



INFLUENCIA DE LA LUZ EN ALGUNAS CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS DEL CAFETO (*Coffea arabica* L. cv. CATURRA) EN CONDICIONES DE VIVERO

Influence of light on some physiological characteristics of coffee (*Coffea arabica* L. cv. Caturra) in nursery conditions

Max Encalada Córdova¹✉, Francisco Soto Carreño²,
Donaldo Morales Guevara² e Idioleydis Álvarez Bello²

ABSTRACT. The coffee tree is cultivated in the shade or in sunlight, hence the importance of studying its growth and physiological behavior in different light conditions. To contribute to that knowledge, in the National Institute of Agricultural Sciences (INCA) Cuba to 130 m s. n. m. has been made an experiment under nursery conditions with four light levels (100, 70, 50 and 20 %). The following indicators was evaluated: total dry mass and organs, leaf area, chlorophyll content, stomatal density and leaf anatomy. A sampling design was used for data processing and analysis of variance, confidence intervals and regressions were performed. The results showed that the positions grown with 20 % of light had higher values in terms of dry mass and leaf area. The largest contribution to the total dry mass was given by the leaves and roots; the specific leaf area was lower in the level of 100 % of light, followed by 50 % with significant differences. Stomatal density was higher in treating of 100 % of light, differing significantly from the others. Chlorophyll content was higher in the positions with less lighting, being the highest level of 50 % with a significant difference from the other treatments. These results indicate that morphological and physiological changes were produced in response to light restriction, which demonstrate the resilience of coffee to effectively utilize the available light.

Key words: coffee, chlorophyll, growth, lighting, shade

RESUMEN. El café se cultiva, tanto a la sombra como a pleno sol; por ello, la importancia de estudiar su crecimiento y comportamiento fisiológico en diferentes condiciones de iluminación. Para contribuir a ese conocimiento se realizó un experimento en condiciones de vivero, con cuatro niveles de luz (100, 70, 50 y 20 %), en el Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), a 130 m s. n. m. Se evaluaron los siguientes indicadores: masa seca total y de los órganos, área foliar, contenido de clorofila, densidad estomática y anatomía de las hojas. Se utilizó un diseño de muestreo poblacional y para procesar los datos se realizaron análisis de varianza, intervalos de confianza y regresiones. Los resultados mostraron que las posturas expuestas a 20 % de luz, tuvieron valores mayores en cuanto a masa seca y área foliar. La mayor contribución a la masa seca total estuvo dada por las hojas y la raíz; el área foliar específica fue menor en el nivel de 100 % de luz, seguido del 50 % con diferencias significativas. La densidad estomática fue mayor en el tratamiento de 100 % de luz, diferenciándose significativamente de los demás. El contenido de clorofila fue mayor en las posturas con menor iluminación, siendo el más alto en el nivel de 50 % con diferencia significativa con respecto a los demás tratamientos. Estos resultados indican que se produjeron cambios morfológicos y fisiológicos como respuesta a la restricción de luz, que evidencian la capacidad de adaptación del café para aprovechar eficientemente la luz disponible.

Palabras clave: café, clorofila, crecimiento, iluminación, sombra

INTRODUCCIÓN

Los factores ambientales pueden causar distintos cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos en los cultivos, determinando una variación en su rendimiento, ya que la interacción entre estos factores y

¹ Universidad Nacional de Loja, Ecuador

² Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), gaveta postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700.

✉ maxencaladac5@yahoo.es

los procesos fisiológicos inciden en el mejoramiento de las prácticas de producción, al optimizar la fotosíntesis e incrementar la productividad de los cultivos. En este sentido, el sombreado es una estrategia útil para el cultivo de especies tolerantes a la sombra, en zonas de alta irradiancia (1). Cuando se reduce la irradiancia también se reduce la demanda evaporativa de las hojas del cultivo y del suelo, lo que incrementa el agua en la planta y la humedad del suelo^A.

En el género *Coffea* tiene gran influencia la intensidad de la luz, cuyo efecto se manifiesta desde cambios en el crecimiento vegetativo, hasta diferencias marcadas en los rendimientos, en dependencia del nivel de exposición a la radiación solar (2). A pesar de que la mayoría de las plantaciones de café son cultivadas a pleno sol, estudios apuntan a que la especie es de sombra, principalmente para la producción de posturas (3).

Pese a que se acepta, de manera general, la importancia de la luz y su manejo en la caficultura, aún es escasa la información referente al comportamiento de posturas de cafeto en distintos ambientes lumínicos, lo que limita la posibilidad de sugerir su manejo. Con estos antecedentes, se consideró la realización del presente estudio, con el objetivo de evaluar la influencia de la luz sobre las variables fisiológicas: masa seca, área foliar, contenido de clorofila, densidad estomática y estructura anatómica de las hojas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó un experimento en las instalaciones del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), ubicado en el municipio de San José de las Lajas, provincia Mayabeque, Cuba, en las coordenadas 23° 00' de latitud Norte y 82°12' de longitud Oeste, a una altitud de 138 m y temperatura media anual de 23,6 °C.

El experimento se desarrolló en condiciones semicontroladas, se colocaron 20 posturas con cinco pares de hojas, bajo cuatro niveles de luz: 100 %, 70 %, 50 % y 20 %. La intensidad de la luz se redujo con la colocación de mallas de polietileno negro de diferentes densidades; estas condiciones se mantuvieron hasta 105 días después de iniciado el tratamiento (DDT). Se utilizó un diseño de muestreo poblacional, con un esquema de campo en franjas, donde cada franja representó un nivel de luz. Para procesar los datos se realizaron análisis de varianza, aplicando el test de Tukey a $p < 0,05$ para la comparación de medias (4); además, para el ajuste de datos se realizaron regresiones, utilizando el programa Statgraphics Plus 5.0 (5).

El análisis de intervalos de confianza se realizó con el programa Microsoft Excel. Se evaluó la masa seca, el área foliar, el contenido de clorofila, la densidad estomática y las características anatómicas de las hojas.

La masa seca (g) se determinó a los 105 DDT, para lo cual se tomaron cinco plantas y se separó cada órgano, los cuales se secaron en una estufa de circulación forzada a 80 °C hasta peso constante, luego se pesó en una balanza analítica SARTORIUS, modelo TE-214 de capacidad 120 g, con una precisión de 0,1 mg. Con estos datos se realizaron comparaciones entre tratamientos con análisis de intervalos de confianza; además, se estudió la dinámica de acumulación, para lo cual se ajustaron los datos a una función exponencial polinómica de segundo grado. Para calcular la Tasa Absoluta de Crecimiento (TAC) se utilizó la siguiente fórmula (6):

$$TAC = \frac{MSF - MSI}{t} \cdot t$$

donde:

MSF = masa seca final

MSI = masa seca inicial

t = tiempo

El área foliar (cm²) se midió a los 105 DDT, mediante el uso de un medidor de área foliar portátil marca ADC, modelo AM400. Con estos datos se determinó el Área Foliar Específica (AFE), con la siguiente fórmula (7):

$$AFE = \frac{AF}{PSAF} \text{ (cm}^2\text{g}^{-1}\text{)}$$

donde:

AF = Área foliar de la planta

PSAF = Masa seca del área foliar

Para determinar el contenido de clorofila (g cm²) se realizaron cada 15 días cinco mediciones, en hojas ubicadas en la parte central de la postura, para lo cual se utilizó un medidor de clorofila SPAD-502 Plus, marca Minolta, modelo estándar; el mismo calcula un valor numérico, que es proporcional a la cantidad de la clorofila en la hoja^B. La información se procesó con análisis de intervalos de confianza en dos momentos: 60 y 105 DDT. Para estudiar la dinámica de crecimiento, se ajustaron los datos a una función exponencial polinómica de segundo grado.

La densidad estomática (número por mm²), se determinó mediante un muestreo a los 105 DDT, en el que se tomó el tercer par de hojas de dos posturas por cada tratamiento, para muestrear siempre en la zona central del foliolo y a ambos lados de la

^AGagliardi, S. *Intraspecific trait plasticity in coffee agroforestry systems of Costa Rica*. Tesis de Maestría, Universidad de Toronto, 2014, Canadá, 83 p.

^BSorbet, P.S. *Utilidad del medidor de clorofilas (SPAD-502®) en los programas de fertilización nitrogenada de trigo (Triticum aestivum L.) en regadío* [en línea] [Tesis de Grado], Universidad Pública de Navarra, España, 2013, p. 86, [Consultado: 1 de agosto de 2016], Disponible en: <<http://academica-e.unavarra.es/handle/2454/8785>>.

nervadura principal. Se realizó un raspado de la superficie contraria a observar (8), una vez obtenida la lámina epidérmica se colocó en un portaobjeto y se coloreó con azul de toluidina, durante cinco minutos. Posteriormente se le realizaron dos lavados de cinco minutos cada uno, se colocó nuevamente en portaobjeto, con una gota de glicerina y se cubrió con un cubreobjetos para su observación, que se realizó en un microscopio óptico de luz MOTIC y se fotografiaron con una cámara de la misma marca, acoplada al mismo microscopio.

Para el conteo de estomas, las lecturas se realizaron en imágenes obtenidas del microscopio, con un aumento de 100x. Se tomó un total de 20 campos por tratamiento. Se consideró un estoma cuando las dos células oclusivas estaban presentes en la imagen. El procesamiento de los datos se realizó mediante un análisis de varianza simple.

Las características anatómicas de las hojas se determinaron a los 105 DDT, para lo cual se tomó la muestra del tercer par de hojas, contadas desde la parte superior, de 20 plantas por cada tratamiento. Se tomaron muestras foliares de 0,5 cm², siempre de la zona central del foliolo y a ambos lados de la nervadura principal, las cuales fueron colocadas en tubos Eppendorf para su fijación en una solución de formaldehído acético al 4 % (FAA) al menos 24 horas. Luego se realizó un proceso de deshidratación de las muestras en concentraciones crecientes de etanol durante 10 minutos, lavándolas en cada cambio. Una vez concluido este paso las muestras se colocaron en una mezcla de xileno/parafina (v/v) y finalmente en parafina 100 % durante tres horas; ambos pasos en estufa a 60 °C para mantener la parafina en estado líquido. Posteriormente las muestras fueron colocadas en parafina dentro de moldes de aluminio, para su solidificación a temperatura ambiente, se realizaron cortes transversales de 10 µm con micrótopo rotativo de Minot. Posteriormente se procedió a desparafinar los cortes y teñirlos con azul de toluidina al 0,075 % (9).

Las observaciones se realizaron con un microscopio MOTIC óptico de luz y se fotografiaron con una cámara de la misma marca acoplada al mismo microscopio. Las imágenes (100x y 400x) de la sección transversal de la lámina foliar se exportaron al programa morfométrico ImageJ, donde se utilizó el instrumento de medición lineal. El grosor de la lámina foliar, epidermis y parénquima en empalizada y lagunar se determinaron de forma perpendicular a la lámina y en tres puntos de la misma. En el caso de la epidermis, siempre por el centro de las células epidérmicas, lo que permitió homogenizar las mediciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La masa seca total a los 105 DDT presentó los valores mayores en los tratamientos de 20 y 50 % de luz aunque con diferencias significativas entre ellos (Figura 1A), similar comportamiento se encontró en plantas de tabaco, donde se demostró correspondencia de este indicador de crecimiento con la intensidad de la iluminación (2).

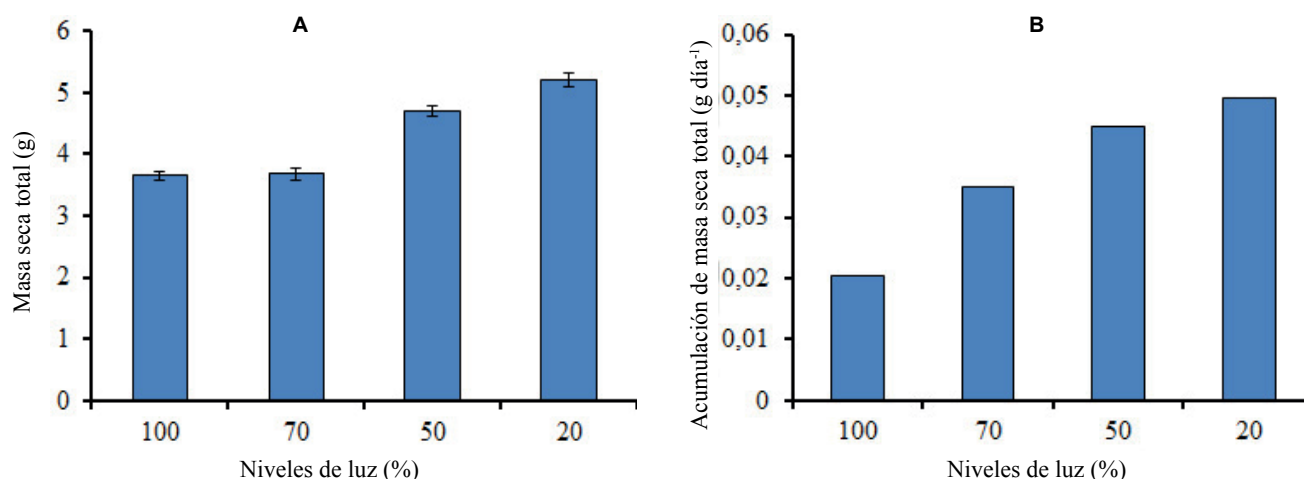
Así mismo, la velocidad de acumulación de la masa seca se fue incrementando a medida que se disminuyó la intensidad de la luz de 0,021 g d⁻¹ a pleno sol hasta 0,050 g d⁻¹ en condiciones de 20 % de luz (Figura 1B). Los valores de mayor masa seca total en niveles de menor iluminación, demuestran una mayor eficiencia del follaje en la interceptación y utilización de la radiación solar disponible durante el ciclo de crecimiento (10, 11).

Al analizar la masa seca por órganos, se observó que los valores mayores en hojas, se obtuvieron en el tratamiento de 20 % de luz; seguido del tratamiento a pleno sol, con diferencia significativa entre ellos. Los menores valores (1,82 y 1,92 g) se presentaron en los tratamientos de 70 y 50 % de luz, sin que existiera diferencia entre ellos (Figura 2A). En otros estudios en café, se encontró que los valores más altos se produjeron en plantas sometidas a 50 % de luz (12). El tratamiento a pleno sol produjo los valores mayores de masa seca en tallo, seguido del 20 %, pero diferenciándose estadísticamente de todos los demás (Figura 2B). En cuanto a la raíz, los valores mayores se presentaron para el 20 %, seguido del 100 % con diferencias entre sí y con los demás tratamientos (Figura 2C). Lo anterior indica que la mayor contribución a la masa seca, en todos los casos, estuvo dada por las hojas y la raíz respectivamente (Figura 2D).

La respuesta de las posturas frente a los tratamientos indica, que a mayor sombra, mayor producción de masa seca (12), lo que se traduce en una tendencia a lograr mayor rendimiento conforme se disminuye la intensidad lumínica.

A los 105 DDT, el Área Foliar, alcanzó los valores mayores en el nivel de luz del 20 %, con diferencias significativas con los demás tratamientos; las posturas crecidas a pleno sol presentaron los menores valores, con diferencias frente a los de iluminación restringida (Figura 3A), produciéndose una respuesta en el crecimiento debida a la disponibilidad de radiación (13).

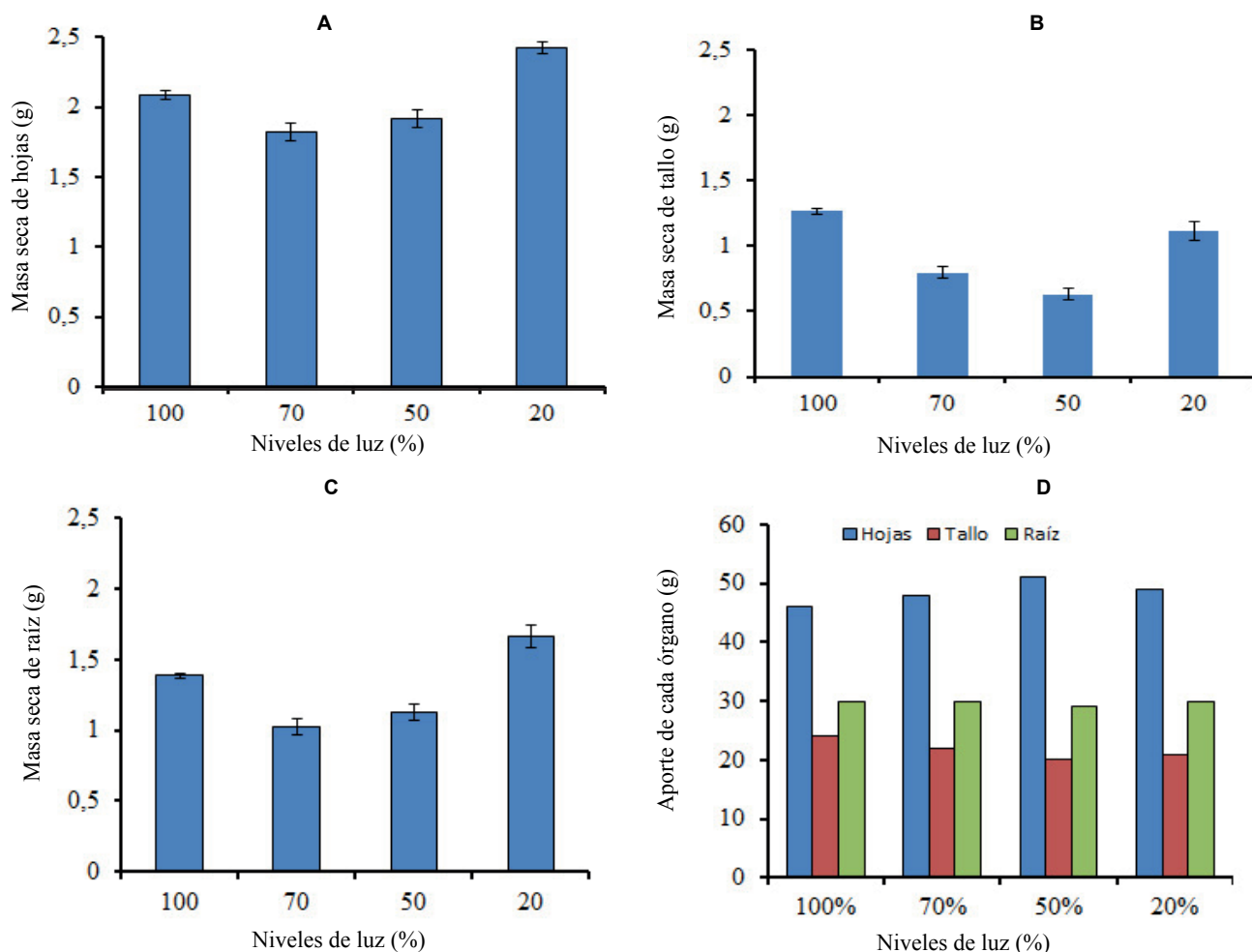
En un estudio realizado en posturas de cafeto en Brasil, también se encontró que posturas cultivadas a la sombra, presentaron mayor crecimiento del área foliar de forma lineal (10), lo que indica plasticidad fenotípica de las posturas para adaptarse a esas condiciones ecofisiológicas (14).



Las líneas verticales sobre las barras indican el intervalo de confianza (1- α = 0,05)

A. Masa seca total a los 105 DDT B. TAC de la masa seca total. INCA-Cuba

Figura 1. Masa seca total en posturas de café, crecidas con cuatro niveles de luz

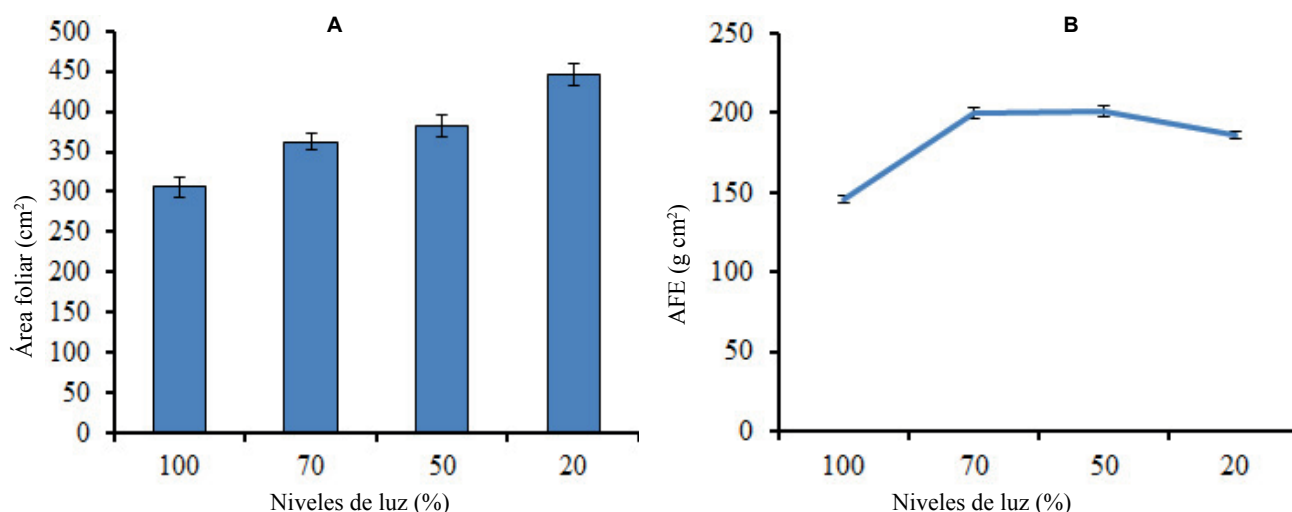


A. masa seca de hojas B. masa seca de tallo C. masa seca de raíz

D. porcentaje de aporte de cada órgano a la masa seca total. INCA-Cuba

Las líneas verticales sobre las barras indican el intervalo de confianza (1- α = 0,05)

Figura 2. Masa seca por órganos en posturas de café, crecidas con cuatro niveles de luz a los 105 DDT



A. Área Foliar B. Área Foliar Específica, INCA- Cuba
Las líneas verticales sobre las barras indican el intervalo de confianza ($1-\alpha=0,05$)

Figura 3. Área foliar de las posturas de cafeto, en cuatro niveles de luz a los 105 DDT

El área foliar específica (AFE), mostró los menores valores en el tratamiento de pleno sol ($146,14 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$), con diferencia respecto a los demás. Dentro de los tratamientos con restricción lumínica, el 20 % obtuvo el menor valor ($186 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$), con diferencias frente a los demás tratamientos (Figura 3B). Esto implica que las posturas del tratamiento de pleno sol, aunque presentaron menor área foliar y menor peso seco total, dado el mayor grosor de sus hojas, invirtió menor superficie por masa seca. Al respecto, en plantaciones de café cultivadas con niveles de iluminación baja o relativamente baja se ha demostrado el aumento del área foliar específica, como respuesta de las plantas a esas condiciones (15).

El comportamiento de las posturas en la producción de biomasa y el crecimiento del área foliar, estuvo expresado también en la respuesta fisiológica de las hojas, ya que el contenido de clorofila se presentó con valores mayores en los tratamientos de menor iluminación, con diferencia significativa respecto a pleno sol, incrementándose conforme se redujo la luz de manera lineal hasta los 60 DDT (Figura 4A).

A los 105 DDT los valores del 20 % de luz fueron menores que el tratamiento del 50 % que, al mismo tiempo, fue el de mayor contenido de clorofila con diferencia significativa, respecto a los demás (Figura 4B); esto demostró que la clorofila aumentó a medida que disminuyó la intensidad de la luz hasta cierto límite, donde ya empezó a afectar el autosombreo, dado por el incremento del área foliar, lo cual, según algunos autores (16, 17), genera cierto estrés, determinando la baja en la producción de clorofila.

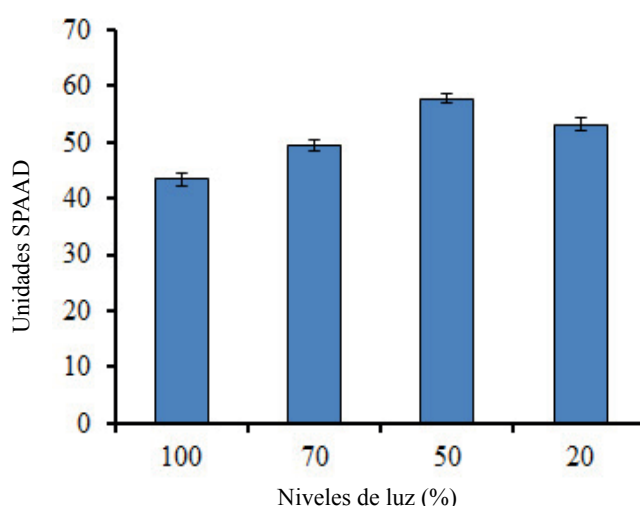
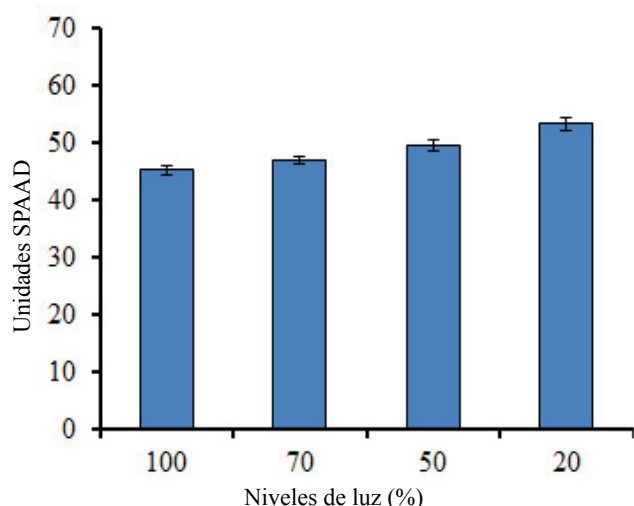
Sin embargo, la disminución del contenido de clorofila en el nivel de 20 % de luz, no fue suficiente para incidir en la disminución de la masa seca.

Cabe resaltar la respuesta de las posturas del nivel de 100 %, que fueron disminuyendo relativamente su contenido de clorofila, con respecto a las sombreadas; así, a los 60 DDT esta relación fue de 85 % con respecto al valor mayor y a los 105 DDT esta relación bajó a 75 % en relación con el valor más alto. En todos los casos existió diferencia significativa entre los extremos de sombra.

La Figura 4C, muestra la dinámica del contenido de clorofila, donde se observa que los tratamientos de 100 y 20 % de iluminación, empezaron a disminuir su contenido a los 75 DDT, mientras que los tratamientos de 50 y 70 % empezaron a disminuir a los 90 DDT. A los 105 DDT, las líneas de 70 y 20 %, se unieron, representando similar contenido de clorofila al final del experimento.

En general, se expresó correspondencia entre el nivel de luz y el contenido de clorofila total, lo cual se encontró también en un estudio realizado en cafeto, donde las hojas bajo irradiancia de 15 %, produjeron mayor contenido de clorofila que las que crecieron a pleno sol (19). En palma aceitera y en *Apuntia cordifolia* también se observó similar comportamiento (20, 21). Estos resultados pueden estar relacionados con el incremento en el número de grana y de tilacoides en los cloroplastos, lo que hace más eficiente la captación y transformación de la energía lumínica.

La baja disponibilidad de luz, induce a las células de las hojas a un incremento de pigmentos fotosintéticos, a fin de aumentar la capacidad de aprovechamiento de la luz y optimizar la eficiencia fotosintética (22), lo cual se traduce en cierta habilidad de adaptación fisiológica de las posturas para captar y utilizar eficazmente la escasa luz disponible (23).



A. a los a los 60 DDT B. a los 105 DDT C. dinámica
Las líneas verticales sobre las barras indican el intervalo de confianza ($1-\alpha=0,05$)

Figura 4. Contenido de clorofila en unidades SPAD en posturas de café, en vivero con cuatro niveles de luz

También se ha estudiado que la luz difusa, que bien podría darse por el efecto de la malla colocada como sombra, se distribuye más uniformemente y aumenta la capacidad de transformación de la energía por el uso más eficiente que, de este tipo de luz, hacen las hojas a través de sus pigmentos (24).

Los resultados mostraron que las hojas expuestas a pleno sol, presentaron un número promedio mayor de estomas por área foliar, en relación con los niveles de menor luz, esto también se ha encontrado en otros estudios en café (2); así mismo, entre las plantas crecidas con luz restringida, las de 70 % y 50 % no se diferenciaron entre sí, pero las de 50 %, mostraron diferencias con las de 20 %, que presentaron valores menores (Tabla). En estudios realizados en especies arbóreas y arbustivas al sol y a la sombra, se señalan resultados de mayor frecuencia de estomas e índice estomático por área de hojas expuestas al sol (25); por otro lado, en algunas especies de árboles tropicales y amazónicos, considerando los estratos muestreados, se determinó que en los estratos superiores, donde existía una mayor iluminación, la densidad estomática fue mayor (26, 27).

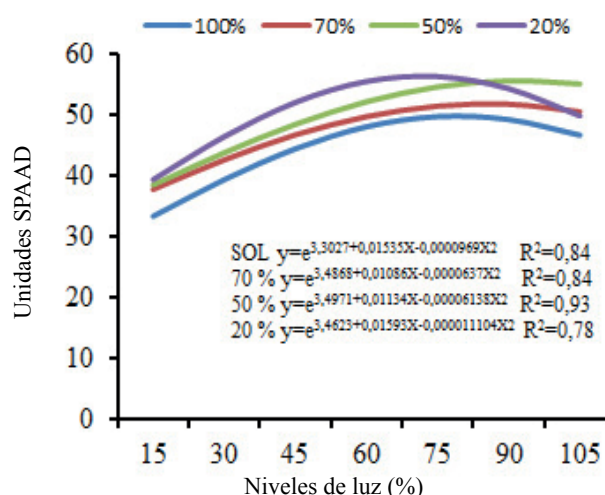


Tabla. Densidad estomática de posturas de café a los 105 DDT, cultivadas con cuatro niveles de luz, INCA-Cuba

Nivel de luz	Densidad estomática (estomas mm ²)
Pleno sol	207,25 a
70 %	144,9 b
50 %	136,2 b
20 %	100,0 c
ES±	8,4*

Promedios con letras no comunes en la misma columna difieren significativamente a $P \leq 0,05$, según test de Tukey (4)

Los valores de la densidad estomática incidieron en el índice estomático ya que guardaron correspondencia en su comportamiento, siendo el valor más alto el de las hojas expuestas al sol y al 70 % de luz y el nivel 20 % el de menores valores, con diferencia significativa con el pleno sol y con el 70 % (Tabla).

Las hojas se presentaron más delgadas en las plantas crecidas a menor intensidad lumínica, con diferencia significativa respecto a las crecidas a 100 % de luz, los tratamientos de 50 y 20 % de luz, tuvieron los menores valores, sin diferencias significativas entre ellos (Figura 5A). Este comportamiento se produce debido a que a menor intensidad de luz, las hojas amplían su superficie, para captar mayor iluminación y, por ende, son más delgadas.

La diferencia en grosor estuvo relacionada con el grosor del mesófilo, ya que tanto el parénquima en empalizada, como el lagunar, fueron más gruesos en las hojas que estuvieron a mayor intensidad de luz (Figura 5B y C). Ello se hizo más visible en el corte transversal de la hoja (Figura 6), que mostró las diferencias en el grosor de la epidermis de la lámina foliar, del parénquima en empalizada y del parénquima lagunar, para cada tratamiento.

Al respecto, en hojas de una celtidácea se encontró que las de sombra fueron más delgadas que las expuestas al sol (25); así mismo, en plantaciones de café, se observó que a mayor sombra las hojas fueron más delgadas (15).

De manera general, se observó que la luz influyó directamente sobre el crecimiento de las posturas y su comportamiento fisiológico. Los tratamientos de menor iluminación obtuvieron los mayores valores de masa seca, área foliar y contenido de clorofila total, mostrándose una estrecha correspondencia entre estos indicadores; además, el mayor contenido de masa seca estuvo dado por la parte foliar que presentó un rango entre 46 y 51 % en los tratamientos.

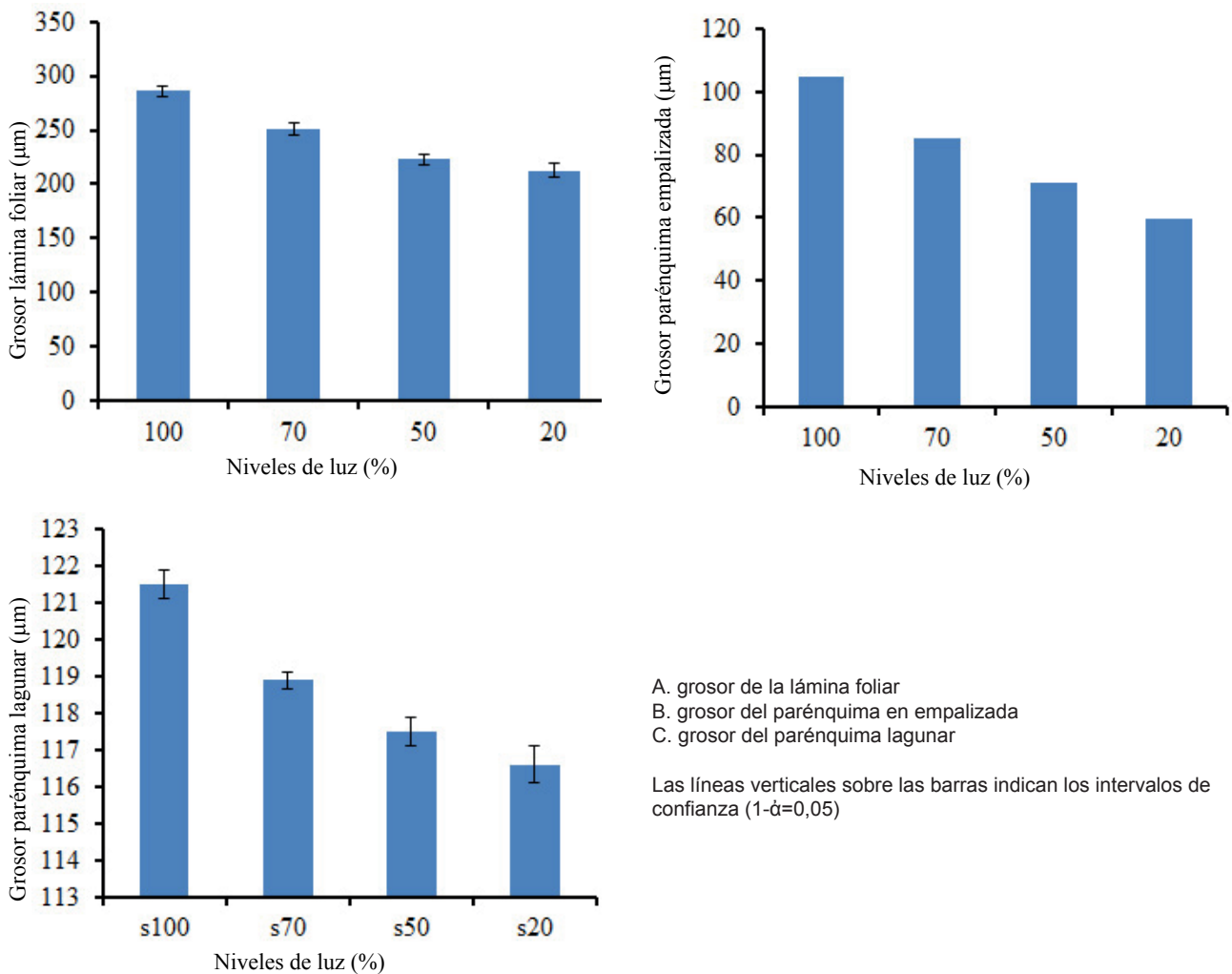
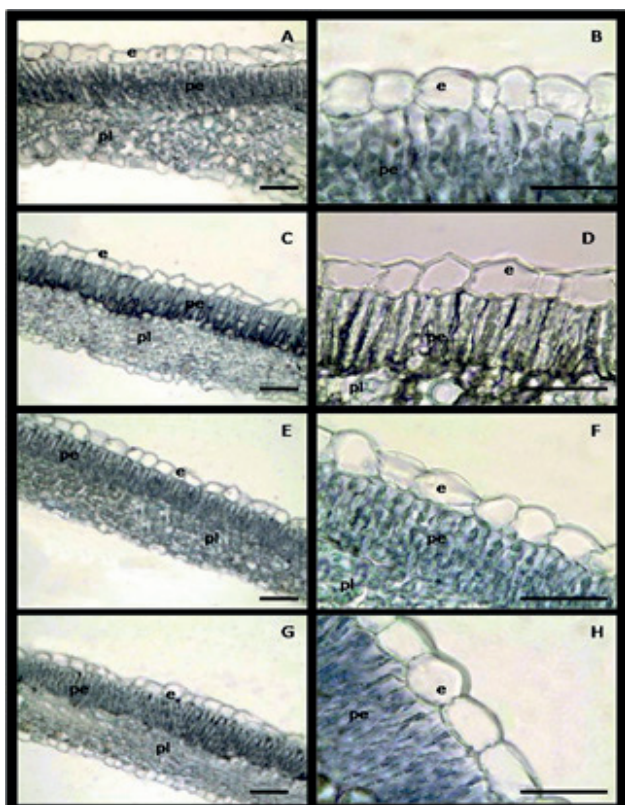


Figura 5. Estructura anatómica de la hoja de posturas de café, crecidas con cuatro niveles de luz



e: epidermis pe: parénquima en empalizada
 pl: parénquima lagunar
 La barra horizontal representa 80 µm

Figura 6. Sección transversal de hojas de café (*Coffea arabica* L.) de plantas sometidas a sol (A, B); 70 % (C, D); 50 % (E, F) y 20 % (G, H) de luz, observada al microscopio a 100x y 400x

CONCLUSIONES

- ♦ La aplicación de los tratamientos determinó que la densidad estomática fuera mayor, a medida que se fue incrementando el nivel de iluminación, lo que permite concluir que este comportamiento estuvo dado por la influencia de la luz en el tamaño de las hojas.
- ♦ Se evidenció que a mayor intensidad lumínica, el grosor de la lámina foliar fue mayor, determinado por el mayor crecimiento del parénquima en empalizada y el parénquima lagunar.

BIBLIOGRAFÍA

1. Restrepo, D. H.; Melgar, J. C. y Lombardini, L. "Ecophysiology of horticultural crops: an overview". *Agronomía Colombiana*, vol. 28, no. 1, enero de 2010, pp. 71-79, ISSN 0120-9965.

2. Fonseca, C. I.; Rodríguez, L. L.; Medina, R. R.; Velasco, B. E.; Orosco, G. V. y Zamora, R. "Variación de algunas características anatómicas de las hojas de cafetos (*Coffea arabica* L.) bajo diferentes niveles de exposición solar". *Centro Agrícola*, vol. 27, no. 3, 2000, pp. 26-29, ISSN 0253-5785.

3. Alves, J. y Guimarães, R. "Sintomas de desordens fisiológicas em cafeeiro" [en línea]. En: Guimarães R. J., Guimarães M. A. N., y Pereira B. D., *Semiologia do cafeeiro: sintomas de desordens nutricionais, fitossanitárias e fisiológicas*, Ed. Universidade Federal de Lavras, Brasil, 2010, pp. 169-215, ISBN 978-85-87692-91-7, [Consultado: 30 de junio de 2016], Disponible en: <<http://www.livraria.editora.ufla.br/semiologia-do-cafeeiro-sintomas-de-desordens-nutricionais-fitossanitarias-e-fisiologicas.html>>.

4. Tukey, J. W. "Bias and confidence in not quite large samples". *The Annals of Mathematical Statistics*, vol. 29, no. 2, junio de 1958, pp. 614-623, ISSN 0003-4851, DOI 10.1214/aoms/1177706647.

5. Statistical Graphics Crop. *STATGRAPHICS® Plus* [en línea]. (ser. Profesional), versión 5.1, [Windows], 2000, Disponible en: <<http://www.statgraphics.com/statgraphics/statgraphics.nsf/pd/pdpricing>>.

6. Santos, C. M.; Segura, A. M. y Núñez, L. C. E. "Análisis de Crecimiento y Relación Fuente-Demanda de Cuatro Variedades de Papa (*Solanum tuberosum* L.) en el Municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia)". *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín*, vol. 63, no. 1, junio de 2010, pp. 5253-5266, ISSN 0304-2847.

7. Criollo, H. y García, J. "Efecto de la densidad de siembra sobre el crecimiento de plantas de rábano (*Raphanus sativus* L.) bajo invernadero". *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, vol. 3, no. 2, 2009, pp. 202-222, ISSN 2011-2173.

8. Castellaro, G.; Squella, F.; Ullrich, T.; León, F. y Raggi, A. "Algunas técnicas microhistológicas utilizadas en la determinación de la composición botánica de dietas de herbívoros". *Agricultura Técnica*, vol. 67, no. 1, marzo de 2007, pp. 86-93, ISSN 0365-2807, DOI 10.4067/S0365-28072007000100011.

9. Ruzin, S. E. *Plant microtechnique and microscopy*. no. solc. QK673 .R89 1999, Ed. Oxford University Press, 1999, New York, 322 p., ISBN 978-0-19-508956-1.

10. Hernández, C. N. y Soto, C. F. "Determinación de índices de eficiencia en los cultivos de maíz y sorgo establecidos en diferentes fechas de siembra y su influencia sobre el rendimiento". *Cultivos Tropicales*, vol. 34, no. 2, junio de 2013, pp. 24-29, ISSN 0258-5936.

11. Jerez, M. E.; Martín, M. R. y Díaz, H. Y. "Estimación de la superficie foliar en dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) por métodos no destructivos". *Cultivos Tropicales*, vol. 35, no. 1, marzo de 2014, pp. 57-61, ISSN 0258-5936.

12. Dandengo, M. C. J. D.; de Sousa, E. F.; dos Reis, E. F. y Gravina, G. de A. "Crescimento e qualidade de mudas de café conilon produzidas em diferentes recipientes e níveis de sombreamento". *Coffee Science*, vol. 8, no. 4, 2013, pp. 500-509, ISSN 1984-3909.

13. Rodríguez, L. N. F.; Martins, S. C. V.; Cavatte, P. C.; Silva, P. E. M.; Morais, L. E.; Pereira, L. F.; Reis, J. V.; Ávila, R. T.; Godoy, A. G.; Lavinski, A. O. y DaMatta, F. M. "Morphological and physiological acclimations of coffee seedlings to growth over a range of fixed or changing light supplies". *Environmental and Experimental Botany*, vol. 102, junio de 2014, pp. 1-10, ISSN 00988472, DOI 10.1016/j.envexpbot.2014.01.008.
14. Campanello, P. I.; Gatti, M. G.; Montti, L. F.; Villagra, M. y Goldstein, G. "Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina)". *Ecología Austral*, no. 21, 2011, pp. 285-300, ISSN 0327-5477.
15. DaMatta, F. y Rodríguez, N. "Producción sostenible de cafetales en sistemas agroforestales del Neotrópico: una visión agronómica y ecofisiológica". *Agronomía Colombiana*, vol. 25, no. 1, 2007, pp. 113-123, ISSN 2357-3732.
16. Fournier, L. A. "El cultivo del cafeto (*Coffea arabica* L.) al sol o a la sombra: un enfoque agronómico y ecofisiológico". *Agronomía Costarricense*, vol. 12, no. 1, 1988, pp. 131-146, ISSN 2215-2202.
17. Carter, G. A. y Knapp, A. K. "Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration". *American Journal of Botany*, vol. 88, no. 4, 4 de enero de 2001, pp. 677-684, ISSN 0002-9122, 1537-2197, PMID: 11302854.
18. Balážová, R.; Blehová, A.; Demko, V.; Breznenová, K. y Hudák, J. "Influence of irradiance on chlorophyll synthesis in *Picea abies* calli cultures". *Biologia Plantarum*, vol. 55, no. 1, marzo de 2011, pp. 183-186, ISSN 0006-3134, 1573-8264, DOI 10.1007/s10535-011-0027-5.
19. Mariño, Y. A. "Respuesta fotosintética de *Coffea arabica* a diferentes niveles de luz y disponibilidad hídrica". *Acta Agronómica*, vol. 63, no. 2, 21 de mayo de 2014, pp. 128-135, ISSN 2323-0118, 0120-2812, DOI 10.15446/acag.v63n2.38454.
20. Arboleda, M. E. "Efecto de la irradiancia en el crecimiento y desarrollo de *Aptenia cordifolia* (L.f.) schwantes como cobertura ornamental". *Bioagro*, vol. 23, no. 3, 2011, pp. 175-184, ISSN 1316-3361.
21. Rivera, Y. D.; Cayón, D. G. y López, J. E. "Caracterización fisiológica y morfológica de palmas americanas de aceite (*Elaeisoleifera* HBK Cortés) y sus híbridos (*Elaeisoleifera* × *Elaeisqueensis*) de la plantación Indupalma". *Agronomía Colombiana*, vol. 31, no. 3, 2013, pp. 314-323, ISSN 0120-9955.
22. Suárez, A.; Guevara, M.; González, M.; Cortez, R. y Arredondo, V. B. "Crecimiento y composición bioquímica de *Thalassiosira pseudonana* (Thalassiosirales: Thalassiosiraceae) bajo cultivo semi-continuo en diferentes medios y niveles de irradiancias". *Revista de Biología Tropical*, vol. 61, no. 3, septiembre de 2013, pp. 1003-1013, ISSN 0034-7744.
23. Cambrón, S. V. H.; España, B. M. L.; Sánchez, V. N. M.; Sáenz, R. C.; Vargas, H. J. J. y Herrerías, D. Y. "Producción de clorofila en *Pinus pseudostrobus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo". *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, vol. 17, no. 2, 2011, pp. 253-260, ISSN 2007-4018.
24. Li, T.; Heuvelink, E.; Dueck, T. A.; Janse, J.; Gort, G. y Marcelis, L. F. M. "Enhancement of crop photosynthesis by diffuse light: quantifying the contributing factors". *Annals of Botany*, vol. 114, no. 1, 7 de enero de 2014, pp. 145-156, ISSN 0305-7364, 1095-8290, DOI 10.1093/aob/mcu071, PMID: 24782436.
25. Nughes, L.; Colares, M.; Hernández, M. y Arambarri, A. "Morfo-anatomía de las hojas de *Celtis ehrenbergiana* (Celtidaceae) desarrolladas bajo condiciones naturales de sol y sombra". *Bonplandia*, vol. 22, no. 2, 2013, pp. 159-170, ISSN 1853-8460.
26. Camargo, M. A. B. y Marenco, R. A. "Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia". *Acta Amazonica*, vol. 41, no. 2, 2011, pp. 205-212, ISSN 0044-5967, DOI 10.1590/S0044-59672011000200004.
27. Naizaque, J.; García, G.; Fischer, G. y Melgarejo, L. M. "Relación entre la densidad estomática, la transpiración y las condiciones ambientales en feijoa (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret)". *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*, vol. 17, no. 1, junio de 2014, pp. 115-121, ISSN 0123-4226.

Recibido: 22 de septiembre de 2015

Aceptado: 15 de marzo de 2016