical, con una cinta métrica. En aquellas plantas que presentaban un crecimiento lateral marcado, se seleccionó el eje con mayor altura dependiendo del período.

Largo de brote. Se midió el largo de brote generado en la temporada con una cinta métrica en el eje principal y se repitió durante todo el período para evaluar su comportamiento.

Diámetro de brote. Esta medición se hizo en el mismo brote seleccionado para evaluar el crecimiento de la planta, con la utilización de un calibrador digital.

Espesor de hoja. Se midió el grosor de tres hojas seleccionadas por tratamiento. Adicionalmente se evaluaron hojas expuestas a la totalidad de la luz (hojas con exposición directa) y en aquellas hojas que sólo pueden interceptar una parte de la luz (hojas de sombra). Se utilizó un calibrador digital evitando las venas y sectores irregulares.

Número de hojas. Se realizó un conteo mensual del número de hojas del brote.

Largo y ancho de hoja. Se evaluó en dos hojas del brote sometido a experimentación con una cinta métrica.

Área foliar. La medición se realizó al final de la temporada, desprendiendo las hojas del arbusto y disponiéndolas en una superficie uniforme y blanca. Luego, se fotografió la superficie para que un software presentara la imagen en blanco y negro. Mediante el conteo de píxeles de la imagen, correspondientes a cada color, se obtuvo el área foliar de cada planta.

Área foliar específica (AFE). Se calculó la razón entre el área y el peso seco (Cuadro 2) de hojas para obtener el área foliar específica. Las hojas fueron pesadas en una balanza para tener el peso fresco; luego se secaron en una estufa a 70 °C, durante 48 horas, hasta alcanzar el peso constante y se determinó su peso seco. A partir de los datos se calculó el AFE (Choong et al., 1992).

Contenido de clorofila. Para vincular el comportamiento de la planta a nivel fisiológico con los niveles de radiación, se utilizó un clorofilómetro (SPAD-502 Plus, Spectrum Technologies, Estados Unidos), que relaciona la intensidad de verde que tiene una hoja con los contenidos de clorofila obtenidos al final del experimento. Se seleccionó las dos primeras hojas completamente extendidas del brote medido, y se realizaron 3 mediciones de SPAD. Se correlacionó la intensidad de verde con el contenido de clorofila de la hoja mediante un espectrofotómetro (Jasco V-630, Japón). Para ello, se seleccionaron 20 hojas de cada tratamiento (especie x luz) con distinta intensidad de verde; luego, a esas hojas se les sacó 3 muestras con un sacabocado y se pesaron junto al tubo Falcon de 10 mL, se molieron en 2 mL de acetona y se depositaron en el tubo hasta llegar a los 5 mL con acetona. Se centrifugaron (Megafuge 15R, Thermo Scientific, Estados Unidos) a 2700xg durante 10 minutos, para separar la clorofila del resto de los componentes, y se determinó el contenido de clorofila de la muestra con el espectrómetro.

Mediciones climáticas. La radiación solar que existía tanto al interior como al exterior de la malla se obtuvo gracias a un ceptómetro de barra (PAR/LAI Ceptometer c110, Decagon Device, Estados Unidos). Esta medición se realizó a mediodía solar, determinando el porcentaje de luz que dejaba pasar la malla.

Se obtuvieron los valores de temperaturas medias de la Estación Meteorológica del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, La Platina, la cual se ubica a 400 m del lugar de experimentación.

Análisis estadístico

Los resultados en campo fueron sometidos a un análisis de varianza (ANDEVA) con un nivel de significancia del 5 % luego de verificar los supuestos del modelo en el software Infostat (Di Rienzo et al., 2007). Al detectar diferencias, se separaron mediante una prueba de Tukey, comparando las medias con un nivel de significancia del 5 %.

Se utilizaron modelos lineales generales y mixtos de Infostat, además, se realizó un análisis multivariado de componentes principales para evaluar la normalidad en las variables.

RESULTADOS

Altura de la planta

Se evidenció interacción significativa de las tres variables, tanto en la altura de las plantas como su tasa de crecimiento ($<0,0001$).

Las alturas de las especies nativas, al final del período de ensayo presentaron valores de 135,4 cm en *R. trilobum* y 152,4 cm en *R. magellanicum*, bajo la malla de 20 % de luz, y de 128,5 y 137,9 cm, respectivamente, bajo malla de 50% de luz (Cuadro 4). Las especies introducidas, en el último período, presentan rangos de altura estadísticamente iguales entre las dos intensidades de luz, es más, las plantas de *R. nigrum* al inicio del ensayo presentaban diferencias significativas de altura, como se muestra en el Cuadro 4, pero, al pasar el tiempo, se estabilizaron hasta presentar alturas similares en todas las plantas sin importar la luz que recibían. Las plantas nativas que crecían bajo la malla de 20 % de luz tuvieron un considerable aumento de altura, siendo más notorio en *R. magellanicum*, que a los 30 días ya presentaba diferencias significativas de altura en comparación a la malla de 50 % de luz. Por otro lado, se puede identificar diferencias considerables entre las especies dentro de cada malla, donde las especies nativas tienen una mayor altura en ambos casos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Altura de distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Luz	Altura				
		0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
		cm				
M1 S1	50 %	93,8 g	101,6 f	109,9 e	118,5 d	128,5 c
M2 S1	20 %	94,6 g	105,6 f	117,1 d	127,4 c	135,4 b
M1 S2	50 %	46,4 k	49,8 k	59,0 j	67,5 i	75,8 h
M2 S2	20 %	41,4 l	53,6 k	60,5 j	67,3 i	73,1 h
M1 S3	50 %	51,8 k	56,8 j	61,0 j	65,2 i	68,3 i
M2 S3	20 %	51,5 k	54,6 k	58,3 j	61,1 j	63,3 i
M1 S4	50 %	106,8 f	113,4 e	121,3 d	129,8 c	137,9 b
M2 S4	20 %	106,0 f	115,9 d	127,1 c	139,5 b	152,4 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p<0,05$)

Tasa de crecimiento de altura

La tasa de crecimiento de altura en las plantas cambió constantemente, dependiendo del intervalo de tiempo (Figura 2). La mayor tasa de crecimiento fue alcanzada por *R. magellanicum* cuando crecía en la intensidad lumínica menor y a los 120 días, que corresponde al lapso de menor radiación de la temporada. *R. trilobum* alcanzó la mayor tasa

de crecimiento también en la baja luminosidad y a los 60 días, cayendo drásticamente a los 90 y 120 días.

Las especies introducidas tienen una menor tasa de crecimiento, sin embargo, se mantuvo casi constante en los distintos intervalos, siendo mayor bajo la malla de 50 % en los primeros períodos de tiempo.

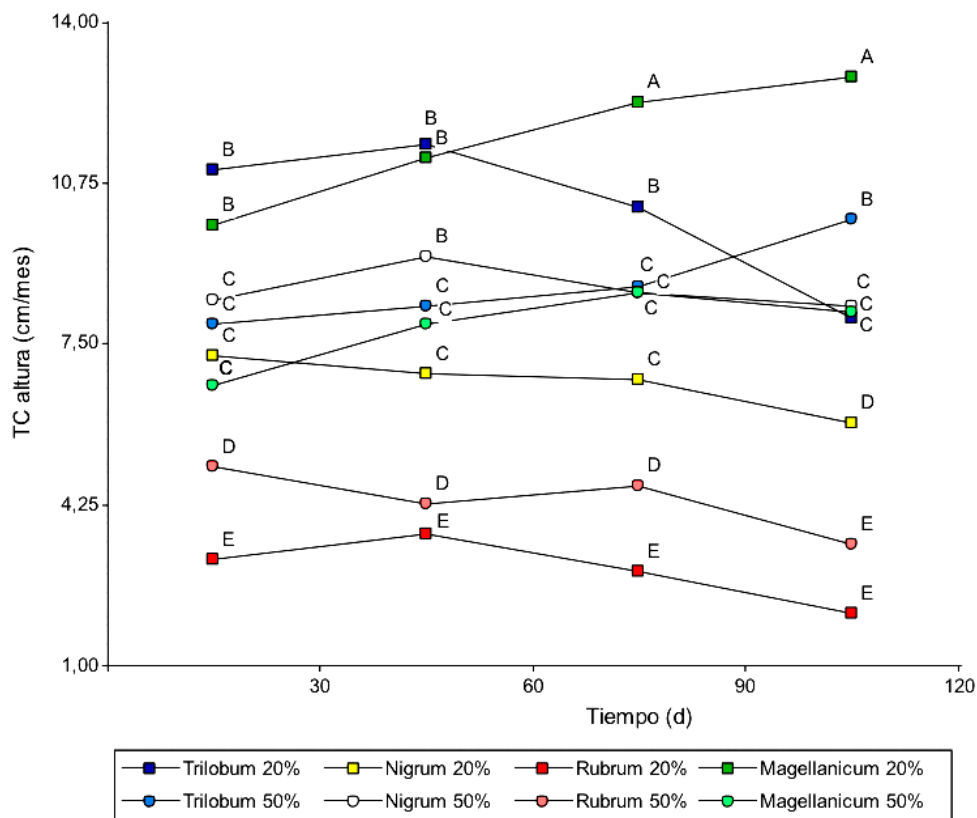


Figura 2. Tasa de crecimiento en la altura de las plantas bajo dos tipos de malla a través del tiempo.

Largo de brote

El largo de brote, arrojó interacción entre la especie, la malla y el período de tiempo (<0,0001); sin embargo, la tasa de crecimiento de los brotes sólo se vio influenciado por la interacción entre especie-tiempo (<0,0001) y especie-malla (0,0001).

La especie *R. trilobum* obtuvo un largo de brote de 20,6 cm con menor radiación, en cambio, la especie introducida *R. nigrum*, presentó un mayor largo de brote, alcanzado los 19,1 cm, en promedio, bajo la malla de 50 % (Cuadro 5).

R. magellanicum registró los mayores valores tanto en la malla de 20 % como en la malla de 50 % de luz, aun cuando al inicio del ensayo era la especie que presentaba el menor largo de brote. *R. rubrum*, al inicio del ensayo, exhibía el mayor valor en las dos condiciones lumínicas, pero, al pasar el tiempo, decayó hasta tener los menores valores al final del ensayo (Cuadro 5). Al igual que la altura, el largo de brote se vio favorecido cuando las especies

nativas crecían bajo la malla de 20 % de luz.

Cuadro 5. Largo de brote de distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Luz	Largo de brote				
		0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
		cm				
M1 S1	50 %	6,3 e	9,2 d	12,5 c	15,6 b	18,3 b
M2 S1	20 %	6,1 e	10,1 d	14,1 b	17,7 b	20,6 a
M1 S2	50 %	6,3 e	9,6 d	12,8 c	16,0 b	19,1 a
M2 S2	20 %	6,5 e	9,5 d	12,1 c	14,6 b	16,1 b
M1 S3	50 %	11,3 c	13,4 c	15,0 b	15,9 b	16,4 b
M2 S3	20 %	11,4 c	12,9 c	14,9 b	15,5 b	16,1 b
M1 S4	50 %	3,9 e	7,4 d	11,4 c	15,5 b	19,6 a
M2 S4	20 %	4,4 e	8,5 d	13,1 c	17,9 b	22,3 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de crecimiento del largo de brote

La tasa de crecimiento de brote fue mayor en *R. magellanicum* tanto a lo largo del tiempo, como en ambas intensidades de luz y con un crecimiento más acelerado bajo la malla de 20% de luz (Figura 3). La especie *trilobum* es la segunda con mayor tasa, sin embargo, decae a medida que pasa el tiempo, por otro lado, al igual que *magellanicum*, su desempeño es mayor bajo la menor intensidad de luz. *R. nigrum* mantiene un crecimiento estable a lo largo del ensayo, con mayor tasa bajo la malla de 50% de luz, muy similar a *trilobum*, pero no así bajo la menor intensidad de luz. *R. rubrum*, desde el comienzo del estudio, presentó menor tasa de crecimiento que las otras especies, la cual, disminuyó notablemente con el tiempo (Figura 4).

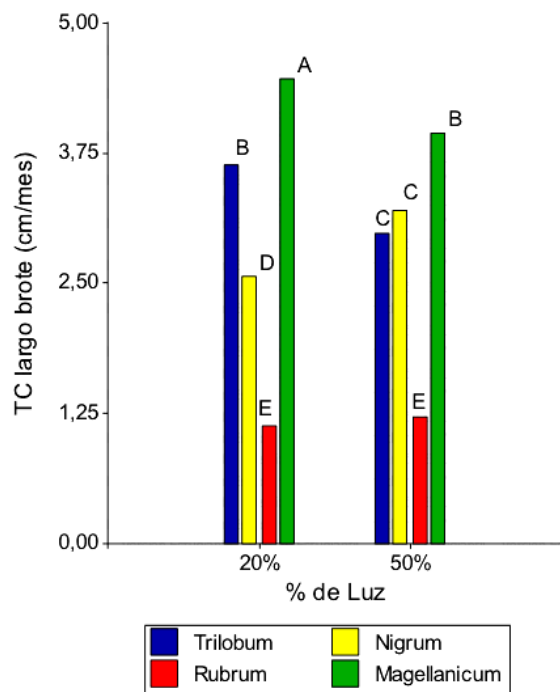


Figura 3. Tasa de crecimiento del largo de brote bajo dos intensidades de luz.

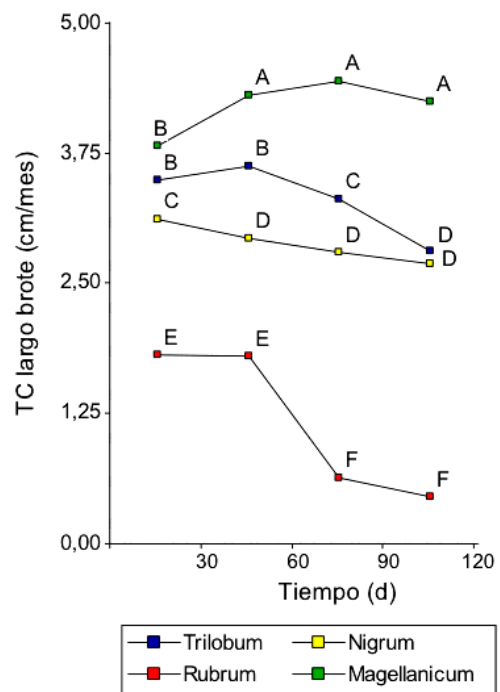


Figura 4. Tasa de crecimiento del largo de brote a lo largo del tiempo.

Diámetro de brote

El diámetro de brote obtuvo sólo interacción significativa entre la especie y el tiempo ($<0,0001$), sin diferencias asociadas a la intensidad lumínica (0,6586). Por otro lado, la tasa de crecimiento del diámetro de brote mostró interacción entre la especie y el período de tiempo (0,0005), sin diferencias significativas asociadas a la luminosidad otorgada por la malla (0,4798).

Los valores presentaron rangos muy variados, desde 0,99 cm en *R. magellanicum*, hasta los 0,61 cm en *R. rubrum*. *R. rubrum* mostró mayor diámetro de brote al inicio del ensayo, pero fue superado por las otras especies, hasta tener el menor valor al final del experimento. Las demás especies presentaron un crecimiento estable a lo largo del tiempo (Cuadro 6).

Cuadro 6. Diámetro de brote de distintas especies a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Diámetro de brote				
	0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
	cm				
S1	0,24 k	0,36 i	0,49 h	0,63 f	0,75 d
S2	0,30 j	0,46 h	0,63 f	0,77 d	0,89 b
S3	0,36 i	0,47 h	0,55 g	0,57 g	0,61 f
S4	0,35 i	0,51 h	0,68 e	0,83 c	0,99 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de crecimiento del diámetro de brote

La tasa de crecimiento en el diámetro de brote destaca por la homogeneidad de las especies nativas a lo largo del tiempo, donde *R. magellanicum* y *R. trilobum* no tienen diferencias significativas en todo el período, como tampoco en las distintas intensidades de luz. Las especies introducidas si tienen diferencias, *R. nigrum* decae su tasa de crecimiento luego de los 60 días y, bajo la malla de 50% de luz, tuvo una mayor tasa, alcanzando a *R. magellanicum*. *R. rubrum* declinó drásticamente su tasa al pasar el tiempo, hasta casi detener su desarrollo, pero no existieron diferencias asociadas a las distintas mallas (Figura 5 y 6).

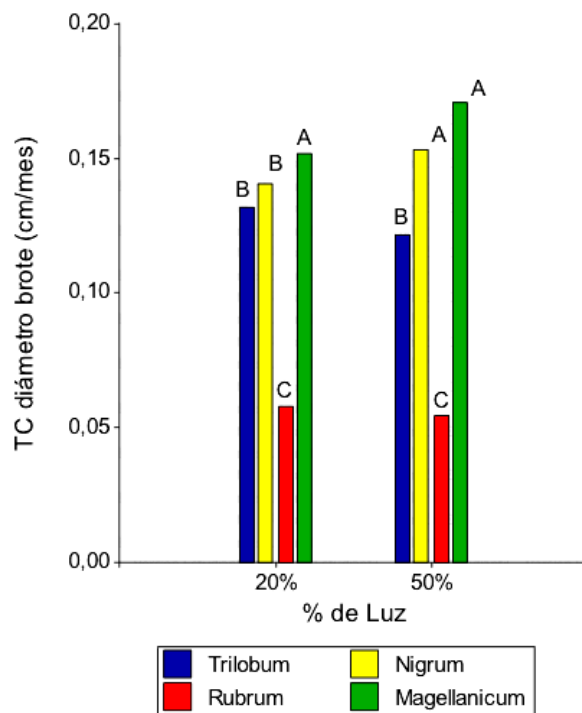


Figura 5. Tasa de crecimiento del diámetro de brote bajo dos intensidades de luz.

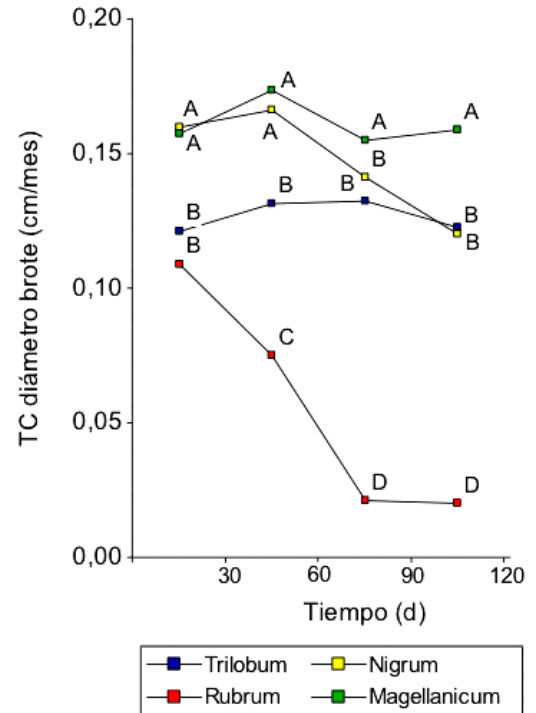


Figura 6. Tasa de crecimiento del diámetro de brote a lo largo del tiempo.

Espesor de hojas a la sombra

El espesor de hoja mostró interacción entre especie y período de tiempo ($<0,0001$), sin un efecto de la interacción entre especie y luz interceptada ($0,5737$), ni diferencias entre las distintas mallas ($0,9492$). La tasa de crecimiento, por su lado, no presentó interacción entre las variables, pero sí diferencias entre las especies ($0,0009$) y el tiempo de medición ($0,0334$). El espesor de hojas de sombra varió entre $0,44$ mm en *R. trilobum* y $0,32$ mm de *R. rubrum*. Se puede apreciar, además, que en general, el espesor de hoja aumenta de forma gradual y sostenida en el tiempo en todas las especies (Cuadro 7).

Cuadro 7. Espesor de hojas a la sombra de distintas especies a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Espesor de hojas a la sombra				
	0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
	mm				
S1	0,39 e	0,40 d	0,42 c	0,43 b	0,44 a
S2	0,37 g	0,38 f	0,39 e	0,41 d	0,42c
S3	0,30 l	0,30 k	0,31 j	0,32 j	0,32 i
S4	0,31 j	0,32 j	0,33 i	0,34 h	0,35 g

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p<0,05$)

Espesor de hojas con exposición directa

En el espesor de hojas con exposición directa se detectó un efecto considerable de la interacción entre especie, malla y tiempo ($<0,0001$). Por su parte la interacción entre especie-tiempo ($0,0216$) influyó en la tasa de crecimiento del espesor, al igual que especie-malla ($0,0071$), pero sin interacción entre especie, malla y tiempo ($0,5098$).

El espesor de hojas bajo exposición directa varía en función de la luz que interceptan (Cuadro 8). Los valores más altos los alcanza *R. trilobum*, $0,56$ mm cuando está bajo la malla de 50 % de luz, con una diferencia notoria en comparación a aquellas que crecían en las condiciones de 20 % de luz que sólo obtenían $0,51$ mm de espesor de hojas. Lo sigue *R. magellanicum*, que también presenta un mayor grosor en las hojas expuestas a alta intensidad de luz, generándose un gran diferencial en comparación a las plantas que crecían bajo la malla de 20 % de luz. En último lugar quedan las especies introducidas, que mantienen sus características en ambas condiciones lumínicas, aun cuando los valores iniciales de espesor de hoja eran estadísticamente distintos, como *R. rubrum*, que al pasar del tiempo se fue estabilizando.

En general las especies introducidas alcanzaron menores valores, siendo *R. rubrum* la menor de la dos.

Cuadro 8. Espesor de hojas con exposición directa en distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Luz	Espesor de hojas con exposición directa				
		0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
		mm				
M1 S1	50 %	0,46 d	0,47 d	0,50 c	0,52 b	0,56 a
M2 S1	20 %	0,46 d	0,47 d	0,48 d	0,49 c	0,51 b
M1 S2	50 %	0,39 f	0,40 e	0,41 e	0,43 d	0,45 d
M2 S2	20 %	0,38 f	0,39 e	0,41 e	0,43 d	0,44 d
M1 S3	50 %	0,33 g	0,33 g	0,35 f	0,35 f	0,36 f
M2 S3	20 %	0,31 h	0,32 h	0,33 g	0,34 g	0,35 f
M1 S4	50 %	0,43 d	0,44 d	0,46 d	0,49 c	0,53 b
M2 S4	20 %	0,41 e	0,42 e	0,43 d	0,45 d	0,47 d

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de crecimiento en el espesor de hojas con exposición directa

R. trilobum y *R. magellanicum* tienen una mayor tasa de crecimiento cuando crecían en alta intensidad lumínica (Figura 7). Las especies introducidas no presentan diferencias en la tasa de crecimiento que dependan de la luz. Existe interacción entre especie y período de tiempo ($< 0,0001$), donde especies se mantienen con tasas de crecimiento iguales a los 30 y 60 días para luego cambiar significativamente. *R. trilobum* es la especie con mayor tasa de crecimiento a los 120 días, que coincide con el tiempo de menor radiación, seguido por *R. magellanicum* que también aumenta su crecimiento en los períodos de menor radiación (Figura 8). Sin embargo, las especies introducidas tienen tasas de crecimiento mayores en tiempos con mayor disponibilidad de luz, siendo *R. rubrum* la especie más sensible a una baja intensidad de luz.

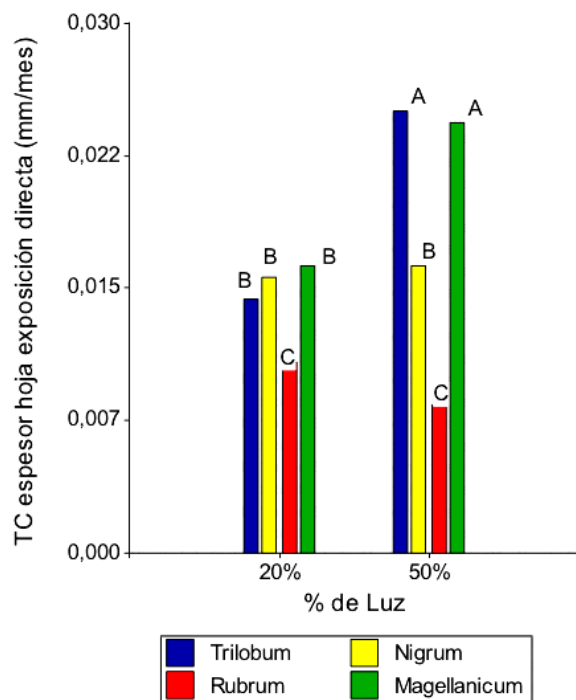


Figura 7. Tasa de crecimiento del espesor de hojas con exposición directa bajo dos intensidades de luz.

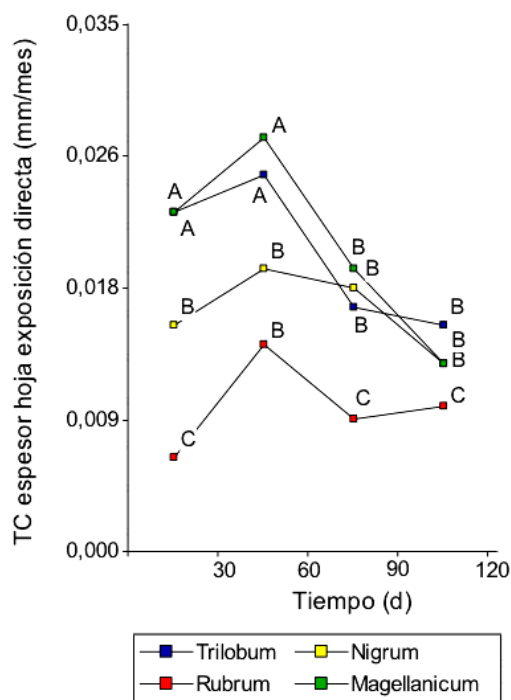


Figura 8. Tasa de crecimiento del espesor de hojas con exposición directa a lo largo del tiempo.

Número de hojas

El número de hojas está influenciado significativamente por la interacción entre las tres variables: especie, malla y tiempo (0,0255). Además, la tasa de desarrollo, a diferencia del número total de hojas del brote, sólo arrojó diferencias estadísticamente significativas con las interacciones especie-malla (0,0015) y especie-tiempo (0,0002).

El número de hojas del brote de la planta tuvo cambios significativos a lo largo del ensayo (Cuadro 9). El mayor número de hojas se obtuvo en *R. trilobum*, sin diferencias por la intensidad de luz, lo cual se repitió en *R. magellanicum*. Por otro lado, a diferencia de las anteriores, las especies introducidas presentaron cambios en el número de hojas entre las intensidades de luz que recibieron las plantas; *R. nigrum* presentó un mayor número de hojas en la alta intensidad de luz y dentro de los intervalos de tiempo 3 y 4. *R. rubrum* fue la especie que tuvo menor producción de hojas y, al igual que otras variables analizadas, con el pasar del tiempo fue estabilizando su valor, aun cuando al inicio del ensayo el número de hojas presentaba diferencias significativas (Cuadro 9).

Cuadro 9. Número de hojas de distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Luz	Número de hojas				
		0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
		hojas				
M1 S1	50 %	15 f	23 d	31 c	38 b	43 a
M2 S1	20 %	16 f	22 d	29 c	35 b	41 a
M1 S2	50 %	6 h	12 g	18 e	23 d	28 c
M2 S2	20 %	6 h	11 g	15 f	19 e	22 d
M1 S3	50 %	11 g	14 f	16 f	16 f	17 f
M2 S3	20 %	9 h	11 g	13 f	14 f	14 f
M1 S4	50 %	8 h	13 f	19 e	24 d	29 c
M2 S4	20 %	9 h	14 f	19 e	23 d	29 c

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de desarrollo en el número de hojas

La mayor tasa de desarrollo fue en *R. trilobum*, con igual tasa en las distintas intensidades de luz, al igual que *R. magellanicum*. *R. nigrum* fue la única especie que modificó su tasa de desarrollo con la luz, siendo mayor en la condición de 50 % de luz. *R. rubrum* fue la especie con menor tasa de aparición de hojas, manteniéndose sin modificaciones en las diferentes intensidades de luz (Figura 9).

Además, como se observa en la Figura 10, el desarrollo de hojas está afectado por la interacción especie y tiempo. La especie con mayor tasa de desarrollo en el período fue *R. trilobum*, pero se genera una caída en el último lapso de tiempo, al igual que *R. magellanicum*. *R. nigrum* inicia su desarrollo de forma estable, pero decae a los 60 días para luego equilibrarse en adelante. Por otro lado, *R. rubrum* presenta una baja constante en el desarrollo de hojas, llegando al punto de detener la tasa al final del período de ensayo (Figura 10).

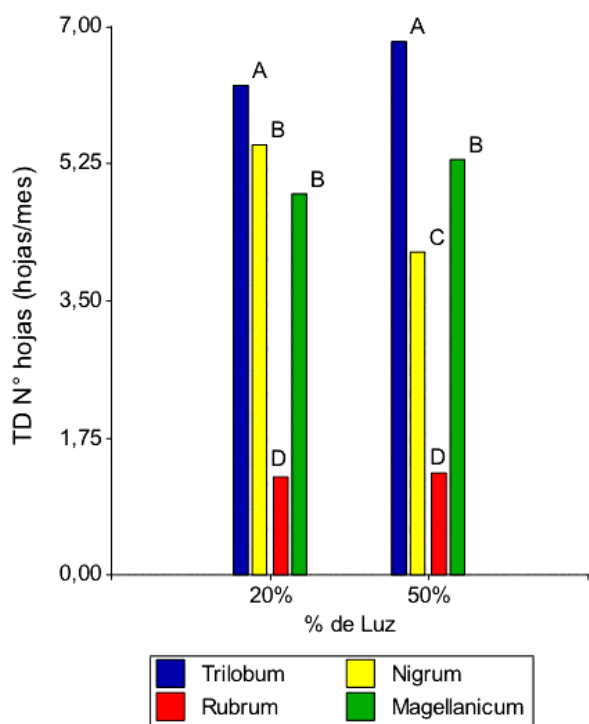


Figura 9. Tasa de desarrollo del N° de hojas en dos intensidades de luz.

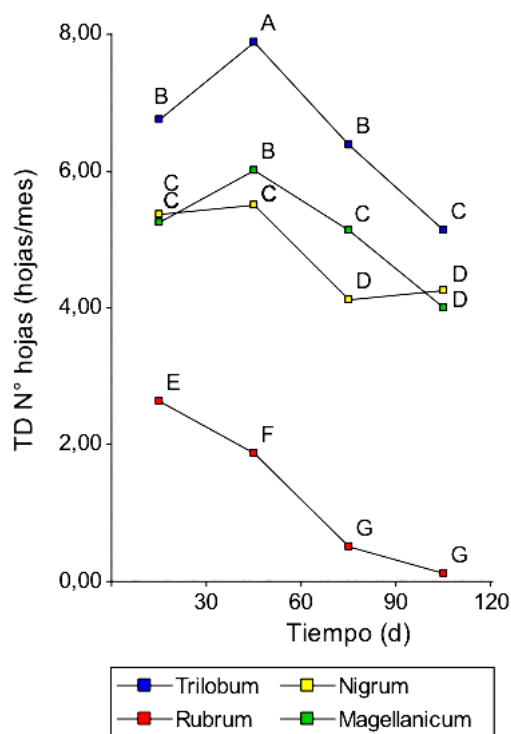


Figura 10. Tasa de desarrollo del N° de hojas a través del tiempo.

Largo de hoja

El largo de hoja muestra una fuerte interacción entre especie, malla y tiempo. En cambio, la tasa de crecimiento tiene un comportamiento totalmente distinto, donde existe sólo un efecto estadísticamente significativo de la interacción especie-malla (0,0003) y especie-tiempo (0,0095).

El largo de hoja presentó valores que difieren en función de la luz; en las especies nativas no parece tener un efecto notorio sobre el largo de las hojas. *R. nigrum* tuvo diferencias en el largo de hoja en función de las condiciones lumínicas en que crecían, favoreciendo esta variable la mayor cantidad de luz; *trilobum* y *rubrum* fueron las especies con menor largo de hoja y la especie introducida no tuvo cambios significativos en todo el período de ensayo (Cuadro 10).

En general, el largo de hoja está influenciada directamente por la especie, siendo mayor en *R. magellanicum*, con 8,7 cm y menor en *R. trilobum*, con 4,03 cm al final del ensayo (Cuadro 10).

Cuadro 10. Largo de hojas de distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Luz	Largo de hojas				
		0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
		cm				
M1 S1	50 %	3,1 j	3,3 i	3,6 h	3,9 g	4,2 g
M2 S1	20 %	3,1 j	3,3 i	3,5 h	3,7 g	3,9 g
M1 S2	50 %	4,2 g	5,3 e	6,2 d	7,1 c	8,0 b
M2 S2	20 %	4,2 g	4,9 f	5,7 e	6,4 d	7,1 c
M1 S3	50 %	3,9 g	4,0 g	4,1 g	4,2 g	4,4 g
M2 S3	20 %	3,8 g	4,0 g	4,1 g	4,2 g	4,3 g
M1 S4	50 %	4,2g	5,3 e	6,5 d	7,6 b	8,7 a
M2 S4	20 %	4,2 g	5,4 e	6,5 d	7,6 b	8,8 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de crecimiento del largo de hoja

La tasa de crecimiento del largo de hojas es muy distinta entre especies, *R. magellanicum* es la especie con mayor tasa de crecimiento, seguido por *R. nigrum*, *R. trilobum* y, en último lugar, *R. rubrum*. Si analizamos las condiciones de luz, la especie *magellanicum*, *trilobum* y *rubrum* no presentan diferencias significativas debidas a ésta, pero sí *R. nigrum*, que crece más en bajas intensidades lumínicas (Figura 11). *R. magellanicum* presentó una mayor tasa de crecimiento en todos los lapsos de tiempo que las demás especies (Figura 12).

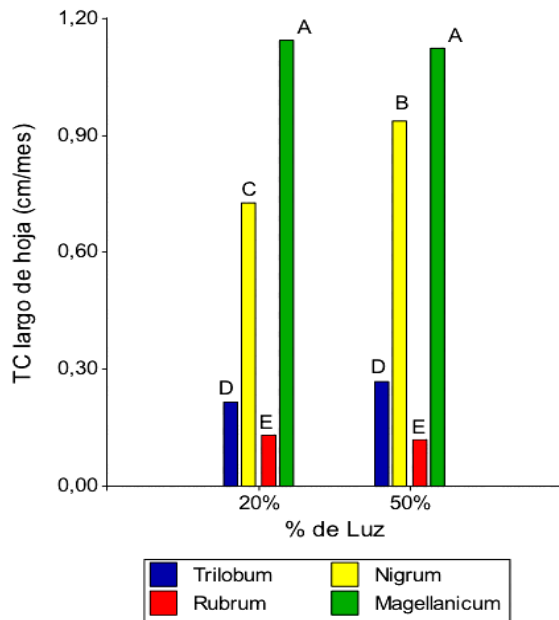


Figura 11. Tasa de crecimiento del largo de hoja bajo dos intensidades de luz.

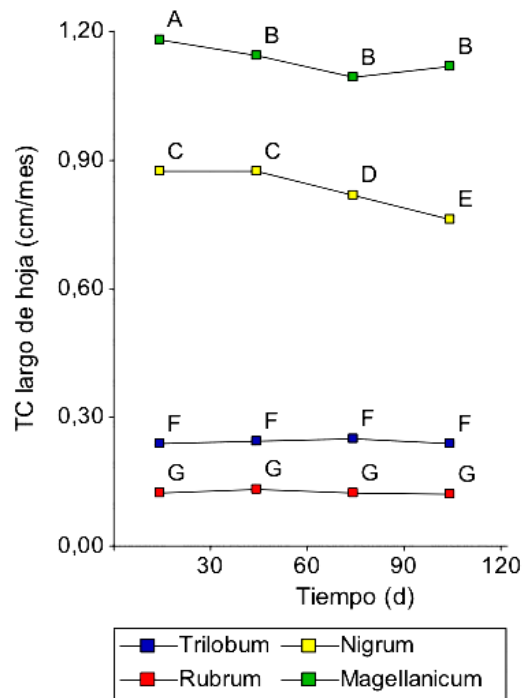


Figura 12. Tasa de crecimiento del largo de hoja a través del tiempo.

Ancho de hoja

El ancho de hoja mostró un efecto estadísticamente significativo al interaccionar especie tiempo ($<0,0001$), sin diferencias debidas a la malla (0,7141). La tasa de crecimiento sólo tuvo cambios significativos a causa de la interacción entre la especie y el tiempo ($<0,0001$). En general, el ancho de hoja es diferente según la especie y aumentó durante el período de ensayo; los valores promedio finales oscilaron entre 9,8 cm de *R. magellanicum* y 4,1 cm de *R. trilobum* (Cuadro 11).

Cuadro 11. Ancho de hoja de distintas especies a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Ancho de hoja				
	0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
			cm		
S1	2,9 m	3,1 l	3,4 k	3,7 j	4,1 i
S2	4,3 i	5,3 e	6,3 d	7,3 c	8,2 b
S3	4,6 h	4,8 g	4,9 f	5,1 f	5,3 e
S4	5,0 f	6,1 d	7,3 c	8,5 b	9,8 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p<0,05$)

Tasa de crecimiento del ancho de hoja

En la Figura 13, *R. magellanicum* y *R. nigrum* mantienen mayores tasas de crecimiento, pero, a diferencia del crecimiento absoluto, el ancho de hoja de *R. trilobum* tiene una mayor tasa de crecimiento que *R. rubrum*. El tiempo también juega un rol importante en el crecimiento de las hojas; *R. magellanicum* crece a una mayor tasa a partir de los 90 días y *R. nigrum*, que tiene una mayor tasa en los primeros periodos de tiempo, decae en el último; *Rubrum* no tiene diferencias significativas en todo el tiempo de experimentación.

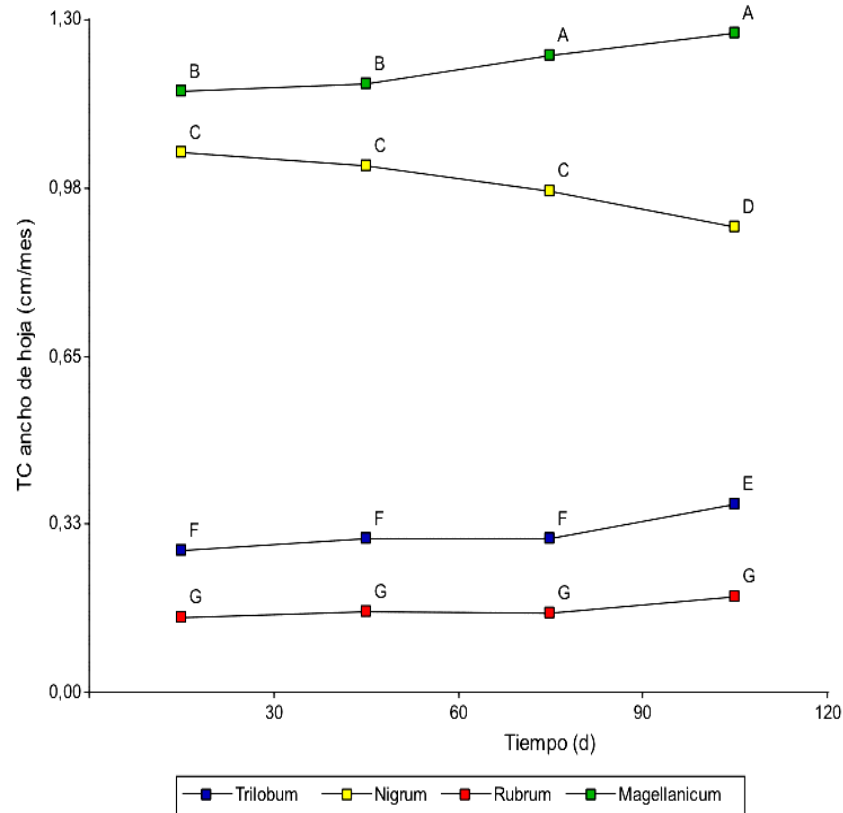


Figura 13. Tasa de crecimiento del ancho de hoja de las especies a través del tiempo.

Número de ramas

No se apreció efecto de la malla ni una interacción con los otros factores. Sin embargo, sí existe un efecto considerable de la especie con el período de tiempo ($<0,0001$). Por otro lado, la tasa de desarrollo de las ramas sólo tiene diferencias significativas asociadas a la especie ($<0,0001$) y al tiempo (0,0074).

El número de ramas osciló entre 7 ramas en *R. trilobum* hasta 2 ramas en *R. rubrum*. Cabe destacar que las especies mantienen un crecimiento continuo a diferencia de *R. rubrum*, que no presenta diferencias significativas en su crecimiento durante todo el período (Cuadro 12).

Cuadro 12. Número de ramas de distintas especies a lo largo del tiempo.

Tratamiento	Número de ramas				
	0 día	30 días	60 días	90 días	120 días
			ramas		
S1	4 e	5 d	6 c	7 b	7 a
S2	2 g	3 f	4 e	5 d	5 c
S3	2 g	2 g	2 g	2 g	2 g
S4	3 g	3 g	3 f	4 e	4 e

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Tasa de desarrollo en el número de ramas

La tasa de desarrollo de las ramas en la planta sigue una tendencia similar, siendo *R. trilobum* y *R. nigrum* las especies que mayor tasa alcanzaron en el período de ensayo, seguidos por *magellanicum* y, por último, *rubrum* (Figura 14). A los 60 y 90 días, todas las especies se desarrollaron a una mayor velocidad, como se muestra en la Figura 15.

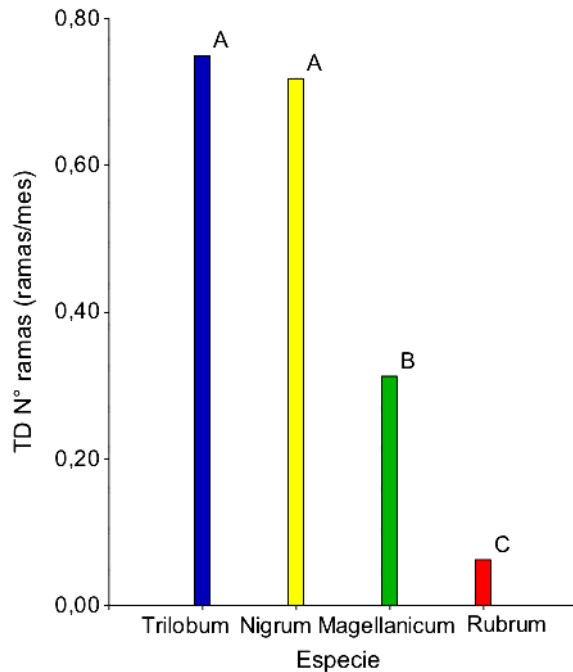


Figura 14. Tasa de desarrollo del N° de ramas en cada especie.

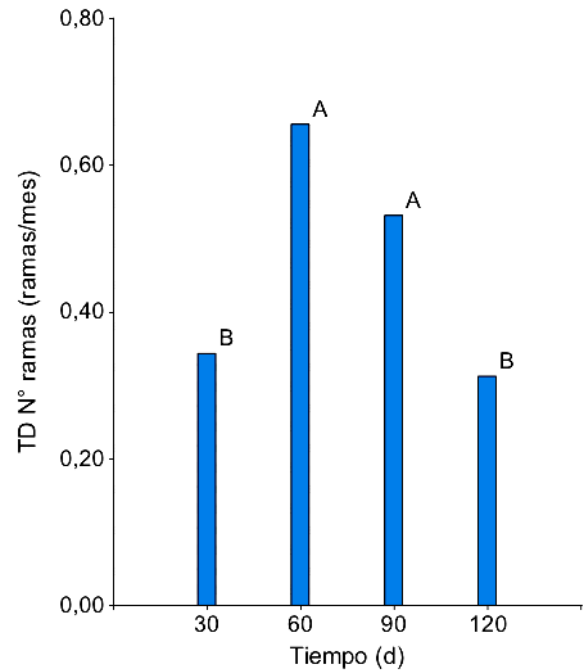


Figura 15. Tasa de desarrollo del N° de ramas a través del tiempo.

Área foliar específica (AFE)

Se puede apreciar que el área foliar y peso seco de hojas tienen diferencias entre la especie ($<0,0001$), pero no entre mallas. Por otro lado, respecto al AFE, se identifican diferencias estadísticamente significativas por la interacción entre la especie y la malla (0,0006).

La AFE está directamente relacionada con el crecimiento de las plantas; se aprecia que no cambia según el nivel de sombra, excepto en *R. magellanicum*, dando un mayor índice cuando las plantas se encontraban bajo la malla de 20 % de luz (Cuadro 13). En general, *R. nigrum* tuvo un mayor AEF y *R. rubrum* fue la única especie que al final del período mermó su crecimiento, por lo tanto, la cantidad de hojas y el peso seco era despreciable como para realizar el análisis.

Cuadro 13. Efecto del factor malla dentro de cada especie sobre el área foliar, peso seco y área foliar específica (AFE).

Tratamiento	Área foliar cm ²	Peso seco mg	AFE cm ² mg ⁻¹
M1 S1	2960 b	37630 a	0,0079 d
M2 S1	3320 a	39680 a	0,0083 d
M1 S2	4150 a	31970 b	0,1298 a
M2 S2	3460 a	28150 b	0,1229 a
M1 S4	2210 b	26980 b	0,0082 c
M2 S4	2680 b	27950 b	0,0959 b

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p<0,05$)

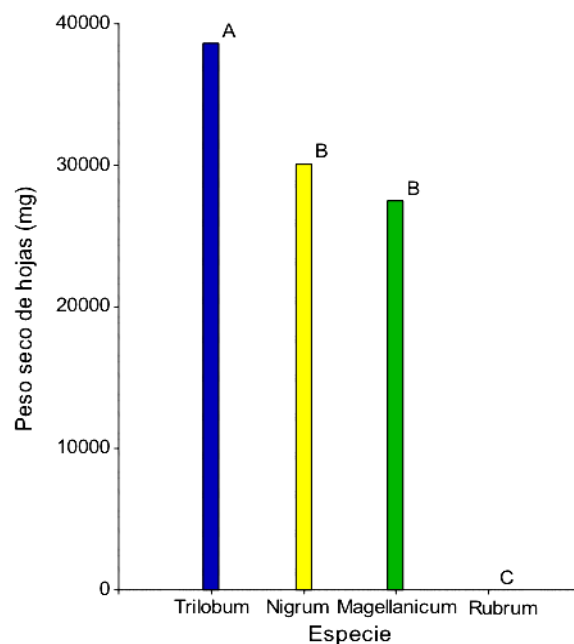
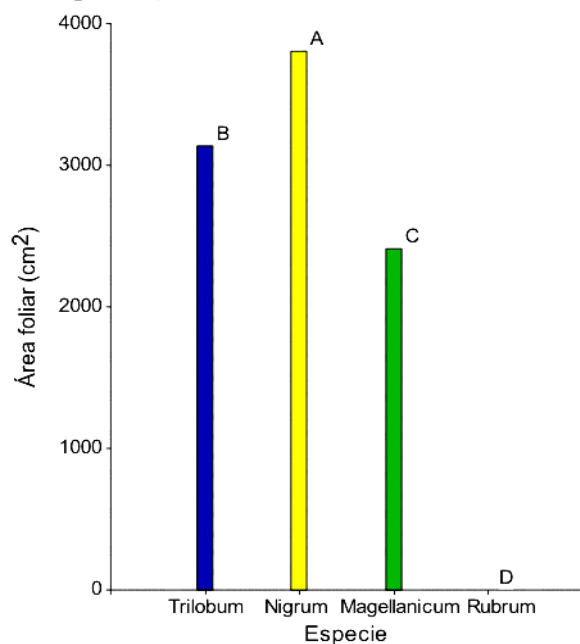


Figura 16. Área foliar de las especies (cm²) Figura 17. Peso seco de las plantas de cada especie

Índice de clorofila

Las mediciones de SPAD se afectaron por la interacción especie y período de tiempo (0,0029), ya que por sí sola la malla, ni sus interacciones, determinan un cambio significativo. Todas las especies obtuvieron un valor similar de SPAD en los distintos períodos de tiempo, excepto *R. magellanicum* que fue la única especie que presentó diferencias estadísticamente significativas en los últimos dos lapsos de tiempo, con valores mayores de SPAD (Cuadro 14).

El contenido de clorofila en las hojas se vio influenciado por la interacción especie y luz (0,0085), donde la relación Chl a/b en plantas nativas, fue mayor cuando crecían bajo una mayor intensidad lumínica, sin embargo, dicha interacción no representó diferencias significativas cuando se analizaron las clorofilas a y b por separado (0,4283 y 0,2670 respectivamente). Además, *R. trilobum* tuvo una mayor producción de carotenoides en las hojas si interceptaba una menor cantidad de luz (Cuadro 15).

Cuadro 14. Índice de clorofila de distintas especies a lo largo del tiempo

Tratamiento	Índice de clorofila			
	0 día	30 días	60 días	90 días
	SPAD			
S1	33,85 b	29,29 b	36,76 b	33,51 b
S2	37,93 b	38,24 b	33,78 b	36,23 b
S3	36,89 b	35,25 b	33,40 b	31,33 b
S4	36,61 b	35,80 b	42,43 a	41,28 a

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Cuadro 15. Contenido de clorofila de distintas especies, creciendo bajo diferentes mallas a lo largo del tiempo (Solarte et al., 2010).

Tratamiento	Contenido de clorofila			
	Clorofila a	Clorofila b	Carotenoides	Chl a/b
	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$			
M1 S1	3,78 b	1,33 b	0,79 b	3,02 b
M2 S1	4,52 a	2,14 a	1,14 a	2,51 c
M1 S2	2,95 b	1,07 b	1,17 a	2,86 b
M2 S2	3,75 b	1,22 b	1,09 a	3,18 b
M1 S4	4,66 a	1,44 b	1,42 a	3,49 a
M2 S4	4,70 a	1,71 a	1,36 a	2,92 b

Promedios con letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba DGC ($p < 0,05$)

Variables climáticas

Los datos climáticos fueron medidos de acuerdo al período de crecimiento de las plantas y se obtuvo la temperatura desde la Estación Meteorológica del Instituto de Investigaciones Agropecuarias La Platina. La radiación PAR incidente del lugar de ensayo bajó gradualmente en cada medición, no así la temperatura, que varió alternadamente, tanto el promedio de la temperatura máxima como la mínima (Cuadro 16).

Cuadro 16. Mediciones climáticas a lo largo del tiempo.

Tiempo	PAR	Temperatura medio día solar	Temperatura max	Temperatura min
d	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	°C	°C	°C
0	1849	30,50	30,50	13,2
30	1796	36,20	30,87	11,9
60	1589	32,20	32,25	13,13
90	1463	22,40	30,18	12,20
120	1041	17,40	25,44	8,71

Análisis de variabilidad

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con las especies y las distintas variables medidas, con el fin de comprender la relación que existe entre ellas (Figura 18). En conjunto, los componentes principales (CP1 y CP2) explicaron un 69,6 % de la variabilidad total; CP1 explicó un 39,8 % y el CP2 un 29,8 %.

Las variables altura, área foliar, espesor de hojas de exposición directa y sombra, número de ramas y número de hojas están altamente relacionadas entre sí, es decir, especies con un alto número de ramas tienen un mayor número y espesor de hojas. Por otro lado, ancho y largo de hoja, SPAD y diámetro de brote se relacionan entre sí, por lo tanto, plantas que presentan un reducido ancho de hoja, también su largo es pequeño y probablemente, el diámetro de brote también. *R. trilobum* se separa completamente de las demás especies y sigue una tendencia mayor hacia las variables número de hojas, número de ramas y espesores de hoja, en cambio, *R. magellanicum* y *R. nigrum*, sobresalen en variables como largo y ancho de hoja, largo y diámetro de brote, y SPAD (Figura 18). *R. rubrum* se comporta totalmente distinto a *R. trilobum*, demostrando su nula preferencia hacia algún grupo de variables.

El efecto de la malla no se aprecia en las variables morfológicas medidas, pues los puntos se distribuyen sin un patrón que pueda hacer una distinción entre los dos tipos de malla (Figura 19). Sin embargo, al relacionar las especies y el período de tiempo se observa una alta distribución de las variables, donde tienen un mayor valor en los lapsos de tiempo finales, exceptuando *R. rubrum* (Figura 20).

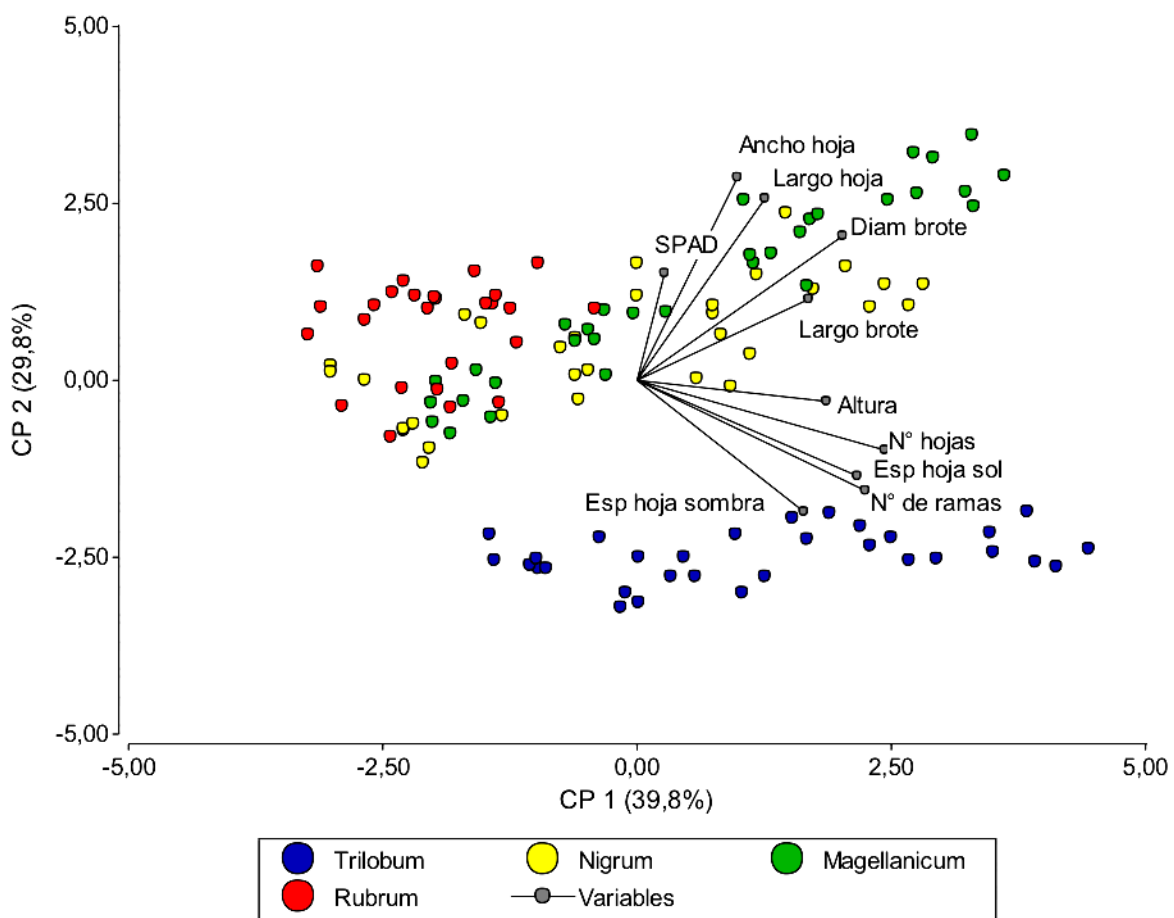


Figura 18. Componentes principales de las variables morfológicas (vectores y puntos grises) clasificadas por especie (puntos de color).

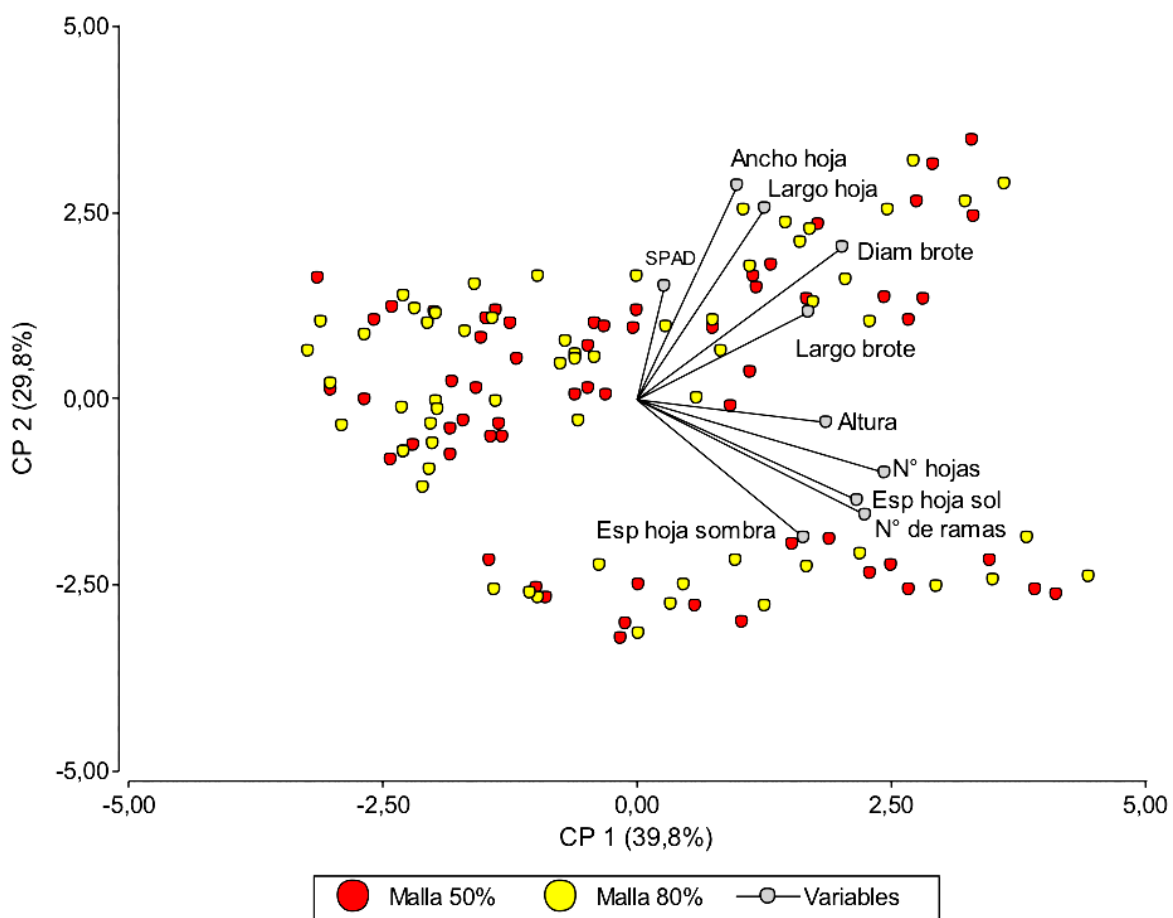


Figura 19. Componentes principales de las variables morfológicas (vectores y puntos grises) clasificadas por malla (puntos de color).

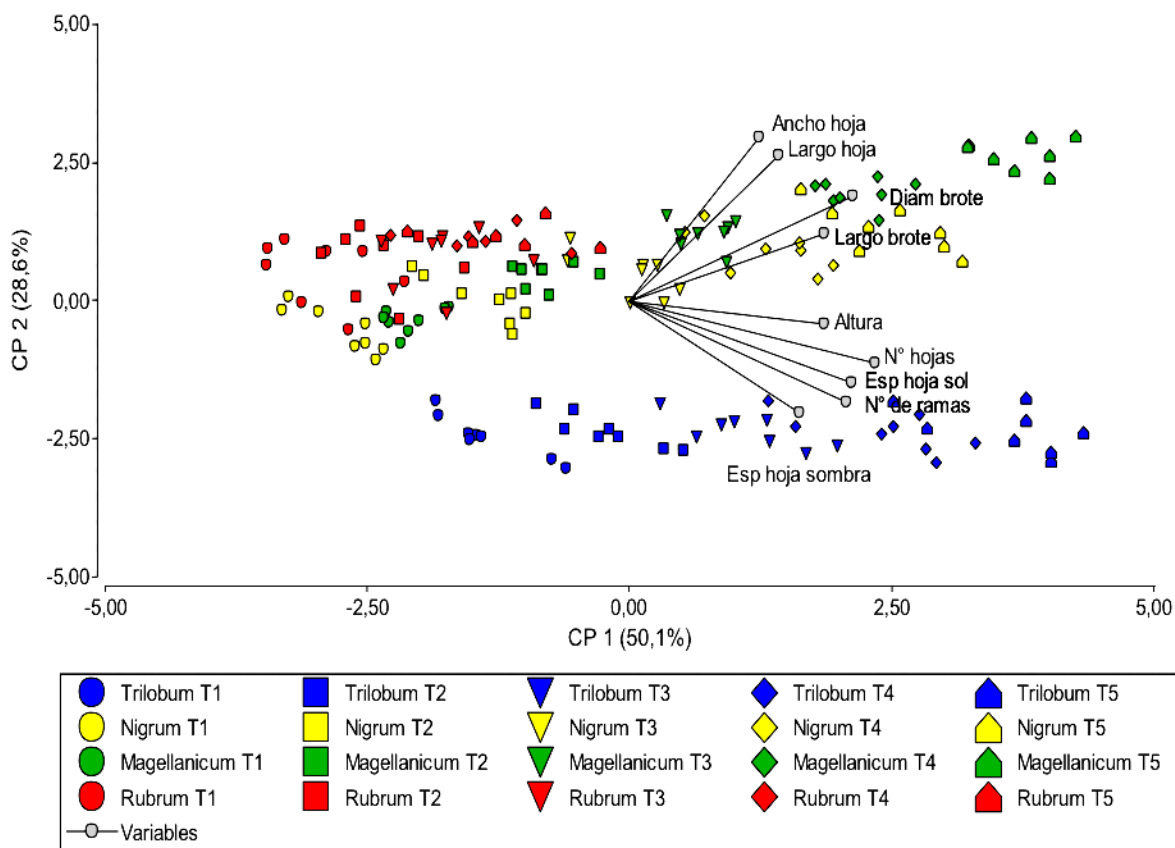


Figura 20. Componentes principales de las variables morfológicas (vectores y puntos grises) clasificadas por especie en cada período de tiempo (puntos de color).

Contraste entre las especies

A través de un gráfico de estrella; que identifica las variables favorecidas en función de la especie; se consigue hacer un contraste entre las especies, como se muestra en la Figura 21. *R. trilobum* mantuvo un equilibrio entre las variables en comparación a las demás especies, pero con valores sobre el promedio en la mayoría de las variables. *R. magellanicum* mantiene valores altos en casi todas las variables, como SPAD, largo y ancho de hoja, pero desmereciendo otras, como largo de brote, número de hojas y espesor de hojas de sombra. Algo similar sucede en *R. nigrum*, que mantiene un equilibrio entre las variables morfológicas, pero con menor altura, largo de brote y número de hojas. *R. rubrum*, como era de esperarse mantiene un crecimiento y desarrollo lento, que impacta directamente en las variables y que destaca únicamente por el largo de brote de las plantas.

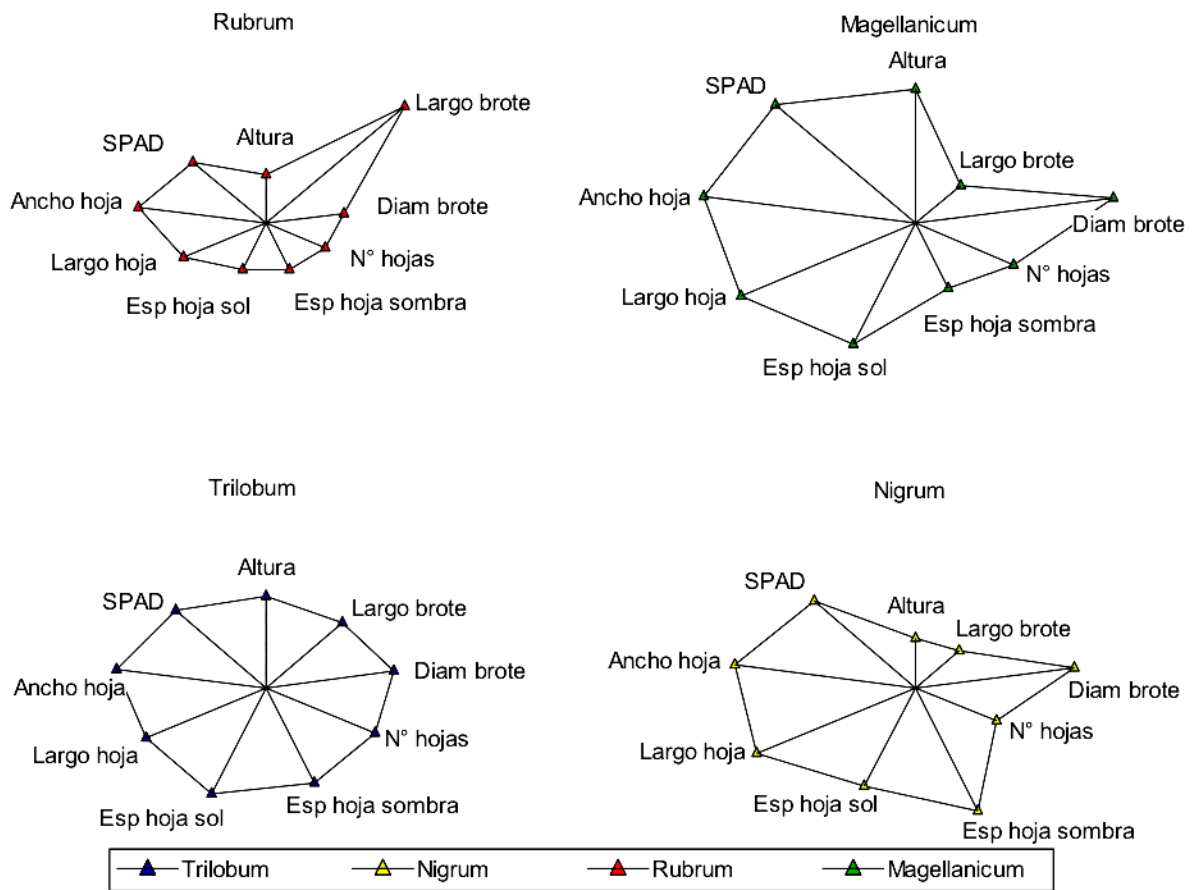


Figura 21. Comportamiento de las variables morfológicas en cada especie.

DISCUSIÓN

Las especies analizadas obtuvieron resultados muy diferentes en todas las variables morfológicas medidas. Las especies nativas son especies que crecen y se desarrollan de mejor forma en las distintas condiciones de luz, sobre todo *Ribes magellanicum* proveniente de la zona sur del país (Arena et al., 2007). Esto sucede ya que toda su evolución como planta consistió en desarrollar un mayor grado de adaptación a las condiciones de baja luminosidad, donde puede manifestar a cabalidad sus características (Sullivan et al., 2002). Las especies nativas se desarrollan óptimamente en condiciones de baja intensidad lumínica, logrando una mayor altura y, a su vez, una tasa de crecimiento y desarrollo mayor en los períodos de menor luminosidad. También visto en árboles de bayberry (*Myrica rubra* Sieb. Et Zucc.), donde la altura de las plantas fue mayor en 50 % de luz incidente, además no se identificaron diferencias significativas cuando la luz era solo 25 % de la radiación PAR, principalmente por su adaptación a la sombra (Guanghui et al., 2016).

Las especies introducidas mantienen un crecimiento estable a lo largo del período de ensayo, como también bajo las dos intensidades de luz otorgadas por las mallas. La altura de las plantas fue menor al final del ensayo, principalmente por el menor tamaño que tenían las plantas al momento de montar el experimento en comparación al tamaño que poseían las especies nativas. Sin embargo, si se analiza y compara la tasa de crecimiento mensual de las especies introducidas, se evidencia también un menor crecimiento, pero más estable en los períodos de tiempo y menos dependiente de las condiciones lumínicas incidentes.

El largo y diámetro de brote no tienen una diferencia tan marcada entre las especies como la altura, pero se puede apreciar un mayor largo de brote en *R. trilobum* bajo la menor intensidad de luz, algo que también ocurre en el ensayo de Greer et al. (2010) con vides (*Vitis vinifera* cv. Semillon), donde las plantas, al tener una menor radiación interceptada, presentaban brotes largos producto de la menor actividad del meristemo apical favoreciendo el crecimiento lateral. Sin embargo, *R. magellanicum* no exhibe diferencias en el largo de brote dependiente de las mallas, esto se puede deber a que *magellanicum* presenta una arquitectura en que predomina el crecimiento apical por sobre el crecimiento lateral, por lo tanto, sólo hay inhibición apical sin favorecer el crecimiento lateral, caso contrario a *trilobum* que tiene una arquitectura que predomina el crecimiento lateral.

La condición de sombra, además, redujo el número de hojas que se desarrollaban en el brote en todas las especies, pero sólo con diferencias significativas en las especies introducidas. Este fenómeno fue visto en *Rhamnus alaternus* y *Myrtus communis*, que disminuían el número de hojas cuando las plantas crecían en condiciones precarias de luz (Millares et al., 2010; Mendes et al. 2001). En muchos otros casos, el desarrollo o aparición de hojas disminuye producto de la reducción en la luz interceptada, que genera una acumulación de temperatura inferior (Rawson y Dunstone, 1986). Además, las especies introducidas mantuvieron un menor número de hojas que las especies nativas, sin embargo, *R. nigrum* compensaba esta diferencia con hojas más largas y anchas, que se traducían finalmente en una mayor área foliar. Algo parecido se evidenció al contrastar especies silvestres y domesticadas de girasol (*Helianthus annuus* L.) y trigo duro (*Triticum durum* L.), donde especies domesticadas en condiciones controladas presentaron rasgos característicos, como un menor

número de hojas, pero un mayor largo de hoja, que desencadenó una mayor área foliar final (Milla y Matesanz, 2017). Este fenómeno puede explicarse por la alometría que sufre la planta a lo largo de su crecimiento, donde *R. nigrum* prioriza un aumento en su área foliar total en desmedro del peso seco y el espesor que tienen sus hojas con el fin de destinar la energía sintetizada a otros órganos (Niklas et al., 2007). Sin embargo, existe una estrecha relación entre la alometría de las hojas con el componente genético y la plasticidad fenológica otorgada por el ambiente, que puede diferir entre especies de una misma familia (Milla et al., 2014).

A pesar del comportamiento expuesto, la planta desarrolla mecanismos que le ayudan a compensar la falta de radiación, como es aumentar el largo de hoja tanto en la sombra como a lo largo del período de prueba, que se tradujo en una mayor área foliar en el caso de *R. trilobum* y una elevada área foliar específica (AFE) en *R. magellanicum*, que ayuda a tener hojas más grandes y una mayor superficie disponible para interceptar luz en las condiciones de baja disponibilidad (Peri et al., 2007), similar a lo que ocurre en arándanos, que además aumentaban su ancho de hoja (Su et al., 2011).

Otro resultado visto en este ensayo es que las plantas presentan espesores de hoja diferentes según la condición en que estén creciendo. Las hojas de exposición directa de las especies nativas presentan diferencias entre los niveles de sombra, donde existe un aumento considerable del espesor de hoja en el ambiente de mayor radiación, también visto en arándanos y kiwi, donde plantas expuestas a condiciones de alta intensidad de luz generaban un mayor número de células del mesofilo que deja ingresar una mayor cantidad de luz al aparato fotosintético (Vogelmann et al., 1996; Su et al., 2011). En cambio, las hojas de sombra no tuvieron diferencias significativas en su espesor que dependieran de los niveles de luz interceptados, principalmente porque, en ambas condiciones, se encontraban cubiertas por hojas, haciendo que la luz interceptada por estas hojas de sombra fuera casi igual en ambas mallas.

El contenido de clorofila en las hojas de *R. magellanicum* aumentó progresivamente en el tiempo, siendo mayor en los intervalos de menor radiación (Cuadro 12), además la relación Chl a/b fue menor, eso quiere decir que hubo menor producción de clorofila a, que es el pigmento que mayor relación tiene con las reacciones fotosintéticas (Patrick y Norbert, 1999). Este fenómeno también se evidenció en árboles de bayberry, que a pesar de aumentar el nivel de clorofila total existe una relación Chl a/b menor cuando las plantas crecían en 25 % y 50 % de sombra (Guanghui et al., 2016). El aumento de la clorofila b podría significar una mayor eficiencia en la absorción de energía que tiene disponible (Schmid et al., 2001), jugando un rol importante en especies que crecen naturalmente en ambientes de poca luminosidad.

El área foliar de las plantas no se ve afectado por el nivel de sombra, sin embargo, si lo relacionamos con su peso seco podemos notar diferencias significativas entre las distintas mallas, donde las plantas que interceptaban una menor cantidad de luz producían una mayor área foliar por unidad de peso, es decir, las plantas generaban hojas más grandes, pero más delgadas, con el fin de tener una mejor penetración de energía en los cloroplastos (Evans, 1999) y, a su vez, tener un AFE menor se traduce en hojas más gruesas para poder distribuir la luz de forma más profunda en el mesofilo (Terashima y Hikosaka, 1995).

CONCLUSIONES

Según los resultados obtenidos en el estudio se puede concluir:

El aumento del nivel de sombra y el pasar del tiempo impacta de distinta forma en las especies, esto se debe a la marcada interacción entre genotipo y ambiente.

Las especies nativas, en general, crecían y se desarrollaban de manera más acelerada en ambas condiciones de luz.

Las especies nativas potenciaban caracteres que las ayudaban a mejorar la eficiencia en el uso de la luz interceptada cuando la reducción de luz alcanzaba el 20 %.

Las especies introducidas se desarrollaron óptimamente con una sombra de 50 %, donde *R. nigrum*, mantuvo tasas de crecimiento similares a las especies nativas, por otro lado, *R. rubrum*, no tuvo una gran adaptación al lugar en que crecían.

Las especies introducidas tienen un desempeño equilibrado en ambas condiciones de luz, a pesar de ser plantas genéticamente pequeñas y con requerimientos climáticos distintos.

Las especies nativas tienen un gran potencial para crecer en lugares empobrecidos de luz, cumpliendo con la hipótesis del estudio, sin embargo, es fundamental determinar el desempeño productivo, la calidad de fruta, y los manejos del árbol para categorizarlas como especies de interés agronómico.

BIBLIOGRAFÍA

AGRIMED. 2017. Atlas agroclimático de Chile: regiones de Valparaíso, Metropolitana, O'Higgins y Maule. Santiago de Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. Esc. 1: 1.200.000. 102p. Color.

Aguila, C. y L. Nahuelhual. 2008. Cultivo de murtila (*Ugni molinae* Turcz.) como alternativa de diversificación productiva para la agricultura familiar campesina de la cordillera de la costa. *Agro Sur*, 36(3): 158-167.

Arena, M.; E. Bernini and G. Vater. 2007. Growth and fruiting of *Ribes magellanicum* in Tierra del Fuego, Argentina. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 35(1): 61-67.

Bañados, M.; C. Hojas; C. Patillo and J. González. 2002. Geographical distribution of native Ribes species present in the herbarium of Chile. *Acta Horticulturae*, 585(1): 103-106.

Boardman, N. 1997. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Plant Physiology*, 28: 355-377.

Choong, M.; P. Lucas, J. Ong; B. Pereira; H. Tan and Y. Turner. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, 122: 597-610.

CONAMA. 2008. Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos. 2ª ed. Santiago, Chile: Ocho Libros Editores. 639p.

Correa, M. 1984. Grossulariaceae in: Flora Patagónica. Parte IV-B. Argentina: Instituto Nacional de Tecnología: 19-26.

Di Rienzo, J. F. Casanoves; M. Balzarini; L. Gonzalez; M. Tablada y C. Robledo. 2008. Infostat, versión 2008. Córdoba, Argentina: FCA, Universidad Nacional de Córdoba: 336p.

Evans, J. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplast. *New Phytologist*, 143: 93-104.

García, P.; S. Cabrera; A. Pérez; R. Silva; R. Álvarez; C. Marín et al. 2009. Estabilidad del rendimiento y potencial agronómico de cultivares de maíz de endospermo normal y QPM en zonas agroecológicas de Venezuela. *Agronomía Trop*, 59(4): 433-443.

Greer, D.; C. Weston and M. Weedon. 2010. Shoot architecture, growth and development dynamics of *Vitis vinifera* cv. Semillon vines grown in an irrigated vineyard with and without shade covering. *Functional Plant Biology*, 37(11): 1061-1070.

Guanghui, Z.; G. Yanping; X. Jianxu; H. Meijun; Z. Jie and W. Zhenwang. 2016. Partial shade optimizes photosynthesis and growth in bayberry (*Myrica rubra*) trees. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 58(3): 203-211.

INE. 2008. Chile hacia el 2050, proyecciones de población. 1a ed. Santiago, Chile: Departamento de Demografía. 32p.

Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology. 4ª ed. Berlín, Alemania: Springer-Verlag. 489p.

Lavín, A. 1989. Evaluación de especies frutales en la zona de Cauquenes. IV. Zarpaparrillas (*Ribes rubrum* L. and *Ribes nigrum* L.). Santiago, Chile: INIA. 180p.

Mc Leod, C.; M. Pino; A. Ojeda; J. Hirzel; P. Estay; R. Ferreyra et al. 2014. Aspectos relevantes de la producción de zarzaparrilla roja (*Ribes rubrum*) bajo túnel. (Bol. N°286), Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Punta Arenas, Chile: INIA. 162p.

Mendes, M.; L. Gazarine and M. Rodrigues. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 45: 165-178.

Milla, R. and S. Matesanz. 2017. Growing larger with domestication: a matter of physiology, morphology or allocation?. *Plant Biology*, 19(2017): 475-483.

Milla, R.; J. Morente; M. Alonso; N. Martín and S. Chapin. 2014. Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society*, 281(1793): 20141429.

Miralles, J.; J. Martínez; J. Franco and S. Banón. 2010. Rhamnus alaternus growth under four simulated shade environments: Morphological, anatomical and physiological responses. *Scientia Horticulturae*, 127: 562-570.

Niklas, K.; E. Cobb; Ü. Niinemets; P. Reich; A. Sellin; B. Shipley et al. 2007. “Diminishing returns” in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 21(104): 8891-8896.

Obando, N. y C. Mc Leod. 2009. Establecimiento y mantención de huertos de zarzaparrilla y grosellas para Magallanes. (Bol. N°201), Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Punta Arenas, Chile: INIA. 55p.

Palacios, I. 2009. Propagación vegetativa de la zarzaparrilla roja (*Ribes rubrum* L.) en la Región de Magallanes. Punta Arenas, Chile: Universidad de Magallanes. 52p.

Pastenes, C.; E. Santa-María; R. Infante and N. Franck. 2003. Domestication of the Chilean guava (*Ugni molinae* Turcz.), a forest understory shrub, must consider light intensity. *Scientia Horticulturae*, 98: 71-84.

Patrick, F. and E. Norbert. 1999. Chlorophyll b to chlorophyll a conversion precedes chlorophyll degradation in *Hordeum vulgare* L. *Biological Chemistry*, 247(31): 21811-21816.

Pérez, J.; E. García; J. Enríquez; A. Quero; J. Pérez and A. Hernández. 2004. A growth analysis, specific leaf area and leaf nitrogen concentration in “mulato” grass (*Brachiaria* híbrido, cv.). *Técnica Pecuaria en México*, 42(3): 447-458.

Peri, P.; D. Moot; P. Jarvis; D. McNeil and R. Lucas. 2007. Morphological, anatomical and physiological changes of orchardgrass leaves grown under fluctuating light regimes. *Agronomy*, 99: 1502-1513

Rawson, H. and R. Dunstone. 1986. Simple relationships describing the responses of leaf growth to temperature and radiation in sunflower. *Functional Plant Biology*, 13: 321-327.

Ruiz, A.; L. Bustamante; C. Vergara; D. Von Baer; I. Hermosín-Gutiérrez; L. Obando et al. 2014. Hydroxycinnamic acids and flavonols in native edible berries of South Patagonia. *Food Chemistry*, 167: 84-90.

Santibáñez, F. y J. M. Uribe. 1990. Atlas agroclimático de Chile: Regiones V y RM. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Laboratorio de Agroclimatología, Departamento de Ingeniería y Suelos. 65p.

Schmid, V.; P. Thomé; W. Rühle; H. Paulsen; W. Kühlbrandt and H. Rogl. 2001. Chlorophyll b is involved in long-wavelength spectral properties of light-harvesting complexes LHCI and LHCII. *FEBS Letters*, 499: 27-31.

Solarte, E.; L. Moreno y L. Melgarejo. 2010. Fotosíntesis y pigmentos vegetales. (cap. 6, pp. 77-87). En: Experimentos en Fisiología Vegetal. Edición 1. Colombia: Universidad Nacional de Colombia. 277p.

St-Pierre, R.; A. Zatylny and H. Tulloch. 2004, January. Evaluation of growth, yield, and fruit size of chokecherry, pincherry, highbush cranberry, and black currant cultivars in Saskatchewan. *Canadian Journal of Plant Science*, 85(3): 659-664.

Stuefer, J. and H. Huber. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Springer*, 117: 1-8.

Su, K.; J. Duk; K. Tae-Choon and L. Hee. 2011. Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels. *Scientia Horticulturae*. 129: 486-492.

Sullivan, J; W. Yan and J. Prive. 2002. Genotype/genotype x environment biplot analysis for cultivar evaluation and mega-environment investigation in primocane-fruiting red raspberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(5): 776-780.

Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5: 537-542.

Terashima, I. and K. Hikosaka. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*. 18: 1111-1128.

Vogelmann, T.; J. Nishio and W. Smith. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1: 65–70.

ANEXOS

Anexo 1. P-valores para la variable Altura y su tasa de crecimiento.

	p-value altura	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,4983	0,2185
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	0,0304
Malla x Especie	0,6202	<0,0001
Especie x Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Tiempo	0,0116	0,0178
Malla x Especie x Tiempo	<0,0001	<0,0001

Anexo 2. P-valores para la variable largo de brote y su tasa de crecimiento.

	p-value largo brote	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,5437	0,4604
Especie	0,1770	<0,0001
Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Especie	0,3743	0,0005
Especie x Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Tiempo	0,1965	0,1143
Malla x Especie x Tiempo	<0,0001	0,1387

Anexo 3. P-valores para la variable diámetro de brote y su tasa de crecimiento.

	p-value diámetro brote	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,6586	0,4798
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Especie	0,8466	0,2391
Especie x Tiempo	<0,0001	0,0005
Malla x Tiempo	0,4751	0,5535
Malla x Especie x Tiempo	0,1649	0,5181

Anexo 4. P-valores para la variable espesor de hoja de sombra y su tasa de crecimiento.

	p-value espesor hoja sombra	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,9492	0,1780
Especie	<0,0001	0,0009
Tiempo	<0,0001	0,0334
Malla x Especie	0,5737	0,1860
Especie x Tiempo	<0,0001	0,2386
Malla x Tiempo	0,0822	0,6975
Malla x Especie x Tiempo	0,1285	0,8070

Anexo 5. P-valores para la variable espesor de hoja de sol y su tasa de crecimiento.

	p-value espesor hoja sol	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,1182	0,0420
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Especie	0,7447	0,0071
Especie x Tiempo	<0,0001	0,0216
Malla x Tiempo	<0,0001	0,5823
Malla x Especie x Tiempo	<0,0001	0,5098

Anexo 6. P-valores para la variable número de hojas y su tasa de crecimiento.

	p-value N° hojas	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,0980	0,6645
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Especie	0,5319	0,0015
Especie x Tiempo	<0,0001	0,0002
Malla x Tiempo	<0,0001	0,6015
Malla x Especie x Tiempo	0,0255	0,4290

Anexo 7. P-valores para la variable largo de hoja y su tasa de crecimiento.

	p-value largo de hoja	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,2991	0,0586
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	0,0009
Malla x Especie	0,4384	0,0003
Especie x Tiempo	<0,0001	0,0095
Malla x Tiempo	<0,0001	0,9381
Malla x Especie x Tiempo	<0,0001	0,1350

Anexo 8. P-valores para la variable ancho de hoja y su tasa de crecimiento.

	p-value ancho de hoja	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,7141	0,0570
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	0,5315
Malla x Especie	0,4697	0,2160
Especie x Tiempo	<0,0001	<0,0001
Malla x Tiempo	<0,0001	0,1101
Malla x Especie x Tiempo	0,1108	0,6809

Anexo 9. P-valores para la variable número de ramas y su tasa de crecimiento.

	p-value N° ramas	p-value tasa de crecimiento
Malla	0,5918	0,5338
Especie	<0,0001	<0,0001
Tiempo	<0,0001	0,0074
Malla x Especie	0,9815	0,2733
Especie x Tiempo	<0,0001	0,8038
Malla x Tiempo	0,5077	0,0529
Malla x Especie x Tiempo	0,3075	0,8688

Anexo 10. P-valores para la variable área foliar, peso seco y AFE.

	p-value área foliar	p-value peso seco	p-value AFE
Malla	0,9163	0,9083	0,0694
Especie	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Malla x Especie	0,2088	0,6478	0,0006

Anexo 11. P-valores para el índice de clorofila.

	p-value absoluto
Malla	0,3525
Especie	0,0023
Tiempo	0,2942
Malla x Especie	0,7101
Especie x Tiempo	0,0029
Malla x Tiempo	0,2045
Malla x Especie x Tiempo	0,2183

Anexo 12. P-valores para el contenido de clorofila.

	p-value Chl a	p-value Chl b	p-value carotenoides	p-value Chl a/b
Malla	0,0513	0,0205	0,3775	0,0474
Especie	0,0004	0,0203	0,0001	0,0225
Malla x Especie	0,4283	0,2670	0,0408	0,0085

Anexo 13. Significancia de la matriz de correlación entre las variables.

	L. brote	D. brote	N° hojas	Esp. som	Esp. sol	L. hoja	A. hoja	SPAD	N° ramas
L. brote									
D. brote	***								
N° hojas	***	***							
Esp. som	ns	ns	***						
Esp. sol	ns	**	***	***					
L. hoja	***	ns	ns	ns	ns				
A. hoja	***	***	ns	**	ns	***			
SPAD	ns	**	ns	**	ns	***	***		
N° ramas	***	ns	***	***	***	ns	ns	ns	
Altura	*	***	***	ns	***	**	**	ns	***

***p-value<0,001; **p-value<0,05; *p-value<0,1

Anexo 14. Medias resumen de las variables dentro de cada especie.

Especie	Altura	L. brote	D. brote	N° hoja	Esp. som	Esp. sol	L. hoja	A. hoja	N° ramas
<i>R.Trilobum</i>	113,24	13,04	0,49	29,15	0,41	0,49	3,55	3,44	5,58
<i>R.Nigrum</i>	59,43	12,31	0,61	15,85	0,39	0,41	5,89	6,29	3,78
<i>R.Rubrum</i>	58,97	14,39	0,51	13,19	0,31	0,33	4,10	4,96	1,89
<i>R.Magellan</i>	124,99	12,39	0,67	18,48	0,33	0,45	6,46	7,35	3,15

Anexo 15. Medias resumen de las variables dentro de cada malla.

Malla	Altura	L. brote	D. brote	N° hoja	Esp. som	Esp. sol	L. hoja	A. hoja	N° ramas
20%	90,96	13,23	0,57	18,45	0,36	0,41	5,11	5,54	3,54
50%	88,49	12,78	0,58	20,10	0,36	0,43	4,93	5,50	3,72

Anexo 16. Medias resumen de las variables de las especies dentro de cada malla.

Sp/Malla	Altura	L. brote	D. brote	N° hoja	Esp. som	Esp. sol	L. hoja	A. hoja	N° ramas
T. 20%	116,03	13,71	0,49	28,55	0,42	0,48	3,61	3,53	5,45
T. 50%	110,45	12,37	0,49	29,75	0,41	0,50	3,49	3,35	5,70
N. 20%	60,18	11,89	0,61	14,45	0,40	0,41	6,16	6,20	3,70
N. 50%	58,68	12,74	0,62	17,25	0,39	0,42	5,63	6,38	3,85
R. 20%	57,82	14,15	0,51	11,72	0,30	0,33	4,15	4,91	1,89
R. 50%	69,19	14,65	0,50	14,58	0,32	0,34	4,06	5,02	1,89
M. 20%	128,18	13,23	0,66	18,40	0,33	0,43	6,44	7,50	3,05
M. 50%	121,80	11,55	0,69	18,55	0,33	0,47	6,49	7,19	3,25

Anexo 17. Medias resumen de las variables en el tiempo dentro de cada especie.

Sp/Tiempo	Altura	L. brote	D. brote	N° hoja	Esp. som	Esp. sol	L. hoja	A. hoja	N° ramas
T. T1	94,19	6,19	0,24	15,63	0,39	0,46	3,06	2,85	4,13
T. T2	103,63	9,68	0,36	22,25	0,40	0,47	3,30	3,13	4,63
T. T3	113,50	13,30	0,49	30,00	0,42	0,49	3,54	3,42	5,50
T. T4	122,94	16,61	0,63	36,25	0,43	0,51	3,79	3,72	6,50
T. T5	131,94	19,43	0,75	41,63	0,44	0,54	4,03	4,08	7,13
N. T1	43,88	6,40	0,30	5,75	0,37	0,38	4,19	4,28	2,25
N. T2	51,69	9,51	0,46	11,13	0,38	0,39	5,06	5,32	3,00
N. T3	59,75	12,45	0,63	16,63	0,39	0,41	5,94	6,34	3,88
N. T4	67,38	15,25	0,77	20,75	0,41	0,43	6,76	7,31	4,63
N. T5	74,44	17,94	0,89	25,00	0,42	0,45	7,52	8,21	5,13
R. T1	51,63	11,33	0,36	9,88	0,30	0,32	3,83	4,64	1,75
R. T2	55,69	13,14	0,47	12,50	0,30	0,32	3,95	4,78	1,75
R. T3	59,63	14,94	0,55	14,38	0,31	0,34	4,08	4,94	2,00
R. T4	63,21	16,27	0,58	14,86	0,31	0,35	4,29	5,16	2,00
R. T4	67,33	17,23	0,62	15,00	0,31	0,45	4,49	5,44	2,00
M. T1	106,38	4,13	0,35	8,13	0,31	0,42	4,17	4,96	2,50
M. T2	114,63	7,94	0,51	13,25	0,32	0,43	5,35	6,13	2,63
M. T3	124,19	12,25	0,68	18,63	0,33	0,44	6,49	7,30	3,25
M. T4	134,63	16,69	0,83	23,50	0,34	0,47	7,59	8,53	3,63
M. T5	145,13	20,94	0,99	28,88	0,35	0,50	8,71	9,81	3,75