

## Respuestas de escape a la sombra en *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis* (Gramineae-Poaceae)

### Shade avoidance syndrome in *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* (Gramineae- Poaceae)

J. Ascencio y J.V. Lazo

Universidad Central de Venezuela Facultad de Agronomía Instituto de Botánica Agrícola. Maracay, Aragua.Venezuela

#### Resumen

Para el control integrado de malezas es muy importante el efecto de la sombra entre malezas y cultivo por lo que se evaluó el efecto de la calidad y cantidad (Densidad de Flujo Fotónico, DFF 400-700 nm) de la sombra sobre dos especies de malezas que conviven con el cultivo de caña de azúcar (*Saccharum* spp. híbrido). Las plantas, en grupos de 10 sembradas en macetas con suelo, se colocaron dentro de gabinetes de vegetación cubiertos con papel celofán de colores rojo, azul y verde y un tercer grupo sin cubrir, todos colocados al aire libre plena exposición solar (alta DFF), mientras que un cuarto grupo se colocó bajo un cobertizo con sombra neutra de baja DFF. Se determinó la transmitancia ( $A = -\log T$ ) del papel celofán mediante barrido espectrofotométrico de 380 a 800 nm (calidad de la radiación). Los efectos de la sombra se compararon para cada especie por separado (análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis) cuando las plantas en alguno de los cinco ambientes mostraron síntomas visibles de deterioro. Los resultados se discuten con base a las estrategias de cada especie para escapar a la sombra en cuanto a producción de biomasa, macollamiento, área foliar, altura y floración. Esto permitió inferir una aclimatación diferencial a la sombra en las dos especies siendo más sensible *L. filiformis* que, a diferencia de *R. exaltata*, podría ser controlada por el cierre del dosel del cultivo. La respuesta de escape a la sombra de esta última podría explicar la mayor capacidad competitiva con caña de azúcar en condiciones de cultivo.

**Palabras clave:** aclimatación, sombra, escape, *Leptochloa filiformis*, *Rottboellia exaltata*, caña de azúcar.

---

Recibido el 16-2-2008 ● Aceptado el 15-9-2009

Autor de correspondencia e-mail: jocelyneorama@gmail.com; josevicente.lazo@gmail.com

Proyecto FONACIT S1-2002000512

## Abstract

Shade effects among and within weed and crop plants is an important part of integral control practices. To study shade quality (wave length) and quantity (Photon flux density, PFD 400-700 nm) effects on two noxious weeds in sugarcane (*Saccharum* spp hybrid) crops, plants in groups of ten, were grown in pots containing soil shaded by cabinets covered with red, blue and green cellophane paper and under a low PFD neutral shade while another group of plants was left uncovered. Cabinets were directly exposed to daylight. Previous to the experiment, cellophane paper samples were scanned for Transmittance ( $A = -\log T$ ) from 380 to 800 nm using a spectrophotometer. Treatment effects were compared separately for each species (Kruskal-Wallis non-parametric test) when plants in any of the groups showed visual symptoms of deterioration. Results showed different shade avoidance strategies in biomass production, tillering, leaf area, plant height and flowering revealing different capacity of acclimation to shade in these two species. *L. filiformis*, was more sensitive to shade, thus it may be controlled by canopy closure. *R. exaltata* showed a higher shade avoidance response rendering it capable of competing for a longer time with the sugarcane crop under cultivation.

**Key words:** acclimation, shade, avoidance, *Leptochlora filiformis*, *Rottboellia exaltata*, sugarcane.

## Introducción

Los cambios que experimentan las plantas cuando se exponen a la radiación pueden ser temporales o permanentes, son hereditarios y aparentemente adaptativos (Maloof *et al.*, 2001), por lo que las investigaciones más recientes se han dirigido a la captación y transmisión de las señales de sombra que perciben y emiten las plantas y las respuestas de crecimiento que de ellas se originan (Ballaré y Casal, 2000; Ballaré *et al.*, 1991; Pierik, *et al.*, 2005). Algunas plantas tienen la capacidad para aclimatarse a la sombra y existen especies y ecotipos que escapan a la sombra y las que no tienen esta capacidad (Lambers *et al.*, 1998; Schmitt, 1997).

Las plantas perciben y transmiten la señal de sombra como la pro-

## Introduction

Changes experimented by plants when exposed to radiation can be temporary or permanent, are hereditary and apparently adaptive (Maloof *et al.*, 2001), thus, the more recent researches have been guided to the capturing and transmission of shadow signals perceived and emitted by plants and the growth responses coming from them (Ballaré and Casal, 2000; Ballaré *et al.*, 1991; Pierik, *et al.*, 2005). Some plants have the ability of getting acclimatize to shadow and there are species and ecotypes that avoid from shadow and others does not. (Lambers *et al.*, 1998; Schmitt, 1997).

Plants perceive and transmit the shadow signal as the proportion between radiation in red (655-725 nm) and remote red (725-750 nm) of

porción entre la radiación en el rojo (655-725 nm) y rojo lejano (725-750 nm) del espectro (R/RL). Esta proporción es menor debajo de un dosel de plantas (Smith, 1982; Smith y Whitelam, 1987).

El conjunto de cambios que se producen en la planta forman el "síndrome de escape a la sombra" (SES), Smith y Whitelam 1987) el cual se origina cuando se capta la señal RL que es una señal de proximidad entre plantas (Ballaré *et al.* 1990, Ballaré y Casal, 2000; Keara y Whitelam, 2005; Friml y Sauer, 2008) y a su vez, la señal inicial de que hay sombra.

Utilizando especies que no toleran la sombra, se pudo determinar la influencia de plantas vecinas sobre el alargamiento de los entrenudos demostrándose la importancia tanto de la proporción R/RL como de la disminución de la densidad de flujo fotónico (DFP) dentro del dosel, en la modulación de estos procesos (Ballaré y Casal 2000). La importancia de R/RL varía con la densidad del follaje lo cual ha sido también observado en ensayos de campo (Monaco y Briske, 2000). En este sentido, Caton *et al.* (2001), resaltaron la importancia de la distribución vertical del área foliar en términos de densidad de área foliar.

De acuerdo a Brainard *et al.* (2005), es muy importante caracterizar la respuesta de las malezas a la sombra del dosel del cultivo con fines agronómicos; sin embargo, esto ha sido poco estudiado en cultivos de importancia agronómica en el país.

Por lo anterior el presente trabajo tuvo por objeto caracterizar, en una primera aproximación, la res-

spectrum (R/RL). This proportion is lower under a plants canopy (Smith, 1982; Smith and Whitelam, 1987).

The changes group produced in plant forms the "shadow avoidance syndrome" (sas), Smith and Whitelam 1987) which comes from RL signal is captured that is a proximity between plants (Ballaré *et al.* 1990, Ballaré and Casal, 2000; Keara and Whitelam, 2005; Friml and Sauer, 2008) and at the same time, the initial signal that there is shadow.

By using species intolerant to shadow, the influence of neighbors plants can be determined on the internodes enlargement being showing that importance of R/RR proportion and of decrease of photonic flux density (PFD) inside canopy, in modulation of these processes (Ballaré and Casal 2000). The R/RR importance varies with foliage density which also has been observed in field essays (Monaco and Briske, 2000). Caton *et al.* (2001), pointed out the importance of vertical distribution of foliar area in terms of foliar area density.

According to Brainard *et al.* (2005), it is very important to characterize the weeds response to the shadow of crop canopy with agronomical purposes; however, this has not been widely studied in country.

Thus, this research looking for characterizing, in a first approximation, the response of two common gramineae species in the sugarcane crop systems, to different radiation qualities and its potential of shadow avoidance.

puesta de dos especies de gramíneas comunes en los sistemas de cultivo de caña de azúcar, a diferentes calidades de radiación y su potencial de escape a la sombra.

## Materiales y métodos

**Material vegetal:** se utilizaron semillas de plantas de *Rottboellia exaltata* (*Rottboellia cochinchinensis* (Lour.) Cayton) y *Leptochloa filiformis* (Lam.), Gramineae-Poaceae, obtenidas de plantaciones comerciales de caña de azúcar en Chivacoa, estado Yaracuy.

**Establecimiento del ensayo:** en materos de 227 cm<sup>2</sup> y 1,5 kg con suelo fertilizado se sembraron bajo cobertizo las semillas de *Rottboellia* y *Leptochloa* y una vez establecidas las plántulas se trasladaron en cinco grupos, cada uno de 10 materos por especie que se distribuyeron, en un diseño completamente aleatorizado, al aire libre en espacios abiertos en la Universidad Central de Venezuela (UCV), Maracay, de la siguiente forma: tres grupos de 10 materos de cada una de las especies se colocaron por separado debajo de cajas de vegetación de 1 m<sup>3</sup> elaborados en malla gruesa forrados con papel celofán de color azul, verde y rojo, respectivamente. Otro grupo de materos se dejó a plena exposición solar al aire libre (sin cubrir) y un último grupo se colocó dentro de un cobertizo con sombra neutra, de baja densidad de flujo fotónico (DDF) de radiación fotosintéticamente activa (RFA 400-700 nm).

Previo a la realización de los ensayos, se examinaron muestras del

## Materials and methods

**Vegetal material:** Seeds of *Rottboellia exaltata* (*Rottboellia cochinchinensis* (Lour.) Cayton) and *Leptochloa filiformis* (Lam.) Gramineae-Poaceae plants were used, obtained from sugarcane commercial plantations in Chivacoa, Yaracuy state.

**Essay establishment:** *Rottboellia* and *Leptochloa* seeds were sowed in 227 cm<sup>2</sup> pots and 1.5 kg under shed with fertilized soil and once plantlets established were moved in five (5) groups, each of ten pots by specie distributed in a complete at random design, open air in open spaces in the Universidad Central de Venezuela (UCV), Maracay, as follows: three groups of 10 pots each species were separately placed under vegetation layers of 1 m<sup>3</sup> made in thick mesh covered with blue, green and red cellophane paper, respectively. Other pots group was exposed to open air sun light (without cover) and a last group was placed inside of shed with neutral shadow, of low photonic flux density (FFD) of photosynthetically active radiation (PAR RFA 400-700 nm).

Previous to essays making, each color cellophane paper samples were examined with a spectrophotometer Spectronic 21 being obtained the transmittance sweep for the rank 380-750 nm. The transmittance is defined in the relationship: Absorbance = -log T and does not refers to the physical process of light transmission through an object, but to the light fraction incident that goes through a sample or object expressed by the relationship between A and T. The results are shown in figure 1.

papel celofán de cada color con un espectrofotómetro Spectronic 21 obteniéndose el barrido de Tramitancia para el rango 380-750 nm. La Tramitancia se define en la relación: Absorbancia =  $-\log T$  y no se refiere al proceso físico de transmisión de la luz a través de un objeto, sino a la fracción de luz incidente que pasa a través de una muestra u objeto expresada por la relación entre A y T. Los resultados se muestran en la figura 1.

Una vez forrados los gabinetes con el papel celofán, se determinó la DFF ( $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-2}$ ) con un radiómetro LiCor LI-185B provisto de un sensor cuántico (radiación fotosintéticamente activa, RFA, 400-700 nm), en diferentes puntos dentro del gabinete. Los valores se obtuvieron a mediodía para un día claro y despejado y reflejan el promedio de las observaciones en cada caso (cuadro 1). Las labores de manejo de las plantas se realizaron después de la puesta del sol, levantando el gabinete por uno de sus lados.

**Muestreo de las plantas:** se realizó un muestreo único de todas las plantas en cada uno de los 10 materos de cada grupo, cuando se apreciaron diferencias entre los tratamientos de sombra y plena exposición solar, lo cual ocurrió al los 43 días en *Leptochloa* y 36 en *Rottboellia*. Como las dos especies son macolladoras, se cosechó la totalidad de las plantas en cada uno de los materos individualizándose dentro de lo posible para evaluar la presencia de flores y frutos y para la obtención de datos primarios de número de brotes, área foliar y biomasa seca (raíces, ta-

Once formed cabinets with cellophane paper, PFD was determined ( $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-2}$ ) with a radiometer LiCor LI-185B with a Quantum sensor (photosynthetically active radiation 400-700 nm), in different points inside the cabinet. The values were obtained midday for clear day and reflects the observations average any case (table 1). The management labors of plants were made after sunset, arising cabinet one side.

**Plants sampling:** An only sampling was accomplished in every plant each of 10 pots, when differences between were appreciated in shadow treatments and total solar exposition, which happened at 43 days in *Leptochloa* and 36 in *Rottboellia*. Like the two species are tillering, total of plants was harvested each of pots being individualized as possible with the aim to evaluate the flowers and fruits presence and for the primary data obtaining of buds number, foliar area and dry biomass (roots, stems and leaves). The results were expressed by area unit of recipient in where plants grown. Also, the foliar area reason (FAR) was estimated like the relationship between the total foliar area and the total dry biomass of plants.

**Statistical analysis of results:** Data were subjected to the normality tests and for different cases, no parametric analysis of variance was carried out by ranks of Kruskal-Wallis; in other way the parametric Anavar was used. When results of Anavar were significant for the different treatments, the mean separation tests was made for a probability of 0.05 (Tukey, HSD).

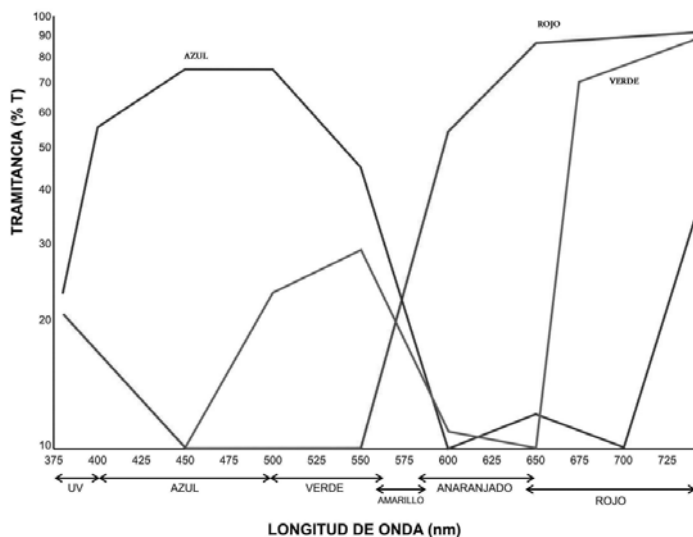


Figura 1. Espectro de trasmisión de radiación (% T) obtenido por barrido espectrofotométrico de segmentos del papel celofan rojo, azul y verde utilizado para forrar los gabinetes donde crecieron las plantas.

Figure 1. Radiation transmission spectrum obtained by spectrophotometric scanning of cellophane paper red, blue and green segments used to cover cabinets where plants were grown.

llos y hojas). Los resultados se expresaron por unidad de área del recipiente donde crecieron las plantas. Adicionalmente se calculó la razón de área foliar (RAF) como la relación entre el área foliar total y la biomasa seca total de las plantas.

**Análisis estadístico de los resultados:** los datos fueron sometidos a las correspondientes pruebas de normalidad y para los casos donde no se cumplieron los supuestos de normalidad, se realizaron análisis de varianza no paramétrica por rangos de Kruskal-Wallis; de otra forma se utilizó el Anavar paramétrico. Cuando los resultados del anavar fueron

## Results and discusión

When comparing the *Rottboellia* and *Leptochloa* growth to total sunlight and artificial shadow of different quality produced by filters of red, blue and green cellophane paper and neutral of low PFD (shed), differences in relation to: tillering density (buds.m<sup>-2</sup>); dry biomass accumulation (g.m<sup>-2</sup>); foliar area accumulation (cm<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>); leaves density (g.m<sup>-2</sup>); roots density (g.m<sup>-2</sup>); dry biomass accumulation of shoot (g.m<sup>-2</sup>) and flowering occurrence were observed. Plants grown under shed with neutral and low shadow (180

**Cuadro 1. Valores promedio de irradiancia ( $\text{W.m}^{-2}$ ), densidad de flujo fotónico ( $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) e iluminación (lux) obtenidos a mediodía en días claros y despejados para los diferentes ambientes utilizados para crecer las plantas: 1) plena exposición solar, 2) cobertizo neutro de baja intensidad y 3) cobertura: gabinetes de vegetación colocados al aire libre forrados con papel celofán rojo, azul y verde.**

**Table 1. Irradiance average values ( $\text{W.m}^{-2}$ ), photonic flux density ( $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) and lighting (lux) midday obtained in clear days for the different environments used to grow plants: 1) total solar exposition, 2) neutral shed of low intensity and 3) shed: vegetable cabinet's free-air placed and covered with red, blue and green cellophane paper.**

Cantidad de radiación	Plena exposición solar *	Cobertizo	Cobertura		
			Rojo	Azul	Verde
Irradiancia ( $\text{W.m}^{-2}$ )	900	150	660	300	540
Densidad de flujo fotónico ( $\mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	1600	180	540	600	570
Iluminación (lux)	87.000	9300	28.000	30.000	33.000

\*Plantas creciendo al aire libre sin ninguna cobertura.

significativos para los diferentes tratamientos, se realizó la prueba de separación de medias para una probabilidad de 0,05 (Tukey, HSD).

## Resultados y discusión

Al comparar el crecimiento de *Rottboellia* y *Leptochloa* a plena exposición solar y sombra artificial de diferente calidad producida por filtros de papel celofán de color rojo, azul y verde y neutro de baja DFF (cobertizo), se observaron diferencias en cuanto a: densidad de macollamiento (brotes. $\text{m}^{-2}$ ); acumulación de biomasa seca ( $\text{g.m}^{-2}$ ); acumulación de área foliar ( $\text{cm}^2.\text{m}^{-2}$ ); densidad de hojas ( $\text{g.m}^{-2}$ ); densidad de raíces ( $\text{g.m}^{-2}$ ); acu-

$\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) produced different responses in comparison with plants under artificial filters, with a similar PFD average of 570  $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  enough to keep a sustained growth of plants. This also contrast with responses to total solar exposition (high R/RR relationship to a PFD of 1600  $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ).

One of vegetative growth characteristics of Poaceae is the tillering ability, that it is very sensitive to quality and quantity of radiation, while the internodes enlargement of tillering is related to the radiation quality. As observed in figure 2, the tillering density (buds. $\text{m}^{-2}$ ) in *Leptochloa* was no significant under red and blue filters, but in *Rottboellia*,

mulación de biomasa seca del vástago ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) y ocurrencia de floración. Se pudo observar, que las plantas que crecieron bajo cobertizo con sombra neutra y baja DFF ( $180 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) produjeron respuestas diferentes en comparación con las plantas crecidas bajo filtros artificiales, con una DFF promedio similar de  $570 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  suficiente para mantener un crecimiento sostenido de las plantas. Lo anterior también contrasta con las respuestas a plena exposición solar (mayor relación R/RL a una DFF de  $1600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

Una de las características del crecimiento vegetativo de las Poaceae es la capacidad de macollamiento, que es muy sensible a la calidad y cantidad de la radiación, mientras que el alargamiento de los entrenudos de los macollos esta asociada a la calidad de radiación. Tal como se puede observar en la figura 2, la densidad de macollamiento ( $\text{brotes} \cdot \text{m}^{-2}$ ) en *Leptochloa* no fue significativamente diferente bajo filtros rojo y azul pero en *Rottboellia*, aunque no estadísticamente significativo, se notó un efecto estimulador del rojo lo cual es propio de plantas que responden a un ambiente lumínico con una proporción R/RL mayor que uno. Se observaron diferencias entre las dos especies bajo filtro verde y un menor macollamiento de *Rottboellia* a plena exposición solar, esto como consecuencia del menor alargamiento de los entrenudos por macollo y plantas más vigorosas pero en menor cantidad. Se observó el efecto estimulador del rojo y el azul sobre la densidad de macollamiento en ambas especies.

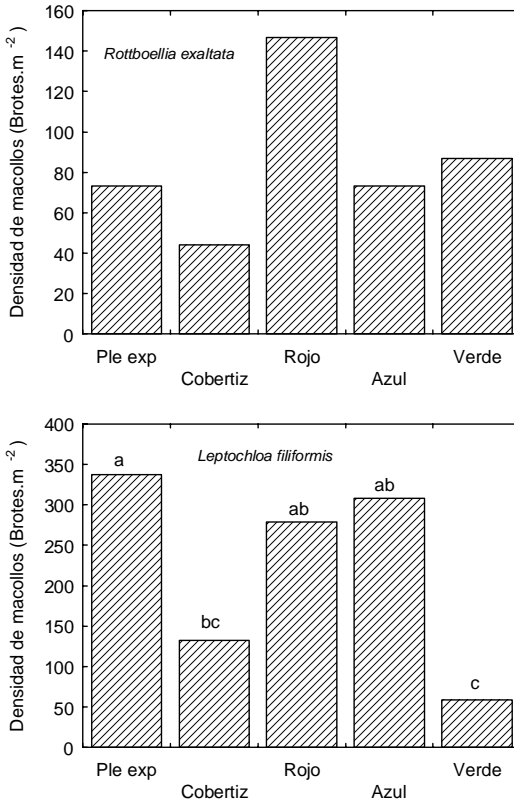
La diferencia en la densidad de macollamiento de *Leptochloa* no fue

although no statistically significant, a stimulator effect of red which is proper from plants that respond to a light environment with an R/RR proportion higher than one. Differences between the two species under green filter and a lower tillering of *Rottboellia* to total solar exposition, as a consequence of lower internodes enlargement by tillering and more vigorous plants but in a lesser extent. The stimulator effect of red and blue on tillering density in both species was observed.

The difference in tillering density of *Leptochloa* was not significant under blue, red and neutral filters of low PFD, but it was significant higher to total exposition than under shed (neutral shadow of low PFD) and green, that indicated the lower acclimatizing to shadow, reported for other species of same genre (*L. fusca* (L.) Kunth ssp. *fascicularis* (Lam.) N. Snow as no tolerant to shadow (U.S. Department of Agriculture, 2009). This contrast with those observed in *Rottboellia*, because tillering density under shed were not significant different to those observed in total exposition, which permitted to infer a superior acclimatizing degree to shadow (through avoiding) in terms of radiation quantity (PFD).

When comparing the total dry biomass accumulation (shoot and roots), it was observed that differences were not significant in *Rottboellia* to total exposition, red and green filter, and shed; but when comparing results under red filter respect to blue (figure 3). On the other hand, a different response was observed in *Leptochloa*, because the dry biomass accumulation was significant





**Figura 2. Efecto de calidades de luz sobre densidad de macollos en *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = Cobertizo y coberturas rojo, azul y verde. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0,05 (Tuckey, HSD).**

**Figure 2. Effect of light qualities on tiller density in *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers. Bars with same setter do not differ for  $\alpha$  0.05 (Tuckey, HSD).**

significativa bajo filtros azul, rojo y neutro de baja DDF, pero si fue significativamente mayor a plena exposición que bajo cobertizo (sombra neutra de baja DFF) y verde, lo que indicó la menor aclimatación a la sombra, ya reportada para otras especies del mismo género (*L. fusca* (L.) Kunth

higher to total exposition than under shed and red and green filters, sign of a lower acclimatizing of this specie to shadow, in this case in quality terms, there was not differences between total exposition and blue filter.

The stimulator effect of red on the foliar area of *Rottboellia* was

ssp. *fascicularis* (Lam.) N. Snow como no tolerante a la sombra (U.S. Department of Agriculture, 2009). Lo anterior contrasta con observado en *Rottboellia*, ya que la densidad de macollamiento bajo cobertizo no fue significativamente diferente a lo observado a plena exposición, lo cual permitió inferir un grado superior de aclimatación a la sombra (mediante escape) en términos de cantidad de radiación (DFF).

Al comparar a la acumulación de biomasa seca total (vástago y raíces), se observó que las diferencias no fueron significativas en *Rottboellia* a plena exposición, filtro rojo, verde y cobertizo pero si al comparar los resultados bajo filtro rojo con respecto al azul (figura 3). Por otra parte, en *Leptochloa* se observó una respuesta diferente, ya que la acumulación de biomasa seca fue significativamente mayor a plena exposición que bajo cobertizo y filtros rojo y verde, indicio nuevamente de una menor aclimatación de esta especie a la sombra, en este caso en términos de calidad, no habiendo diferencia entre plena exposición y filtro azul.

En la figura 4, se observó el efecto estimulador del rojo sobre el área foliar en *Rottboellia*, aunque no estadísticamente significativo, mayor que bajo sombra neutra, filtros azul y verde y plena exposición; por otra parte bajo filtro azul se observó la mayor producción de área foliar en *Leptochloa*, observándose diferencias significativas únicamente entre el azul y plena exposición solar y cobertizo.

El efecto sobre la densidad de biomasa seca foliar ( $\text{g.m}^{-2}$ ) en *Rottboellia* (figura 5) fue similar a ple-

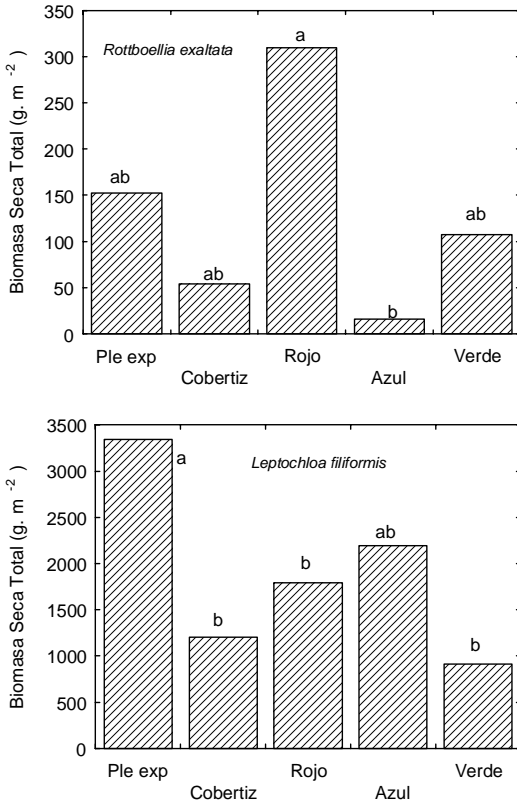
observado in figure 4, despite no statistically significant, higher than under neutral shadow, blue and green filters and total exposition; on the other hand, the lower production in foliar area of *Leptochloa* was observed under blue filter, being found significant differences between the blue one and total solar exposition and shed.

The effect on foliar dry biomass density ( $\text{g.m}^{-2}$ ) in *Rottboellia* (figure 5) was similar to total solar exposition, under shed and filters being observed the red stimulator effect. In *Leptochloa*, it was observed under blue and red filters but the differences were not significant when comparing groups among them.

In figure 6, the effect of treatments on the accumulation of dry biomass of roots ( $\text{g.m}^{-2}$ ) which was higher to total exposition and red in *Rottboellia* being the differences no significant. In contrast, a remarkable increase of roots biomass was observed in *Leptochloa* to total exposition, which was significantly higher than under shed and blue, red and green filters, with no significant differences.

These results, obtained in the accumulation of roots dry biomass, showed the higher sensibility of *Leptochloa* to shadow as a product of a lower develop of radical system (figure 6), which did not permit a sustained growth of plants. This hypothesis, supported the fact that this specie showed "emergency flowering", under conditions of shed shadow and blue filter, but no to total solar exposition and red filter, conditions of no shadow, characterized by a high R/RR relationship.

This is a common strategy in



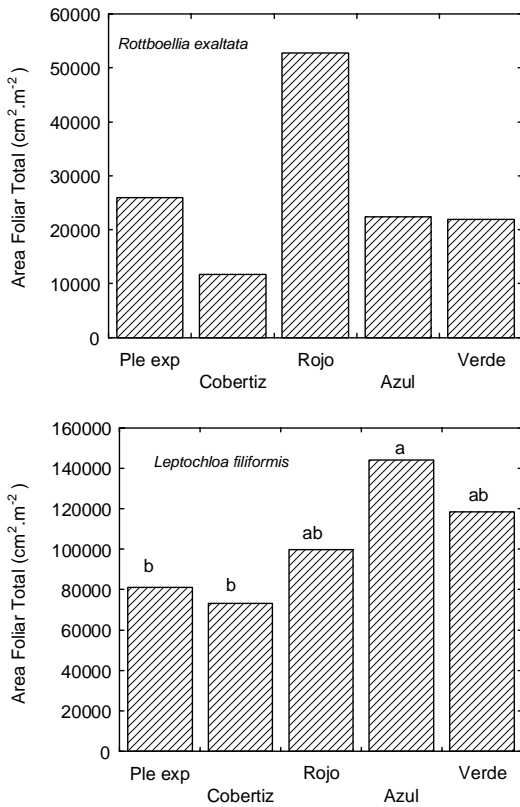
**Figura 3. Efecto de calidades de luz sobre la biomasa total de plantas de *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = Cobertizo y coberturas rojo, azul y verde. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0,05 (Tuckey, HSD).**

**Figure 3. Effect of light qualities on total biomass of *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* plants. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers. Bars with the same letter do not differ for  $\alpha$  0.05 (Tuckey, HSD).**

na exposición solar, bajo cobertizo y filtros observándose el efecto estimulador del rojo. En *Leptochloa*, se observó bajo filtros azul y rojo pero las diferencias no fueron significativas al comparar los grupos entre si.

En la figura 6, se observó el efec-

many species to guarantee some seeds production in shadow conditions (Monaco and Briske, 2000; Smith and Whitelam, 1987; Smith, 1982), and contrast with *Rottboellia* response, in which flowering was not observed but shadow avoidance did.



**Figura 4. Efecto de calidades de luz sobre el área foliar total de plantas de *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = Cobertizo y coberturas rojo, azul y verde. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0,05 (Tuckey, HSD).**

**Figure 4. Effect of light qualities on the total foliar area of *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* plants. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0.05 (Tuckey, HSD).**

to de los tratamientos sobre la acumulación de biomasa seca de raíces (g.m<sup>-2</sup>) la cual fue mayor a plena exposición y rojo en *Rottboellia* siendo no significativas las diferencias. En contraste, en *Leptochloa* se observó un notable incremento de la biomasa de

The interpretation of results obtained for the foliar area reason (FAR) are shown in figure 7: (a) the *Rottboellia* FAR was higher in every treatments in comparison with *Leptochloa*, (b) in *Rottboellia* any of treatments affected the FAR and (c)

raíces a plena exposición, el cual fue significativamente mayor que bajo cobertizo y filtros azul, rojo y verde, dentro de las cuales las diferencias no fueron significativas.

Estos resultados, obtenidos en la acumulación de biomasa seca de raíces, pusieron en evidencia la mayor sensibilidad de *Leptochloa* a la sombra producto de un menor desarrollo del sistema radical (figura 6), lo cual no permitió un crecimiento sostenido de las plantas. Esta hipótesis, adquirió fuerza en el hecho de que en esta especie ocurrió "floración de emergencia", bajo condiciones de sombra de cobertizo y filtro azul, pero no a plena exposición solar y filtro rojo, condiciones de no sombra, caracterizada por una elevada relación R/RL.

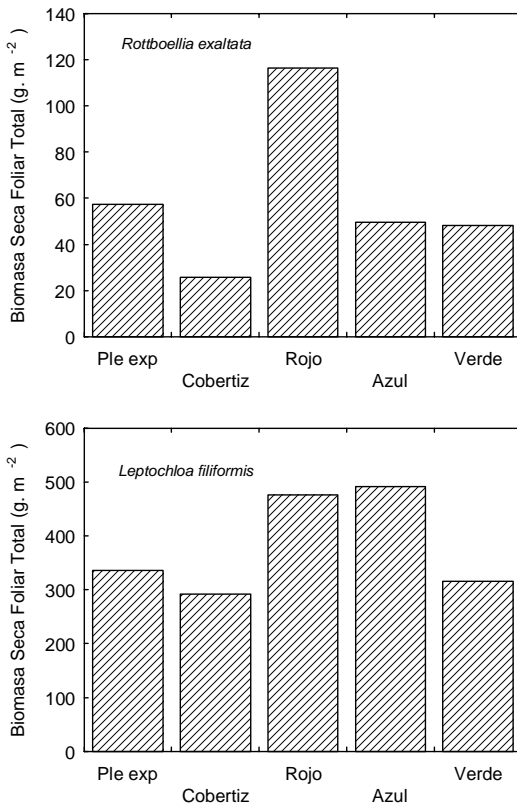
La anterior, es una estrategia común en muchas especies para garantizar alguna producción de semillas en condiciones de sombra (Monaco y Briske, 2000; Smith y Whitelam, 1987; Smith, 1982), y contrasta con la respuesta de *Rottboellia* donde no se observó floración pero si escape a la sombra.

La interpretación de los resultados obtenidos para la razón de área foliar (RAF) que se muestran en la figura 7, indicaron lo siguiente: (a) la RAF de *Rottboellia* fue mayor en todos los tratamientos en comparación con *Leptochloa*, (b) en *Rottboellia* ninguno de los tratamientos afectó la RAF y (c) en *Leptochloa* hubo diferencias entre los tratamientos, pudiéndose agrupar respuestas similares no estadísticamente diferentes bajo condiciones de cobertizo, rojo y azul. Se encontraron diferencias bajo cobertizo y azul con respecto a plena exposi-

en *Leptochloa* there was differences between treatments; similar responses no statistically different could be grouped under shed, red and blue conditions. Differences were found under shed and blue respect to a total solar exposition, blue but on the other hand, the FAR under green filter was statistically superior to all the treatments.

These results showed that FAR was very influenced for shadow quality and quantity in *Leptochloa*, but in *Rottboellia* and the species modulates the total biomass distribution and production of foliar area in differential way. In case of *Rottboellia*, the higher FAR constitutes an avoidance positive response to that guarantee plants to produce higher foliar area by unit of total biomass. It is possible to detach that plants, reported like C4 (Laetsch, 1974) are not common in shadow environments (Lambers *et al.*, 1998), and for this reason generally shows acclimatizing or adjustment, and because of this, detaches the sensitivity of *Leptochloa* to shadow. Very different case in relation to *Rottboellia*, reported like no tolerant to shadow (Patterson, 1979), that shows avoidance or evasion in these conditions.

Studies carried out with the seaside gramineae C4, *Schizachyrium scoparium* (Monaco and Briske, 2000) showed that this plant express responses of shadow avoidance, in conditions of a low R/RR relationship, modulated by the life cycle phase and the plants age. In rice crop, the *Ammania coccinea* ("arbolito de navidad" or "palito de agua") shows a high phenotypic and physiological plasticity that seems to explain its persistence



**Figura 5. Efecto de calidades de luz sobre la biomasa foliar de plantas de *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = Cobertizo y coberturas rojo, azul y verde.**

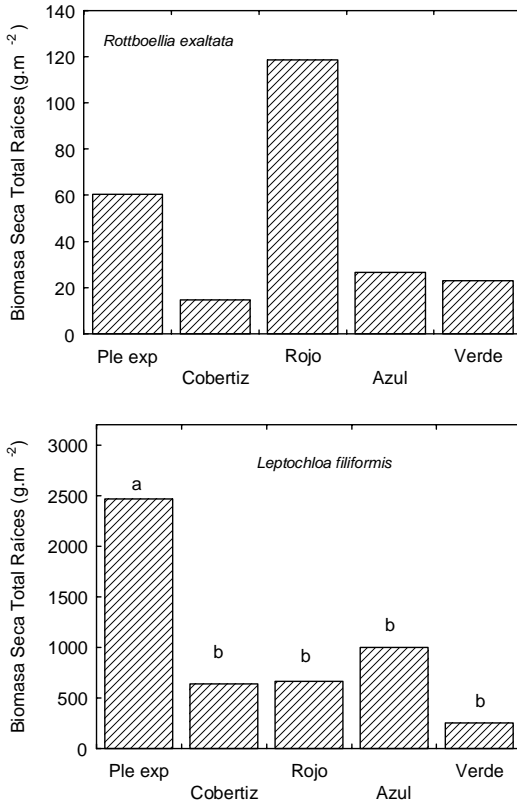
**Figure 5. Effect of light qualities on the foliar biomass of *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* plants. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers.**

ción solar, pero por otra parte la RAF bajo filtro verde fue estadísticamente superior a todos los tratamientos.

Estos resultados indicaron que la RAF estuvo muy influenciada por la calidad y cantidad de la sombra en *Leptochloa*, pero no en *Rottboellia* y que las especies modulan la distribución de la biomasa total y la producción de área foliar en forma diferen-

in rice fields, that is why shadow could be little efficient as control measure (Gibson *et al.*, 2001). On the contrary, *Cyperus rotundus* (Purple Nutsedge) seems to be almost totally controlled by shadow (Ascencio *et al.*, 2005; Bielinski *et al.*, 1997; Lara, 2005).

Persistence of *R. exaltata* with sugarcane crop was partially related to the ability of shadow avoidance



**Figura 6.** Efecto de calidades de luz sobre la biomasa de raíces de plantas de *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = Cobertizo y coberturas rojo, azul y verde. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0,05 (Tuckey, HSD).

**Figure 6.** Effect of light qualities on the biomass of roots of *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* plants. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers. Bars with the same letter do not differ for  $\alpha$  0.05 (Tuckey, HSD).

cial. En el caso de *Rottboellia*, la mayor RAF constituye una respuesta positiva de escape a la sombra que garantiza a las plantas producir mayor área foliar por unidad de biomasa total. Cabe resaltar que las plantas, reportadas como C4 (Laetsch, 1974)

(Lara, 2005). The case of *L. filiformis* was very different because it is sensitive to shadow, thus, the impact of seeds bank on control practices would be more important in *Rottboellia* than in *Leptochloa*. These results agreed with those of Rajcan *et*

no son comunes en ambientes de sombra (Lambers *et al.*, 1998), razón por la cual generalmente presentan aclimatación o ajuste, por lo que la sensibilidad de *Leptochloa* a la sombra llama la atención. Caso muy diferente el de *Rottboellia*, reportada como planta no tolerante a la sombra (Patterson, 1979), que presenta escape o evasión en estas condiciones.

Estudios realizados con la gramínea costera C4, *Schizachyrium scoparium* (Monaco y Briske, 2000) demostraron que esta planta expresa respuestas de escape a la sombra, en condiciones de una baja relación R/RL, moduladas por la fase del ciclo de vida y la edad de las plantas. En el cultivo de arroz, la maleza *Ammania coccinea* (arbolito de navidad o palito de agua) presenta una elevada plasticidad fenotípica y fisiológica que parece explicar su persistencia en campos arroceros, por lo que la sombra por si sola podría ser poco eficiente como medida de control (Gibson *et al.*, 2001). Caso contrario el de *Cyperus rotundus* (corocillo) que parece ser controlado casi totalmente por la sombra (Ascencio *et al.*, 2005; Bielinski *et al.*, 1997; Lara, 2005).

La persistencia de *R. exaltata* con el cultivo de caña de azúcar estuvo asociada en parte a su capacidad de escape a la sombra (Lara, 2005). El caso de *L. filiformis* fue muy diferente por ser sensible a la sombra, por lo que el impacto del banco de semillas sobre las prácticas de control sería de mayor importancia en *Rottboellia* que en *Leptochloa*. Estos resultados coincidieron con los de Rajcan *et al.* (2002) y Bainard *et al.* (2005) en *Amaranthus*, donde la calidad y la cantidad de la

*al.* (2002) and Bainard *et al.* (2005) in *Amaranthus*, where quality and quantity of light affected plants development and phenology.

## Conclusions

The results of this research showed a higher acclimatizing ability to shadow in *R. exaltata* than in *L. filiformis*, because the plants plasticity to escape from shadow through growth responses in short term, under different filters used. On the other hand, the effect of shadow in neighbors plants can not be rule out, thus, the responses interpretation at this level is more complex than when is about individual plants.

*End of english version*

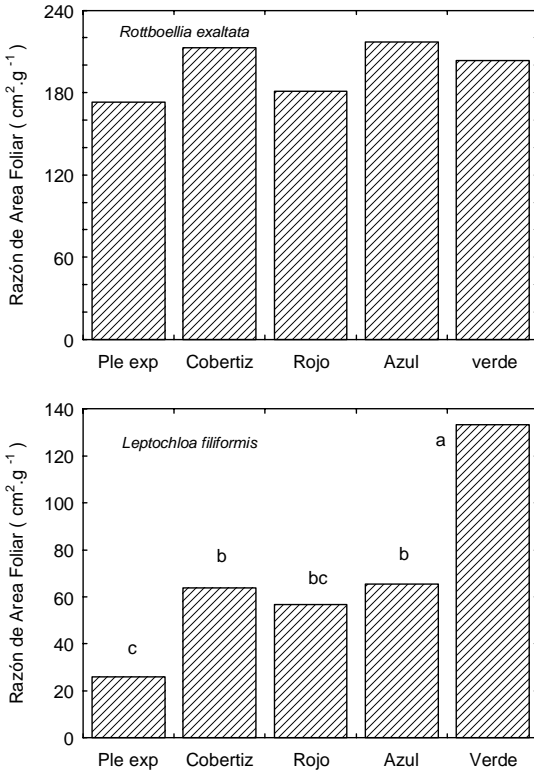
---

luz afectó el desarrollo y la fenología de las plantas.

## Conclusiones

Los resultados del presente trabajo indicaron una mayor capacidad de aclimatación a la sombra en *R. exaltata* que en *L. filiformis*, dada la plasticidad de las plantas para escapar a la sombra mediante respuestas de crecimiento en el corto plazo, bajo los diferentes filtros utilizados. Por otra parte, no se puede descartar el efecto de la sombra de plantas vecinas, por lo que la interpretación de las respuestas a este nivel es más complejo que si se trata de plantas individuales.





**Figura 7. Efecto de calidades de luz sobre la Razón de Área Foliar (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) de plantas de *Rottboellia exaltata* y *Leptochloa filiformis*. Ple exp = Plena exposición; Cobertiz = cobertizo y coberturas rojo, azul y verde. Barras con la misma letra no difieren para  $\alpha$  0,05 (Tuckey, HSD).**

**Figure 7. Effect of light qualities on foliar area reason (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) of *Rottboellia exaltata* and *Leptochloa filiformis* plants. Ple exp = Total exposition; Cobertiz = Shed and red, blue and green covers. Bars with same letter do not differ for  $\alpha$  0.05 (Tuckey, HSD).**

### Literatura citada

Ascencio, J., J.V. Lazo y E. Hernández. 2005. Respuesta a la calidad y cantidad de sombra en corocillo (*Cyperus rotundus* L.). Revista Saber (UDO) Supl.17:194-196.

Ballaré C.L., A.L. Scopel y R.A. Sánchez. 1990. Far-red radiation reflected

from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. Science 247:329-332.

Ballaré, C.L. y J.J. Casal. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. Field Crops Res. 67:149-160.

Ballaré, C.L., A.L. Scopel y R.A. Sánchez. 1991. Photocontrol of stem

- elongation in plant neighborhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell & Environ.* 14:57-65
- Bielinski, M.S., J.P. Morales-Payan y D.C. Shilling. 1997. Effects of shading on the growth of nutsedge (*Cyperus* spp.). *Weed Sci.* 45:670-673.
- Brainard, D.C., R.R. Bellinder y A. DiTommaso. 2005. Effects of canopy shade on the morphology, phenology, and seed characteristics of Powell amaranth. *Weed Sci.* 53:175-186.
- Caton, B.P., A.M. Mortimer, T.C. Foin, J.E. Hill, K.D. Gibson y A.J. Fisher. 2001. Weed shoot morphology effects on competitiveness for light in direct-seeded rice. *Weed Res.* 41:155-163.
- Gibson, K.D., A.J. Fisher y T.C. Foin. 2001. Shading and the growth and photosynthetic responses of *Ammania coccinea*. *Weed Res.* 4:59-67.
- Friml, J., y M. Sauer. 2008. Plant biology: in their neighbour's shadow. *Nature* 453:298-299.
- Keara, A.F. y G.C. Whitelam. 2005. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann. Bot.* 96:169-175.
- Laetsch, W.M. 1974. The C4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:27-52.
- Lambers, H., F.S. Chaplin III y T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. Nueva York. 540 pp.
- Lara Urdaneta, L. 2005. Evaluación de la flora maleza en asociación con la caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) con y sin interferencia de la sombra del dosel del cultivo en el municipio Bruzual, Estado Yaracuy. Trabajo de Grado para Magister Scientiarum en Agronomía. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. 128 pp.
- Maloo, J.N., J.O. Borevitz, T. Dabi, J. Lutes, R.B. Nehring, J.L. Redfern, G.T. Trainer, J. M. Wilson, T. Asami, C.C. Berry, D. Weigel y J. Chory. 2001. Natural variation in light sensitivity of *Arabidopsis*. *Nature Genetics* 29:441-446.
- Monaco, T.A. y D.D. Briske. 2000. Contrasting shade avoidance responses in two perennial grasses: A comparative field investigation in simulated sparse and dense canopies. The Ecological Society of America. 85<sup>th</sup> Annual Meeting (Abstract THO-3-29-5), Snowbird, Utha.
- Patterson, D.T. 1979. The effects of shading on the growth and photosynthetic capacity of itchgrass (*Rottboellia exaltata*). *Weed Sci.* 27:549-553.
- Pierick, R., F.F. Millenaar, A.J.M. Peeters y L.A.C.J. Voesenek. 2005. New perspectives in flooding research: the use of shade avoidance and *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.* 96:533-540.
- Rajcan, I., M. AghaAlikhani, C.J. Swanton y M. Tollenaar. 2002. Development of redroot pigweed is influenced by light spectral quality and quantity. *Crop Sci.* 42:1930-1936.
- Schmitt, J. 1997. Is photomorgenic shade avoidance adaptive? Perspectives from population biology. *Plant, Cell and Environ.* 20:826-830.
- Smith, H. y G.C. Whitelam. 1987. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environ.* 20:840-844.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoreception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:481-518.
- U.S. Department of Agriculture. 2009. Conservation Plant Characteristics. Disponible en: <http://plants.usda.gov/java/charProfile?symbol=LEFUF>. Fecha de consulta: 01 abril 2009.