

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Subdirección de Estudios de Posgrado



**Modificación en los Ambientes Espectrales de Crecimiento y
su Efecto Sobre el Comportamiento Fisiológico y Productividad
de *Lactuca sativa* L. y *Spinacia oleracea* L.**

T E S I S

**Que como Requisito Parcial para Obtener
el Grado de:**

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
en la Especialidad de:

BOTANICA

Presenta:

ADALBERTO BENAVIDES MENDOZA

Monterrey, N. L.

Abril de 1998



ANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

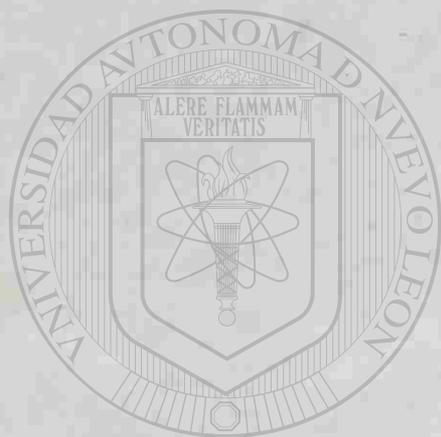


DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

TD
SB351
.L6
B4
c.1



1080087098



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

®

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SUBDIRECCION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



**MODIFICACION EN LOS AMBIENTES ESPECTRALES DE
CRECIMIENTO Y SU EFECTO SOBRE EL COMPORTAMIENTO
FISIOLÓGICO Y PRODUCTIVIDAD DE *Lactuca sativa* L. y
Spinacia oleracea L.**

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE

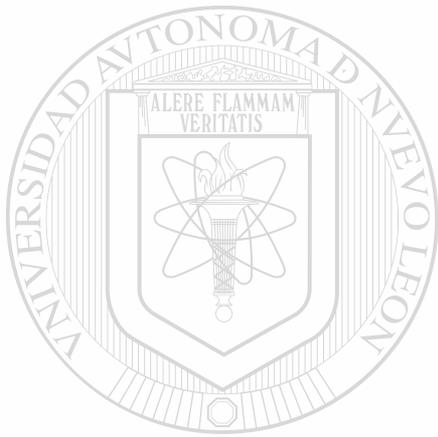
**DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ESPECIALIDAD EN
BOTÁNICA**

PRESENTA

ADALBERTO BENAVIDES MENDOZA

MONTERREY, N.L.

ABRIL DE 1998



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SUBDIRECCION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



**MODIFICACION EN LOS AMBIENTES ESPECTRALES DE
CRECIMIENTO Y SU EFECTO SOBRE EL COMPORTAMIENTO
FISIOLÓGICO Y PRODUCTIVIDAD DE *Lactuca sativa* L. y
Spinacia oleracea L.**

**TESIS
QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ESPECIALIDAD EN
BOTANICA**

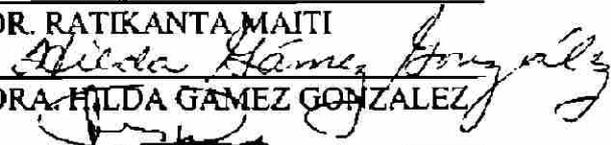
**PRESENTA
ADALBERTO BENAVIDES MENDOZA**

COMISION DE TESIS:

**PRESIDENTE
(DIRECTOR)
SECRETARIO**

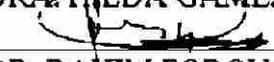


DR. RATIKANTA MAITI



DRA. HILDA GAMEZ GONZALEZ

PRIMER VOCAL



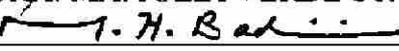
DR. RAHIM FOROUGHBAKHCH

SEGUNDO VOCAL



DRA. MA. JULIA VERDE STAR

TERCER VOCAL



DR. MOHAMED BADI

AGRADECIMIENTOS

Va mi agradecimiento a las siguientes personas considerando que es difícil reflejar con palabras la magnitud de mi deuda:

Al Dr. Edgar Quero por compartir su visión del futuro y por mantener un ambiente de trabajo orientado a la innovación.

A la Dra. Hilda Gámez y al Dr. Rahim Foroughbakhch por la minuciosa revisión y sugerencias acerca del escrito.

Gracias a M.C. Gloria Terán, Ing. Felipe Hernández, Ing. Ignacio Quero, Ing. Roberto Estrada e Ing. Enrique Guzmán por su camaradería, apoyo constante y cooperación en la colecta de los datos

A todas las personas que por razones de espacio no es posible incluir

A las siguientes instituciones:

Centro de Investigación en Química Aplicada (Saltillo, Coah.)

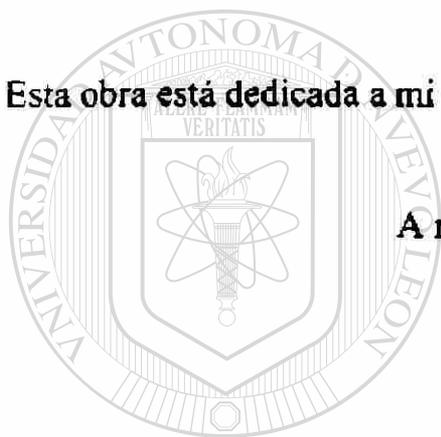
Frexport, S.A. de C.V. (Zamora, Mich.)

por el apoyo de materiales y tiempo necesarios para la realización de los trabajos.

DEDICATORIA

Esta obra está dedicada a mi esposa Laura

A mis hijos Adalberto, Andrés y Alejandro



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

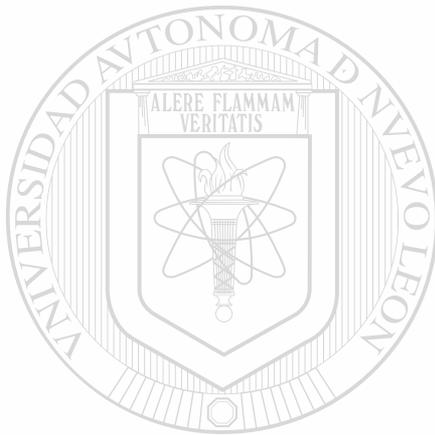
Afectuosamente para mis padres y mis hermanos

INDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	(pag. iii)
DEDICATORIA	(pag. iv)
INDICE DE CONTENIDO	(pag. v)
INDICE DE CUADROS	(pag. viii)
INDICE DE FIGURAS	(pag. xi)
RESUMEN	(pag. l)
I. INTRODUCCION	(pag. 8)
II. REVISION DE LITERATURA	(pag. 13)
III. MATERIALES Y METODOS	(pag. 29)
3.1. EXPERIMENTO CON LECHUGA Y EL USO DE PELICULAS FOTOCROMATICAS	(pag. 29)
3.2. EXPERIMENTO CON ESPINACA Y EL USO DE FILTROS COLOREADOS DE POLIETILENO Y MALLA SOMBRA DE POLIETILENO	(pag. 38)
IV. RESULTADOS	(pag. 45)
4.1. EXPERIMENTO CON LECHUGA Y PELICULAS FOTOCROMATICAS	(pag. 45)
4.1.1. EL FLUJO DE RADIACION TRANSMITIDA POR LAS PELICULAS	(pag. 45)
4.1.2. EL BALANCE ESPECTRAL DE LA RADIACION BAJO LAS PELICULAS	(pag. 47)
4.1.3. LA INTEGRAL DE LA IRRADIANCIA FOTOSINTETICA (IRFA)	(pag. 59)
4.1.4. ASIMILACION DE CO₂ Y RESISTENCIA ESTOMATICA	(pag. 63)
4.1.4.1. ANOVA para el Testigo sin Película y Clases de Resina (PE y PP)	(pag. 63)
4.1.4.2. ANOVA para el Testigo sin Película y las Películas Blanco y con Aditivos Fotocromáticos	(pag. 66)
4.1.4.3. ANOVA para las Películas Blanco y las Películas con Aditivos Fotocromáticos en Distintas Concentraciones	(pag. 67)
4.1.4.4. Construcción de un Modelo de Respuesta de la Asimilación de CO₂ frente a la Cantidad y Calidad de la Radiación	(pag. 69)
4.1.5. ALTURA DE PLANTA	(pag. 78)
4.1.6. NUMERO DE HOJAS POR PLANTA	(pag. 82)

4.1.7. AREA FOLIAR ESPECIFICA	(pag. 86)
4.1.8. PESO SECO TOTAL EN LA COSECHA	(pag. 90)
4.1.9. CONTENIDO RELATIVO DE MATERIA SECA	(pag. 95)
4.1.10. PESO PROMEDIO DEL REPOLLO	(pag. 99)
4.1.11. INDICE DE COSECHA	(pag. 103)
4.1.12. RENDIMIENTO	(pag. 107)
4.2. RESULTADOS DEL MODELO CAUSAL APLICADO AL EXPERIMENTO CON PLANTAS DE LECHUGA Y PELICULAS FOTOCROMATICAS	(pag. 111)
4.2.1. DESCRIPCION DE LOS NIVELES O SUBMODELOS DEL MODELO CAUSAL	(pag. 113)
4.2.2. ESTRUCTURA CAUSAL	(pag. 115)
4.2.3. MAGNITUDES DE LAS VIAS CAUSALES Y RECONSTRUCCION DE LAS CORRELACIONES	(pag. 118)
4.2.3.1. VARIABLE CANONICA DE ASIMILACION DE CO ₂ (VCD)	(pag. 118)
4.2.3.2. AREA FOLIAR ESPECIFICA	(pag. 123)
4.2.3.3. BIOMASA SECA POR PLANTA	(pag. 125)
4.2.3.4. BIOMASA FRESCA POR PLANTA	(pag. 129)
4.2.3.5. PESO PROMEDIO DEL REPOLLO EN LA COSECHA	(pag. 132)
4.2.3.6. RENDIMIENTO	(pag. 134)
4.3. EXPERIMENTO CON ESPINACA Y FILTROS DE RADIACION DE POLIETILENO Y MALLAS SOMBRA	(pag. 137)
4.3.1. CONCENTRACION DE MINERALES EN BASE SECA	(pag. 137)
4.3.2. RELACION ENTRE LA DINAMICA TEMPORAL DE LA RADIACION Y ASIMILACION DE CO ₂ Y LAS DE LOS CARACTERES MEDIDOS EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 147)
4.3.2.1. RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA	(pag. 148)
4.3.1.2. ASIMILACION DE CO ₂	(pag. 149)
4.3.1.3. CONCENTRACION DE CO ₂ EN EL MESOFILO	(pag. 152)
4.3.1.4. PUNTO DE COMPENSACION PARA LA ASIMILACION DE CO ₂	(pag. 153)
4.3.1.5. INDICE REFRACTOMETRICO DEL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 156)
4.3.1.6. POTENCIALES DE OXIDO-REDUCCION EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 159)
4.3.1.7. CONDUCTIVIDAD ELECTRICA DEL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 162)
4.3.1.8. pH DEL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 164)
4.3.1.9. CONCENTRACION DE LOS IONES NITRATO, POTASIO Y SODIO EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO	(pag. 166)

4.3.3. ACUMULACION DE BIOMASA Y MORFOLOGIA	(pag. 173)
4.3.3.1. PESO FRESCO Y SECO DE LAS PLANTAS	(pag. 174)
4.3.2.2. LONGITUD Y DIAMETRO DE LOS PECIOLOS Y AREA DE LA LAMINA FOLIAR	(pag. 180)
V. DISCUSION GENERAL	(pag. 184)
VI. CONCLUSIONES	(pag. 204)
VII. LITERATURA CITADA	(pag. 206)



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

INDICE DE CUADROS

- Cuadro 1.** Resultados de los análisis de varianza de Kruskal-Wallis y pruebas de separación de medias para las variables de radiación. (pag. 46)
- Cuadro 2.** Valores promedio y error estándar para la densidad de flujo fotónico total (DFFT), la densidad de flujo fotónico de radiación activa para la fotosíntesis (DRFA), la densidad de flujo fotónico UV (DFFUV), la densidad de flujo fotónico azul (DFFA) y la densidad de flujo fotónico rojo (DFFR). (pag. 56)
- Cuadro 3.** Valores promedio y error estándar para los diferentes índices espectrales en cada tratamiento. (pag. 58)
- Cuadro 4.** Valores de la integral de irradiancia fotosintética (IRFA) en la temporada para los diferentes tratamientos al tiempo de la cosecha. (pag. 60)
- Cuadro 5.** Valores promedio y error estándar de la media para asimilación de CO₂ por unidad de área foliar (ASPRO) de resistencia estomática al flujo de CO₂ (REST) para los diferentes tratamientos. (pag. 64)
- Cuadro 6.** Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) y resistencia estomática (REST) para las diferentes clases de resina y para el testigo son película. (pag. 65)
- Cuadro 7.** Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) y resistencia estomática (REST) para los diferentes aditivos fotocromáticos, las películas blanco y el testigo sin película. (pag. 67)
- Cuadro 8.** Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) y resistencia estomática (REST) para las diferentes concentraciones de aditivos fotocromáticos. (pag. 68)
- Cuadro 9.** Variables de radiación que forman el compuesto lineal de la variable canónica independiente (VCI). (pag. 70)
- Cuadro 10.** Variables de asimilación de CO₂ que forman el compuesto lineal de la variable canónica dependiente (VCD). (pag. 71)
- Cuadro 11.** Valores promedio y error estándar para la altura de planta (ALT) en centímetros para los diferentes tratamientos. (pag. 79)
- Cuadro 12.** Valores promedio y error estándar para el número de hojas por planta (NH) en los diferentes tratamientos. (pag. 84)
- Cuadro 13.** Valores promedio y error estándar para el área foliar específica (AFE) en m² g⁻¹ para los diferentes tratamientos. (pag. 87)
- Cuadro 14.** Valores promedio y error estándar para la biomasa seca total (PST) en g planta⁻¹ para los diferentes tratamientos (pag. 91)
- Cuadro 15.** Valores medios y error estándar para el contenido relativo de materia seca en unidades de g biomasa seca (g agua)⁻¹ en la cosecha. (pag. 97)
- Cuadro 16.** Promedios y error estándar de la media del peso promedio del repollo (PMR) considerando los diferentes factores experimentales, clase de resina utilizada en la fabricación de las películas, tipo de aditivo fotocromático y concentración de los mismos. (pag. 100)

- Cuadro 17.** Peso promedio de repollo (PMR) y error estándar de la media para cada tratamiento. (pag. 101)
- Cuadro 18.** Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha en las diferentes clases de resina utilizada en la fabricación de las películas. (pag. 104)
- Cuadro 19.** Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha en los diferentes tipos de fotocromático. (pag. 105)
- Cuadro 20.** Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha (IC) en los diferentes tratamientos. (pag. 106)
- Cuadro 21.** Valores promedio y error estándar para el rendimiento en toneladas ha⁻¹ en los diferentes tratamientos. (pag. 109)
- Cuadro 22.** Valores de los coeficientes de los dos primeros vectores característicos de las variables de radiación. (pag. 113)
- Cuadro 23.** Variables incluidas en el modelo causal y abreviaturas de las mismas. (pag. 119)
- Cuadro 24.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable canónica de asimilación de CO₂. (pag. 121)
- Cuadro 25.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable área foliar específica (AFE). (pag. 125)
- Cuadro 26.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable biomasa seca total por planta (PSTF). (pag. 127)
- Cuadro 27.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable biomasa fresca total por planta (PFTF). (pag. 131)
- Cuadro 28.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable peso promedio del repollo en la cosecha (PMR). (pag. 134)
- Cuadro 29.** Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable rendimiento por hectárea (REND). (pag. 136)
- Cuadro 30.** Concentración en milimoles por gramo de tejido seco de los diferentes elementos en los peciolo de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra. (pag. 140)
- Cuadro 31.** Concentración en milimoles por gramo de tejido seco de diferentes elementos en los folíolos de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra. (pag. 144)
- Cuadro 32.** Cociente de las concentraciones en milimoles por gramo de tejido seco de diferentes elementos en los peciolo y folíolos (foliolo/peciolo) de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra. (pag. 146)

Cuadro 33. Valores promedio y máximos de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y de asimilación de CO₂ (A) para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 149)

Cuadro 34. Valores promedio, máximo y mínimo de la concentración calculada de CO₂ en el mesófilo (Ci) y valor del punto de compensación para la asimilación de CO₂ (Ac) para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 154)

Cuadro 35. Valores promedio, máximo y mínimo del índice refractométrico (brix) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 159)

Cuadro 36. Valores promedio, máximo y mínimo de los potenciales de óxido-reducción en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 162)

Cuadro 37. Valores promedio, máximo y mínimo de la conductividad eléctrica (en unidades de μ Siemens cm^{-1}) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 164)

Cuadro 38. Valores promedio, máximo y mínimo de pH (en unidades de $\log (\text{H}^+)^{-1}$) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 166)

Cuadro 39. Valores promedio, máximo y mínimo de concentración (en mMol l^{-1}) de los iones nitrato (NO_3^-), potasio (K^+) y sodio (Na^+) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD). (pag. 172)

Cuadro 40. Valores medios y error estándar (E.E.) de la media para las variables de biomasa fresca y seca de las plantas. (pag. 175)

Cuadro 41. Valores promedio por tratamiento para la variable cantidad relativa de materia seca y el cociente de la biomasa seca de la raíz y la biomasa seca aérea. (pag. 178)

Cuadro 42. Valores medios y error estándar (E.E.) de la media para las variables longitud del peciolo (LP) en centímetros, diámetro del peciolo (DP) en milímetros y área foliar (AF) en centímetros cuadrados. (pag. 181)

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa (DRFA) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas. (pag. 49)
- Figura 2.** Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación violeta-azul (DFFA) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas. (pag. 52)
- Figura 3.** Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación roja (DFFR) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas. (pag. 54)
- Figura 4.** Valores acumulados desde la siembra hasta la cosecha de irradiancia fotosintética transmitida por las películas de polietileno (PE). (pag. 61)
- Figura 5.** Valores acumulados desde la siembra hasta la cosecha de irradiancia fotosintética transmitida por las películas de polipropileno (PP). (pag. 62)
- Figura 6.** Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD). (pag. 74)
- Figura 7.** Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la asimilación de CO₂ por unidad de área foliar (ASPRO) en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (pag. 75)
- Figura 8.** Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la asimilación de CO₂ por unidad de biomasa seca foliar (ASG) en unidades de $\mu\text{M g}^{-1} \text{s}^{-1}$. (pag. 76)
- Figura 9.** Correlación entre la altura de las plantas (ALT) en centímetros y la irradiancia total (IT) en W m^{-2} . (pag. 81)
- Figura 10.** Correlación entre el área foliar específica (AFE) en unidades de $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ y el índice de sesgo espectral azul/rojo (A/R). (pag. 89)
- Figura 11.** Respuesta de la biomasa seca por planta (PSTF) en la cosecha frente a la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) en MJoules m^{-2} . (pag. 93)
- Figura 12.** Respuesta del contenido relativo de materia seca (CRMS) en la cosecha frente a la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) en MJoules m^{-2} . (pag. 98)
- Figura 13.** Conjunto de relaciones de las variables incluidas en el modelo causal. (pag. 112)
- Figura 14.** Diagrama causal para la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD). (pag. 120)
- Figura 15.** Diagrama causal para la variable área foliar específica (AFE). (pag. 124)
- Figura 16.** Diagrama causal para la variable de peso seco promedio total por planta en la cosecha. (pag. 126)
- Figura 17.** Diagrama causal para la variable peso fresco promedio por planta en la cosecha. (pag. 130)
- Figura 18.** Diagrama causal para la variable para la variable peso fresco promedio del repollo en la cosecha. (pag. 133)

- Figura 19.** Diagrama causal para la variable rendimiento en toneladas por hectárea (REND). (pag. 135)
- Figura 20.** Concentración de nitrógeno (como NO_3^-) en los peciolo de las plantas de cada tratamiento. (pag. 138)
- Figura 21.** Concentración de magnesio en los peciolo de las plantas de cada tratamiento. (pag. 139)
- Figura 22.** Concentración de nitrógeno (como NO_3^-) en los foliolo de las plantas de cada tratamiento. (pag. 141)
- Figura 23.** Concentración de magnesio en los foliolo de las plantas de cada tratamiento. (pag. 143)
- Figura 24.** Valores del índice de las concentraciones de potasio en el foliolo y peciolo en las plantas de cada tratamiento. (pag. 145)
- Figura 25.** Variación en la densidad de flujo fotónico total de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo las películas. (pag. 148)
- Figura 26.** Distribución a lo largo del día de los promedios de asimilación de CO_2 en hojas individuales de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 150)
- Figura 27.** Variación dinámica del índice refractométrico en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 157)
- Figura 28.** Variación dinámica en el potencial de óxido-reducción (relativo a un electrodo de hidrógeno) del extracto de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 160)
- Figura 29.** Distribución a lo largo del día de los promedios de conductividad eléctrica del extracto de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 163)
- Figura 30.** Dinámica temporal de los valores promedio de pH en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 165)
- Figura 31.** Variación a lo largo del día de los promedios de concentración del ión nitrato en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 167)
- Figura 32.** Comportamiento dinámico de los promedios de concentración del ión potasio en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 169)
- Figura 33.** Variación dinámica de los promedios de concentración del ión sodio en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra. (pag. 171)
- Figura 34.** Relación entre la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (RFA). (pag. 176)
- Figura 35.** Respuesta de la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a los valores promedio de asimilación de CO_2 en hojas individuales de plantas de espinaca. (pag. 179)

RESUMEN

Las características de la radiación con influencia sobre las actividades de la planta son la irradiancia, el balance espectral, la duración temporal y la dirección espacial. En el presente trabajo se reportan los resultados de dos experimentos en donde se estudió la respuesta de dos especies vegetales, *Lactuca sativa* L. y *Spinacia oleracea* L., a la modificación de la irradiancia y el balance espectral de la radiación solar utilizando filtros espectrales de material plástico (polietileno y polipropileno). Los filtros espectrales fueron montados sobre el dosel de las plantas de tal forma que la radiación filtrada fuera la fuente de energía para las mismas. Cada ambiente espectral conseguido de esta manera fue caracterizado y se verificó su efecto sobre las funciones fisiológicas, el crecimiento y la productividad de las plantas.

El primer experimento se llevó a cabo utilizando películas fotocromáticas de polietileno y polipropileno para invernadero desarrolladas en el Centro de Investigación en Química Aplicada (CIQA) en Saltillo, Coah. El sujeto de estudio fue *L. sativa* cv. Great Lakes. El enfoque se dirigió hacia la relación de la actividad estomática y la asimilación de CO_2 con la morfología y biomasa de las plantas y el efecto conjunto de todo ello sobre la productividad de las plantas en los distintos ambientes espectrales.

Para el caso del experimento con películas fotocromáticas el diseño experimental fue en bloques completos al azar con dos repeticiones y arreglo en parcelas divididas. Sobre los datos se llevaron a cabo análisis de correlación y regresión simple y múltiple, se construyeron modelos multivariados utilizando la técnica de correlación canónica y la de análisis de senderos. Las variables consideradas fueron la asimilación de CO_2 , la resistencia estomática y las variables morfológicas de altura de planta, número de hojas, área foliar específica, biomasa seca total, contenido relativo de materia seca, peso promedio del repollo, índice de cosecha y rendimiento. En cuanto a las variables de descripción de la calidad espectral éstas fueron la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa, ultravioleta, azul, rojo, infrarrojo y los índices espectrales rojo/rojo lejano y azul/rojo.

Las películas fotocromáticas modificaron las características de la radiación pero los resultados fueron dependientes del tipo de resina utilizado. En las películas de polietileno la adición de los aditivos fotocromáticos resultó en un aumento promedio de 24.8% en la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en comparación con la película blanco. En cambio en las películas de polipropileno se observó un 4.3% de disminución. A pesar de ello las películas de polipropileno mostraron mayor transparencia y el nivel promedio de densidad de flujo de RFA fue más alto ($1212.7 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en comparación con el observado en el polietileno ($1015.7 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Igualmente el balance espectral fue modificado encontrando mayor enriquecimiento de azul con respecto al rojo al añadir los aditivos fotocromáticos en las películas de polipropileno (cociente $A/R=1.02$) en comparación con las de polietileno ($A/R=0.91$). Estas modificaciones se tradujeron en cambios en las actividades fisiológicas, en la morfología y en la acumulación de biomasa de las plantas. El uso de los aditivos fotocromáticos incrementó la asimilación de CO_2 en ambos tipos de resina y ésta fue mayor en promedio en las películas de polietileno que en las de polipropileno. En las películas de polietileno el promedio con fotocromáticos se ubicó en $24.95 \mu\text{M CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ frente a $19.14 \mu\text{M CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la película blanco. Para las películas de polipropileno la asimilación de CO_2 resultó de $15.02 \mu\text{M CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el tratamiento blanco y de $17.55 \mu\text{M CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para las películas con fotocromático. Se encontró alta correlación ($R=0.96$) entre los caracteres de la radiación y la respuesta de la planta en cuanto a la asimilación de CO_2 . Sin embargo, la respuesta lineal de la asimilación de CO_2 no se tradujo de la misma forma en acumulación de biomasa seca y en rendimiento. Los mejores resultados de productividad de las plantas fueron conseguidos con las películas de polietileno con fotocromático azul con $61.76 \text{ ton ha}^{-1}$ frente a $43.33 \text{ ton ha}^{-1}$ de la película blanco. Para la película de polipropileno el mejor resultado se obtuvo con el fotocromático violeta ($57.10 \text{ ton ha}^{-1}$) comparado contra $48.75 \text{ ton ha}^{-1}$ de la película blanco. No se encontró correlación entre las características de la radiación y el rendimiento. La biomasa seca por planta en las películas de polietileno fue mayor al aumentar el contenido de rojo respecto al azul, en el polipropileno ocurrió lo contrario resultando una correlación positiva de la biomasa seca con el índice A/R ($R=0.71$, $p=0.02$).

El segundo experimento se realizó usando películas comerciales de polietileno y mallas sombra de polipropileno como filtros espectrales para *Spinacia oleracea* cv. Santa Elena. Este trabajo se llevó a cabo en Zamora, Mich. en la compañía Frexport, S.A. de C.V., donde se mantuvo el enfoque de

verificar la relación entre actividad de asimilación de CO₂, la morfología y biomasa de las plantas. Adicionalmente, se incluyeron mediciones de contenido de nutrientes minerales y otros parámetros bioquímicos determinados en base seca y en extractos frescos de tejidos. Todo ello se correlacionó con la productividad de las plantas en los distintos ambientes espectrales. Se aplicó un diseño experimental de bloques completos al azar con dos repeticiones. Sobre los datos se llevaron a cabo análisis de correlación y regresión simple y múltiple. Las variables estudiadas en las plantas fueron la concentración de minerales en base seca, la asimilación de CO₂, la concentración de CO₂ en el mesófilo y el punto de compensación para la asimilación de CO₂. En los extractos de tejido fresco se midió el índice refractométrico, el potencial de óxido-reducción, la conductividad eléctrica, el pH y la concentración de iones nitrato, potasio y sodio. Las variables morfológicas estudiadas fueron el peso fresco y seco de las plantas, la longitud y diámetro de los peciolo y el área de la lámina foliar. La descripción del ambiente espectral fue realizado con la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa.

En el experimento con *S. oleracea* la densidad de flujo de RFA se correlacionó positivamente con la asimilación de CO₂ ($r=0.95$, $p<0.01$) y con la biomasa seca de las plantas ($r=0.93$, $p<0.01$). En un rango de variación de 135.59 a 651.85 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de los promedios de RFA se obtuvo variación en la biomasa seca de las plantas entre 3.55 y 19.30 g planta^{-1} . Se observó correlación de la biomasa de las plantas con el índice refractométrico ($r=0.87$, $p<0.01$) y con el potencial de óxido-reducción de los extractos de tejido fresco ($r=0.81$, $p<0.01$). Estos resultados indican que estas dos variables son buenos predictores de la productividad potencial de las plantas en diferentes condiciones ambientales. No se detectó por otro lado relación entre los contenidos de minerales en base seca y los niveles de radiación pero si entre estos últimos y la distribución diferencial de minerales entre lámina foliar y peciolo. El mayor efecto de la radiación sobre dicha distribución resultó ser sobre el nitrato, fósforo, potasio, azufre, magnesio, zinc y manganeso y se encontró un comportamiento diferente entre los tratamientos de polietileno y los de malla sombra. De acuerdo a estos datos cada ambiente espectral parece establecer un balance específico en la concentración de minerales en los tejidos de las plantas.

En términos generales los resultados indican que la modificación del ambiente espectral es una herramienta clave para aumentar la productividad de las plantas. Sin embargo, para su optimización y

aplicación más extendida se requiere llegar al balance nutricional adecuado para que las plantas sean capaces de explotar al máximo la energía contenida en la radiación. Las técnicas de estudio descritas en este trabajo son valiosas como modelo de estudio de la adaptación de las plantas a diferentes ambientes y su relación con la nutrición y el crecimiento. Por otro lado, las tecnologías utilizadas son adecuadas para múltiples ambientes ecológicos y son susceptibles asimismo de implementarse con diferentes grados de sofisticación, por lo cual también son útiles en aquellos ambientes que imponen restricciones sobre el crecimiento de las plantas.

SUMMARY

The characteristics of the radiation with influence on the activities of the plant are the irradiance, the spectral balance, the photoperiod and the spatial direction of light. In the present study is reported the results of two experiments designed to study the responses of two vegetable species, *Lactuca sativa* L. and *Spinacia oleracea* L., to the modification of the photon flux density and spectral quality of the solar radiation using filters of plastic material (polyethylene and polypropylene). The filters were mounted over the canopy in such manner so that the filtered radiation worked as the source of energy for the plants. Each spectral environment was described and characterized, and then their effect is tested on the physiological functions, the growth and the productivity of the plants.

The first experiment was carried out using greenhouse films of polyethylene and polypropylene with photochromatic additives developed in the Centro de Investigación en Química Aplicada (CIQA) in Saltillo, México. The material of study was *L. sativa* cv. Great Lakes. The main emphasis was directed to study the relationship between the assimilation of CO₂ and stomatal activity with the plant morphology and biomass, and the combined effect of these variables on the productivity of the plants in the different spectral environments.

In the case of the experiment with photochromatic film, the experimental design was randomized blocks with two replications and arranged in split plot design. The data were analysed with

correlation and simple and multiple regression analysis. A multivariate model was built using the technique of canonical correlation and analysis of path coefficient. The variables considered were the assimilation of CO₂, the stomatal resistance and the morphological variables of plant height, leaf number, specific leaf area, total dry matter, relative content of dry matter, average weight of the cabbage, harvest index and yield. The descriptive variables of the spectral quality were the photosynthetic photon flux density (PPFD), the photon flux density of ultraviolet, blue, red and infrared, and the spectral indexes blue/red and red/far-red.

The photochromatic film modified the radiation characteristics but the results of which were dependent of the type of resins used. In the polyethylene film the addition of the photochromatic additives resulted to an average increase of 24.8% in PPFD in comparison with the test film. On the other hand in the case of polypropylene there was a decrease of 4.3%. In spite of this the films of polypropylene showed higher transparency and the average level of PPFD was much higher (1212.7 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in comparison with that observed in the polyethylene (1015.7 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Similarly, in addition to the photochromatic additives in the polypropylene film, the spectral balance was modified showing a greater increase of blue with regard to the red (quotient blue/red= 1.02) in comparison with those of polyethylene (blue/red= 0.91). These modifications were translated in changes in the physiological functions, in the morphology and in the accumulation of plant biomass. The use of the photochromatic additives increased the assimilation of CO₂ of individual leaves in both the types of resin, and this was greater in the average in the polyethylene one than in those of polypropylene. In the film of polyethylene the average with phototocromatic was located in 24.95 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ against of 19.14 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the test film. For the film of polypropilene the assimilation of CO₂ was of 15.02 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the test treatment and of 17.55 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for the photochromatic film. A high positive correlation (R= 0.96) was observed between the radiation characteristics and the plant response for the assimilation of CO₂. However, the linear response of the assimilation of CO₂ was not translated in the same manner in the accumulation of dry biomas and in yield. The better results of the plant productivity were observed with the films of polyethylene plus blue photocromatic with 61.76 ton ha⁻¹ against 43.33 ha⁻¹ of the test film. For the film of polypropylene the better result was obtained with violet photochromatic at 1.25 % (57.10 ton ha⁻¹) compared against 48.75 ton ha⁻¹ of the test film. No correlation was observed between the radiation characteristics and the yield. The dry plant biomass in the polyethylene was higher with

increasing the quantity of red with respect to blue. On the other hand in the polypropilene it was the opposite resulting in positive correlation of the dry biomass with the index B/ R ($R= 0.71$, $p= 0.02$).

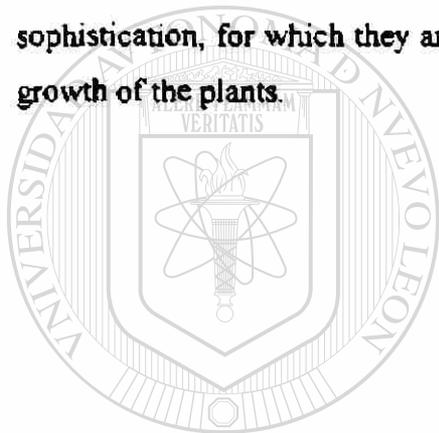
The second experiment was carried out using commercial films of polyethylene and shade cloth of polypropylene like spectral filters for *Spinacia oleracea* cv. Santa Elena. This work was carried out in Zamora, Mich. in the fields of Frexport, S.A. de C.V., where the focus was given to verifying the relationship between activity of assimilation of CO_2 , the morphology and the plant biomass.

In addition were included the measurements of mineral contents and other biochemical parameters determined on the basis of dry weight and fresh tissue extracts. Overall, all these was correlated with the productivity of plant in the distinct spectral environments. The experimental design was randomized blocks with two repetitions. The data were analysed for correlation and simple and multiple regression. The variables studied in the plants were the concentration of minerals on dry weight basis, the assimilation of CO_2 , the concentration of CO_2 in the mesophyll and the compensation point for the assimilation of CO_2 . In the extracts of fresh extract was measured the refractometric index, the oxide-reduction potential, the electric conductivity, the pH and the concentration of nitrate, potassium and sodium ions. The morphological variables studied was the fresh and dry weight of the plants, the longitude and diameter of the leaf petioles and the leaf area. The description of the spectral environment was carried out with the photosynthetic photon flux density (PPFD).

In the experiment with *S. oleracea* the PPFD was positively correlated with the assimilation of CO_2 ($r= 0.95$, $p< 0.01$) and with the dry plant biomass ($r= 0.93$, $p< 0.01$). In a range of variation over 135.59 to 651.85 $\mu M m^{-2} s^{-1}$ of PPFD the variation in the dry plant biomass was between 3.55 and 19.30 $g plant^{-1}$. Correlation was observed between the plant biomass and refractometric index ($r= 0.87$, $p< 0.01$) and with the oxide-reduction potential of the tissue extracts ($r= 0.81$, $p< 0.01$). These results indicate that these two variables are good predictors of the potential productivity of the plants in several environmental conditions. No relationship was detected between the mineral contents on dry weight basis and the levels of radiation, however the differential distribution of the minerals between leaf lamina and petiole was dependent of PPFD. The greater effect of the radiation on this distribution turned out to be on the nitrate, phosphorus, potassium, sulfur, magnesium, zinc and manganese.

Differential behavior was obtained between the polyethylene treatments and those of shade mesh. According to these data each spectral environment seems to establish a specific balance in the concentration of minerals in the plant tissue.

In general terms the results indicate that the modification of the spectral environment is a key tool to increase the productivity of the plants. However, for their optimization and more extended application is required to arrive the appropriate nutritional balance so that the plants are able to exploit at maximum the energy contained in the quanta of radiation. The techniques of study described in this work are valuable as model of study of the adaptation of the plants to several environments and their relationship with the nutrition and growth. On the other hand, the used technologies are adaptable for multiple ecological situations and are susceptible also of implementing with several grades of sophistication, for which they are also useful in those environments that impose restrictions on the growth of the plants.



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

I. INTRODUCCION

La planta captura la energía radiante del sol y la transforma en energía química en forma de ATP (adenosina trifosfato) y NADPH (nicotinamida adenina fosfato) en el proceso de la fotosíntesis. Dichas moléculas funcionan como donadores de energía y de potencial reductor necesarios para la incorporación, en los azúcares y aminoácidos, del carbono, nitrógeno y azufre contenidos en el CO₂, el NO₃⁻ y el SO₄⁼ (Galston *et al.*, 1980; Firtter y Hay, 1981). Con respecto a la atmósfera de nuestro planeta estos óxidos de carbono, nitrógeno y azufre se encuentran en un estado de equilibrio. Durante el proceso fotosintético dichos elementos se incorporan en compuestos reducidos en desequilibrio termodinámico con la atmósfera oxidante de la Tierra, esta condición de desequilibrio es la que permite extraer energía libre durante el metabolismo la cual se canaliza hacia las diferentes actividades de crecimiento y reproducción. La vida del resto de los organismos heterótrofos depende enteramente de este proceso de transducción energética (Morowitz, 1968).

Las plantas carecen de movilidad y exhiben una serie de adaptaciones a corto y largo plazo en el tamaño, composición y eficiencia de los sistemas de captura de radiación. Dichas modificaciones permiten compensar las variaciones naturales en la disponibilidad de energía solar. Considerando los cambios en la irradiancia que se presentan a lo largo del día la planta lleva a cabo actividades de modulación o adaptación a corto plazo (Geiger y Servaites, 1994). Por otro lado, los cambios estacionales en la irradiancia y en la duración del fotoperíodo inducen otra serie de cambios adaptativos a largo plazo que dan lugar básicamente a cambios en los esquemas de desarrollo de la planta (Hendricks y Borthwick, 1965; Kasperbauer, 1988, 1992).

Las respuestas adaptativas y de modulación involucran el balance entre captura y disipación de energía radiante con la canalización del potencial químico generado hacia la reducción de carbono (Demmig *et al.*, 1988; Demmig-Adams y Adams, 1996). Es decir, son modificaciones orientadas a la optimización del sistema fotosintético de acuerdo al contexto de las condiciones de radiación, temperatura, concentración de CO₂ y propiedades mecánicas y químicas del sustrato encontradas en el ambiente. Dicha optimización involucra cambio en la forma, tamaño, número y disposición espacial de las estructuras foliares así como modificaciones en los sistemas bioquímicos asociados con la captura y transducción energética de la radiación (Evans, 1987; Schmid, 1991;

Baraldi *et al.*, 1992). Adicional a esta adaptación fisiológica las plantas presentan una respuesta global a la radiación, conocida como *fotomorfogénesis*, que se define como la habilidad de las plantas para regular el crecimiento y el desarrollo tomando como guía los estímulos de la radiación (*atendiendo solo de todo el balance espectral de la misma*) de manera independiente de la fotosíntesis (Kasperbauer, 1992).

Las plantas verdes son sistemas orgánicos cuyo diseño se encuentra orientado hacia la captura de radiación y componentes minerales los cuales son convertidos en biomasa (Anderson *et al.*, 1995). No es sorprendente entonces que uno de los principales estímulos direccionales del crecimiento y desarrollo de las plantas sea la radiación a través de caracteres como la duración, dirección, irradiancia y balance espectral (Smith, 1982). Considerando esto, de que manera la manipulación en el ambiente espectral puede utilizarse para regular la capacidad productiva y morfogénica de las plantas y como puede aplicarse ello en una estrategia de diseño de tecnología y de manejo integrado de un sistema agrícola? Los planteamientos y respuestas a esta pregunta general son múltiples, y existen buena cantidad de grupos de investigación trabajando sobre dicho problema. Para ello se utilizan una gran diversidad de enfoques experimentales como el uso de filtros o pantallas neutras o fotoselectivas (McMahon *et al.*, 1991), sustratos reflejantes fotoselectivos (Kasperbauer y Hunt, 1992) aplicación de diodos de alta emisión o de iluminación artificial ya sea bajo condiciones controladas, bajo condiciones naturales o en sistemas artificiales de soporte vital (Ito, 1989; Wheeler *et al.*, 1994).

En el presente trabajo se reportan los resultados de dos experimentos en donde se estudió la respuesta de dos especies hortícolas a la manipulación de la radiación. En el primer experimento se utilizaron plantas de lechuga (*Lactuca sativa* L. cv Great Lakes) sometidas a radiación natural filtrada a través de películas de invernadero fotoselectivas. En el segundo experimento, utilizando plantas de espinaca (*Spinacia oleracea* L. cv. Santa Elena), las modificaciones a la radiación se obtuvieron filtrando la radiación solar a través de películas de polietileno o de mallas sombra de polipropileno. En ambos casos se estudiaron las respuestas adaptativas en los diferentes ambientes espectrales obtenidos y su relación con el comportamiento fisiológico, la acumulación de biomasa y la productividad.

Los objetivos del estudio se plantearon dentro de un esquema de trabajo en donde se sugiere que la expresión manipulada de los programas genéticos de desarrollo es un punto importante para lograr una alta productividad y mayor eficiencia en los sistemas agrícolas.

Se entiende por programa de desarrollo el complejo o síndrome interactivo de gran cantidad de caracteres. La manifestación de dicho complejo depende de la expresión o la represión de genes específicos así como de la regulación posterior (post-transcripcional) de los productos génicos (Wareing y Phillips, 1978; Kuhlemeier *et al.*, 1987; Allen *et al.*, 1995). En este sentido la conocida plasticidad en el desarrollo y crecimiento de los vegetales se cree es el resultado de la expresión de diferentes patrones de desarrollo (Quail, 1991; Wei *et al.*, 1994a; Sánchez-Fernández *et al.*, 1997).

La manipulación artificial de ciertos parámetros clave del ambiente es probable que permita al experimentador llegar a la expresión óptima de un programa de desarrollo específico. La combinación cuantitativa y cualitativa de los mencionados parámetros ambientales se define de acuerdo a los objetivos específicos de quien realiza las manipulaciones. En el sentido práctico inmediato dicho programa de desarrollo se manifiesta con la obtención potencial de un producto agrícola con la calidad y en la cantidad que se busca. Considerando por otro lado un sentido de más largo plazo significa incrementar la comprensión acerca de un conjunto de fenómenos muy complejos con la finalidad de disminuir la incertidumbre de nuestros sistemas productivos.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

OBJETIVOS GENERALES

- 1). **Caracterizar el efecto de diversos ambientes espectrales sobre el crecimiento, desarrollo y actividades fisiológicas de plantas de lechuga y espinaca.**
- 2). **Construir modelos de respuesta considerando una serie de características del ambiente de radiación para describir y predecir la respuesta de las plantas en el nivel fisiológico, morfológico y productivo.**
- 3). **Acrecentar y difundir nuevos conocimientos, tanto en consideración a la relación entre la manipulación del ambiente de radiación y la productividad de las plantas, como en las técnicas que permitan aumentar la eficiencia de los sistemas productivos agrícolas.**

OBJETIVOS ESPECIFICOS

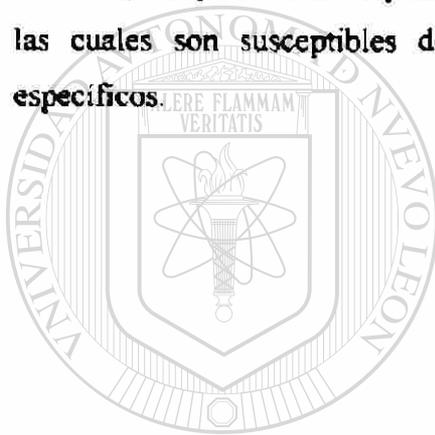
- 1). **Obtener una serie de índices espectrales y verificar su correlación con diferentes aspectos del comportamiento de la planta.**
- 2). **Conocer la importancia relativa de los índices espectrales de acuerdo a la magnitud en la modificación que ejercen sobre la respuesta fisiológica, morfológica y productiva de las plantas.**
- 3). **Detectar la influencia de las variables de radiación sobre los caracteres fisiológicos y morfológicos y la correlación de estos últimos con la productividad de las plantas.**
- 4). **Encontrar un conjunto de variables estudiadas en la planta que, bajo diferentes ambientes espectrales, constituyan el mejor predictor de la productividad.**
- 5). **Construir un modelo predictivo con la capacidad de estimar la respuesta potencial de la planta bajo diferentes condiciones de manipulación ambiental utilizando tecnologías agrícolas diversas.**

HIPOTESIS

1). A través de la utilización de películas plásticas se consigue manipular las características de la radiación en sus componentes irradiancia y balance espectral.

2). La respuestas de la planta en consideración a la asimilación de CO₂, la composición bioquímica de los tejidos, morfología, acumulación de biomasa y su reparto selectivo entre los diferentes órganos de la planta son dependientes del ambiente de radiación electromagnética en donde se desarrollan.

3). La productividad potencial de la planta es función de una serie de actividades fisiológicas las cuales son susceptibles de optimizarse utilizando un ambiente o ambientes espectrales específicos.



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

II. REVISION DE LITERATURA

2.1. VIDA Y ENERGIA RADIANTE

El mantenimiento y la generación del orden en los sistemas vivos depende de un flujo de energía canalizado a través de una estructura organizada. Para ser capaces de utilizar energía libre en una forma adecuada dichas estructuras deben encontrarse ubicadas en un gradiente de entropía, es decir, entre una fuente de energía libre y un sumidero de energía térmica. La fuente primaria de energía para los sistemas vivos en nuestro planeta es la energía radiante del Sol con longitudes de onda situadas entre 400 y 700 nm del espectro electromagnético. La obtención de energía libre es posible pagando un precio en incremento en entropía en el Sol y el necesario gradiente térmico se establece contra el fondo térmico de baja calidad del espacio (Morowitz, 1968).

La capacidad de realizar trabajo en un sistema dinámico depende de la magnitud de la diferencia de potencial que se establece contra un referencial externo, dicho diferencial es la energía libre del sistema. En los sistemas vivos dicha diferencia de potencial se establece con el entorno inmediato en forma de acumulación de biomoléculas con alto contenido de energía química e información (ATP, carbohidratos, proteínas, etc.), en forma de diferenciales internos de concentración de ciertas especies químicas (iones y otras moléculas de bajo peso molecular) y, por otra parte, manteniendo un potencial reductor bajo frente al potencial oxidante establecido por la atmósfera (Morowitz, 1968).

Las plantas funcionan como transductores energéticos transformando la energía libre que es acarreada por los fotones transformándola en energía química y en potencial reductor que se almacenan en componentes moleculares especializados. Los restantes organismos heterótrofos dependen por entero de este proceso para mantener y generar las estructuras organizadas (biomoléculas, células, tejidos, etc.) que los componen utilizando para ello parte de la energía libre originalmente transducida por las plantas (Galston *et al.*, 1980).

2.2. DEFINICION DE UNIDADES DE MEDICION DE LA ENERGIA RADIANTE.

Aunque inicialmente utilizado en estudios de fisiología vegetal el sistema fotométrico es actualmente considerado inaceptable para tal aplicación, en su lugar se aplica el sistema radiométrico.

En el sistema fotométrico la radiación es evaluada desde el punto de vista de la sensibilidad de los fotorreceptores del ojo humano. En el sistema radiométrico, en cambio, la medición de la radiación se realiza con independencia de cualquier evaluación visual (Gates, 1980).

La radiación electromagnética posee tanto propiedades de ondas como de partículas discretas. La terminología aceptada se refiere entonces a la expresión de la cantidad de energía radiante en unidades de energía o en unidades molares de paquetes discretos de radiación electromagnética conocidos como *quanta* (Pearcy, 1991).

Para las unidades de energía se ha establecido que la energía radiante incidente sobre una superficie unitaria desde todas las direcciones se denomina *irradiancia* ($W m^{-2}$) o densidad de flujo radiante incidente. Si se especifica la energía por unidad de longitud de onda entonces se le llama *irradiancia espectral* ($W m^{-2} nm^{-1}$) de acuerdo con Pearcy (1991).

Según Pearcy (1991), para las unidades molares un *quantum* se define como la energía de un campo electromagnético acarreada por una partícula con masa en reposo igual a cero que se llama *fotón*. De manera incorrecta ambos términos se utilizan de manera indistinta con referencia al número de partículas. El número de fotones incidentes sobre una superficie unitaria y plana por unidad de tiempo se denomina *densidad de flujo fotónico* (con unidades de $mol m^{-2} s^{-1}$ si bien en fotobiología comúnmente se utilizan las unidades de $mmol m^{-2} s^{-1}$). Un *Einstein*, por otro lado, es una mol de fotones (6.02×10^{23} fotones). Cuando se define la densidad de flujo fotónico por unidad de longitud de onda entonces se tiene lo llamado *densidad de flujo fotónico espectral* (en $mol m^{-2} s^{-1} nm^{-1}$).

En lo referente a la radiación activa en el proceso fotosintético (denominado del inglés PAR con equivalencia a RFA en el presente trabajo) se tienen las siguientes definiciones de la Crop Science Society of America (Shibles, 1976):

-*Densidad de flujo fotónico fotosintético*. Es la integral de las densidades de flujo fotónico espectral ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en el rango 400-700 nm. En el inglés las siglas utilizadas para esta variable son PPFD y es equivalente a DFRA en el presente trabajo utilizando las unidades de $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

-*Irradiancia fotosintética*. Se define como la integral de la irradiancia espectral (W m^{-2}) en el rango 400-700 nm. En idioma inglés las siglas utilizadas para esta variable son PI y es equivalente a IF en el presente trabajo.

2.3. LAS PLANTAS Y LA ENERGÍA RADIANTE.

Siendo las plantas organismos de carácter sésil, los mecanismos encaminados hacia lograr la adaptación oportuna a los cambiantes factores del entorno son de un gran valor selectivo. La adaptación a los cambios ambientales depende de toda una serie de ajustes moleculares, fisiológicos y morfológicos que se presentan como respuesta a las modificaciones de la irradiancia, la calidad espectral, el fotoperíodo, la temperatura, etc. Los mencionados ajustes se integran, a través de mecanismos aún no bien comprendidos, con los patrones globales de desarrollo genéticamente programados (Smith, 1982; Kuhlemeier *et al.*, 1987; Quail, 1991; Thompson y White, 1991; Chamovitz y Deng, 1996).

La percepción de un estímulo, por medio de un receptor adecuado, desencadena una cascada de señales que originan la síntesis de ciertos compuestos, la modificación en la concentración de otros, cambios en las propiedades de las membranas, entre otros procesos. En otras palabras, la señal ambiental es traducida a una señal bioquímica o fisicoquímica por la acción de diferentes transductores que, para el caso de la radiación electromagnética, son pigmentos que absorben la radiación de diferente longitud de onda en cromóforos específicos (Serger y Schmidt, 1986).

Como la luz solar es la fuente primaria de energía para las plantas, es hasta cierto punto de

esperarse que el ambiente de radiación determine las respuestas de las plantas en muchos ámbitos de su crecimiento y desarrollo. La radiación controla los procesos de fotosíntesis, la morfogénesis y regula también en mayor o menor medida otros procesos como la respiración, movimientos estomáticos, metabolismo del carbono, entre otros (Smith, 1982).

2.4. RESPUESTAS AL AMBIENTE LUMINICO.

Las respuestas al ambiente lumínico pueden ser consideradas desde diversos puntos de vista como: balance energético, actividad fotosintética, fotomorfogénesis y fotomodulación.

El balance energético de una planta se expresa como una función que relaciona la cantidad total de energía radiante absorbida, desde longitudes de onda corta como el UV hasta muy largas como la radiación térmica, y la manera en que esa planta mantiene un estado energético estacionario, en el sentido físico expresado básicamente como temperatura, a través de procesos como la transpiración, convección, radiación, etc., (Daubenmire, 1974; Gates, 1980).

Respecto a la actividad fotosintética las plantas cuentan con un complejo sistema fotoreceptor que transduce la energía física de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en poder reductor proveniente de la oxidación del agua. La energía radiante es capturada por los fotosistemas I y II y se transforma en energía química vía el transporte de electrones intersistemas. Los productos finales de estas reacciones son ATP y NADPH los cuales son utilizados en la reducción del CO_2 (Galston *et al.*, 1980). El punto importante es el balance entre la captura y la canalización de la energía; el mantenimiento de dicha proporción es dependiente de gran cantidad de factores internos y externos y se controla en varios puntos al nivel molecular y celular (Allen, 1995; Demmig-Adams y Adams, 1996). En comparación con la energía radiante que tiene influencia sobre el balance energético de la planta, la utilizada en las reacciones fotosintéticas incluye una banda relativamente estrecha de longitudes de onda (400-700 nm) del espectro de radiación encontrado en la biosfera (Gates, 1980).

Para el tercer punto el término fotomorfogénesis engloba todas aquellas respuestas en el

crecimiento, desarrollo y formación de arquitectura de la planta que son influidas por la calidad y/o intensidad de la radiación de manera independiente de la fotosíntesis (Kasperbauer, 1992).

Los diferentes ajustes que lleva a cabo la planta en su estructura y morfología en respuesta a la radiación no han sido conceptualmente clarificados. Dichos ajustes pueden resultar de los procesos fotomorfogénicos o bien de procesos adaptativos para la captura de radiación durante la fotosíntesis. Como criterio operacional para su distinción puede considerarse que los ajustes fotomorfogénicos se orientan hacia la optimización del reparto de biomasa, de tal manera que se asegure una adecuada exploración del volumen del dosel (Smith, 1982). Dada esta característica los ajustes fotomorfogénicos tienen generalmente un carácter de mediano y largo plazo que puede equipararse a estrategia.

Por su parte, la regulación de los sistemas de captura de radiación para la fotosíntesis, dependientes hasta cierto punto a los ajustes fotomorfogénicos, se orientan más bien hacia el establecimiento de un balance entre la energía capturada y la canalizada hacia la reducción de carbono (Anderson *et al.*, 1995). Esta clase de ajustes tienen un carácter a corto plazo, equiparable a táctica, que involucra como ejemplo la modificación post-transcripcional de las proteínas de los tilacoides. Se tienen también un componente a mediano plazo que abarcan como ejemplo la regulación de la traducción y transcripción de genes cloroplásticos a través de sensores redox (Allen *et al.*, 1995), o sensores del nivel de carbohidratos (Jang y Sheen, 1994). Dichas acciones se traducen en ajustes en el tamaño y composición de los sistemas de captura de radiación y canalización de la energía química así como en la capacidad para llevar a cabo disipación de energía a través del ciclo de las xantofilas (Demmig-Adams y Adams, 1996). Hasta el momento no han sido descritos a detalle y con hechos los esquemas de retroalimentación existentes entre la regulación fotomorfogénica y la fotosintética.

Ejemplos de respuestas morfológicas es el alargamiento de los entrenudos del tallo que es sensible de manera negativa a la radiación azul (Buck y Vince-Prue, 1985; Baraldi *et al.*, 1992), la relación entre la biomasa aérea y subterránea que dependen del balance espectral rojo:rojo lejano (Kasperbauer y Karlen, 1986; Kasperbauer y Hunt, 1990) y el control de la expansión de las láminas

foliares que depende positivamente de la irradiancia (Dale, 1988), pero que es independiente de la actividad fotosintética (Wei *et al.*, 1994b). El desarrollo de los cloroplastos también depende positivamente de la irradiancia fotosintética así como del balance entre la cantidad de luz azul y roja (Drozdova *et al.*, 1986; Thompson y White, 1991), e igualmente existe una componente fotomorfogénica independiente de la fotosíntesis y una de transición a la autotrofia que si depende de ella (Wei *et al.*, 1994a; Smith, 1995).

Los pigmentos involucrados en la vía de transducción de las respuestas fotomorfogénicas son los receptores UV-B (Wellman, 1983), la familia de pigmentos fitocromo (Smith, 1982; Mohr y Shropshire, 1983; Quail, 1991; Kasperbauer, 1992) y la familia de pigmentos criptocromo y receptores UV-A (Mohr y Shropshire, 1983). Todos estos pigmentos se han encontrado involucrados como receptores directos iniciales, en las vías de transducción relacionadas con la expresión diferencial de genes específicos regulados por la luz (Tobin y Silverthorne, 1985; Kuhlemeier *et al.*, 1987; Quail, 1991; Thompson y White, 1991). Los precursores de la clorofila también parecen tener una función fotomorfogénica importante (Thompson y White, 1991) la cual, sin embargo, se traslapa con la mencionada actividad de regulación del aparato fotosintético.

Además de las reacciones fotomorfogénicas y de adaptación del aparato fotosintético se conocen otras reacciones, también inducidas por la exposición a la luz, llamadas fototropismos y respuestas fotonásticas, ambas son respuestas de fotomodulación. Un fototropismo es una respuesta en la dirección del crecimiento orientado negativa o positivamente respecto a la fuente de un estímulo luminoso. Por fotonastia se entiende una respuesta en la orientación de una estructura que depende de un gradiente direccional de radiación. Un ejemplo de fotonastia son los heliotropismos, es decir, los movimientos foliares de seguimiento del Sol. La diferencia entre fotomorfogénesis y fotomodulación es que en el primer caso se habla de respuestas irreversibles que pueden ser o no direccionales, mientras que la fotomodulación se refiere a respuestas reversibles y direccionales (Mohr y Shropshire, 1983).

2.4.1. Respuestas a la Irradiancia.

El efecto de la cantidad de radiación electromagnética (irradiancia o densidad de flujo fotónico) ha sido estudiado sobre todo considerando la respuesta fotosintética y la acumulación de biomasa (Gates, 1980; Bugbee y Salisbury, 1988). En diferentes estudios, en ausencia de estrés de agua, de nutrientes o de otro tipo, se ha observado que la respuesta de la actividad fotosintética a la cantidad de radiación es lineal hasta llegar a un nivel de saturación, en donde más radiación no resulta en mayor fotosíntesis, pasando posteriormente a un nivel de fotoinhibición que se presenta al disminuir la actividad fotosintética en niveles muy altos de irradiancia (Hesketh y Moss, 1963; Gates, 1980; Frankland, 1986).

La radiación en exceso se disipa como calor en los complejos antena del fotosistema II, en un proceso que involucra el ciclo de las xantofilas así como la disminución en el pH en los tilacoides (Demmig-Adams y Adams, 1996). Este nivel de saturación por la radiación es variable de una especie a otra, considerando por ejemplo especies C_3 y C_4 , y es dependiente del ambiente de crecimiento de las plantas (Hesketh y Moss, 1963; Anderson *et al.*, 1995). Como ejemplo, para la lechuga el nivel de saturación lumínico de la actividad fotosintética fue establecido aproximadamente en $800 \text{ mM m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bajo condiciones de invernadero (Sanchez *et al.*, 1989).

¿De que manera, para un cierto nivel de irradiancia, una planta regula la composición y el tamaño del sistema de captura de fotones? La respuesta depende del contexto de nutrición y aporte de CO_2 (Hesketh y Moss, 1963; Brooks, 1986; Morales *et al.*, 1994), disponibilidad hídrica (Demmig *et al.*, 1988), temperatura (Gray *et al.*, 1994), balance espectral (Kasperbauer, 1988; Bradburne *et al.*, 1989), etc., en el que se desarrolla la planta. Las diferentes respuestas adaptativas de las plantas a los niveles de irradiancia se definen básicamente como modificaciones en las relaciones molares, densidad, eficiencia y estabilidad de los complejos de captación de luz, de transducción energética y de reducción del CO_2 (Boardman, 1977; Anderson, 1986; Evans, 1987; Allen, 1992; Demmig-Adams y Adams, 1996) así como en modificaciones fisiológicas y morfogénicas adaptativas que involucran cambios en la actividad de las enzimas del metabolismo del carbono (Britz y Adamse, 1994), la tasa respiratoria (Corré, 1983) y en la expansión y estructura anatómica de las láminas

foliares y tallos (Boardman, 1977; Allard *et al.*, 1991).

2.4.2. Respuestas a la Radiación UV-A y Azul.

El rango de longitud de onda para éstas bandas del espectro es de 320-390 nm para el UV-A y de 400-490 para el violeta-azul. Para las condiciones naturales prevalecientes en la biosfera, la radiación UV-A y violeta-azul constituye la fuente electromagnética más energética que utilizan las plantas (Gates, 1980). En este sentido no es extraño que la cantidad relativa de UV y azul frente al rojo así como la irradiancia misma desencadenen las respuestas adaptativas de las plantas a las condiciones de alta irradiancia (Voskresenskaya, 1987). En el proceso fotosintético los *quanta* de radiación son capturados por las clorofilas, carotenos y xantofilas y la energía de excitación resultante es transferida hacia los centros de reacción por resonancia inductiva. Para el caso de la radiación azul parte de la energía absorbida por la clorofila se disipa en forma de calor antes de ser transferida a los centros de reacción, con el resultado de que se aporta la misma cantidad de energía de excitación que con la radiación roja y por ello, en términos de energía transferida versus energía absorbida, la radiación azul resulta menos eficiente (Galston *et al.*, 1980). Sin embargo, estos eventos cuánticos no se traducen linealmente en las respuestas, expresadas como espectros de acción, en el nivel de organelo, célula u órgano ya donde los fenómenos de cooperación entre pigmentos, de reflexión interna o superficial modifican la calidad espectral de la radiación que realmente incide sobre los pigmentos (Galston *et al.*, 1980).

En el caso de las respuestas fotomorfogénicas a la radiación en la banda UV-A y azul se sabe, a partir de análisis genéticos y fisiológicos, que estas se encuentran mediadas por diferentes receptores, aún no bien caracterizados, llamados Receptores de Luz Azul (BLR) o criptocromos (Mohr y Shropshire, 1983; Kaufman, 1993). En trabajos recientes se describieron las características de probables *loci* candidatos como el HY4 de *Arabidopsis* que codifica una proteína soluble (llamada CRY1) con caracteres estructurales homólogos a los de las fotoliasas bacterianas (Ahmad y Cashmore, 1993). La sobreexpresión de HY4 causa respuestas exageradas (como hipocotilos muy cortos en presencia de luz azul) a los estímulos con radiación UV, azul y verde (Lin *et al.*, 1995). Igualmente los estudios bioquímicos en una variedad de plantas demostraron que existe una proteína,

asociada a la membrana plasmática, que se fosforila al exponerse a pulsos de luz azul, no haciéndolo con luz roja, y que muestra características en su espectro de acción que la relacionan con las respuestas fototrópicas de las plántulas (Kaufman, 1993). Adicionalmente, los mutantes que no muestran la respuesta de fototropismo carecen de esta fosfoproteína (Reymond *et al.*, 1992).

La naturaleza molecular del receptor para la radiación UV es hasta ahora elusiva, sin embargo los resultados de diferentes estudios sugieren la existencia de diferentes receptores para los rangos de radiación UV-A y UV-B (Wellmann, 1983; Kaufman, 1993).

Las respuestas morfogenéticas y metabólicas a la luz azul son múltiples y han sido descritas en hongos, algas, plantas superiores y protozoarios (Senger y Schmidt, 1986). Pueden mencionarse, entre otras las siguientes:

a). Fototropismos. En donde la luz azul induce curvatura en coleótilos de avena y otras especies (Wareing y Phillips, 1978; Galston *et al.*, 1980; Senger y Schmidt, 1986; Kaufman, 1993).

b). Heliotropismos. Funcionando la luz azul como el inductor de los flujos iónicos del pulvinus. La respuesta depende aparentemente de la detección de un gradiente de flujo fotónico interno con lo cual se consigue una respuesta direccional (Berg y Heuchelin, 1990; Donahue y Berg, 1990).

c). Apertura estomática. Arriba de los valores umbral para la actividad fotosintética el aumento en la irradiancia de luz blanca (Fischer, 1968) y rojo o rojo lejano (Zeiger, 1983) origina mayor apertura estomática. La luz azul, por otro lado, es capaz de inducir incrementos significativos en la conductancia estomática incluso con valores muy bajos de irradiancia, es decir, fuera de los límites mínimos de activación de los sistemas fotosintéticos (Zeiger, 1983, Zeiger *et al.*, 1985; Kaufman, 1993).

La manera en que se consigue la apertura en los poros estomáticos es a través de incrementos en el potencial osmótico de las células guarda bien sea por flujo iónico diferencial de K^+ al interior de las células, o por aumento en la concentración de metabolitos osmoactivos como la sacarosa. Al parecer el proceso de acumulación de K^+ es dependiente energéticamente de un potencial de

membrana conseguido a través de extrusión de protones por una ATPasa de membrana y de la acción de una cadena de transporte de electrones (Zeiger, 1983). Las fuentes primarias de energía para dicho proceso son al parecer la fotofosforilación, inducida por RFA o luz roja o azul de alta fluencia, y la fosforilación oxidativa, dependiente de la temperatura y de la acción de luz azul de baja fluencia (Kowallik, 1982; Zeiger, 1983). La sacarosa presente como osmoregulador tiene como origen al parecer el metabolismo fotosintético de la célula guarda o bien la descomposición de almidones en la misma célula inducida específicamente por la luz azul (Poffenroth *et al.*, 1992).

d). Movimientos intracelulares. El movimiento de los organelos es inducido de manera específica por luz azul, aparentemente por dos sistemas de fotorecepción. Esta clase de respuesta es común en plantas acuáticas y en algas coloniales. Se conocen dos categorías de movilidad intracelular: la fotodínesis (un tipo de ciclosis) que concierne a un flujo citoplasmático que no da lugar a una distribución específica de los organelos y, por otro lado, el movimiento de redistribución de cloroplastos, que parece relacionarse con la fotodínesis pero que origina el acomodo espacial específico de los cloroplastos en las células como respuesta a alta o baja irradiancia (Mohr y Shropshire, 1983; Haupt, 1986).

e). Metabolismo del carbono. Modificando la densidad de flujo de radiación azul se incrementa la actividad de las enzimas del ciclo de Calvin-Benson (Voskresenskaya, 1979), la acumulación de biomasa seca y la asimilación de CO₂ (Warrington y Mitchell, 1976; Voskresenskaya, 1987; Britz y Sager, 1990) y la tasa de respiración (Kowallik, 1982).

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

f). Eventos morfogénéticos. En diferentes estudios se ha encontrado que la distribución diferencial de biomasa y las modificaciones en los patrones de exploración del dosel dependen de la acción de receptores de radiación azul (Laskowsky y Briggs, 1989; van Volkenburgh *et al.*, 1990; Britz y Sager, 1990; Warpeha y Kaufman, 1990; Baraldi *et al.*, 1992; Kaufman, 1993). En esta categoría se incluyen las respuestas de inhibición del alargamiento del hipocotilo que han sido estudiadas ampliamente (Kaufman, 1993). La interacción con los receptores de radiación roja en la determinación del patrón de desarrollo es aún materia de controversia, pero se ha caracterizado al nivel molecular al observar los efectos antagónicos o sinérgicos de los diferentes rangos del espectro

sobre la expresión de genes particulares (Terzaghi y Cashmore, 1995).

Como se mencionó, se ha encontrado que la luz azul es importante en la estabilización del aparato fotosintético y en la adaptación a las condiciones de alta irradiancia (Drozdova *et al.*, 1986; Voskresenskaya, 1987; Adamska *et al.*, 1992). En varios casos los efectos de la luz azul monocromática se contraponen a los obtenidos con luz roja monocromática (Voskresenskaya, 1979).

2.4.3. Radiación Rojo y Rojo Lejano.

Al igual que para la radiación azul la radiación roja posee una componente de acción sobre el sistema fotosintético (como fuente de energía) y otra sobre el sistema de control del programa genético de desarrollo y del de modulación y adaptación fisiológica (como fuente de información).

Para el caso de la morfogénesis la respuesta de las plantas a la radiación en la banda espectral rojo/rojo-lejano (RRL: *circa* 640-700 nm/710-780 nm) se encuentra mediada por una familia de fotoreceptores protéicos llamados fitocromos que existen en dos formas fotoconvertibles, la Pr con un máximo de absorción en el rojo y la Pfr que absorbe en el rojo lejano (Wareing y Phillips, 1978; Galston *et al.*, 1980; Quail, 1991; Kasperbauer, 1992; Smith, 1986). *In vivo* los fitocromos se sintetizan en la forma Pr la cual se transforma en Pfr al absorber radiación roja, mientras que la absorción de rojo lejano retorna Pfr a Pr. Esta modificación reversible es el primer paso en la transducción de las señales de radiación RRL e involucra cambios conformacionales reversibles en el cromóforo y en la estructura tridimensional de la proteína. Es probable que estos cambios sean amplificados posteriormente por la acción de otros transductores, como las proteínas-G, que regulan los niveles de quinasas o calmodulinas, y que dan lugar a la expresión de ciertos esquemas de desarrollo (Bowler *et al.*, 1994).

Se sabe que existen múltiples respuestas mediadas por el fitocromo; Hendricks y Borthwick (1965) y Barceló (1979) anotaron una lista muy grande de procesos fisiológicos y de actividades de enzimas específicas que son controlados por la radiación en la banda del rojo/rojo lejano. Entre otras se tienen: germinación de semillas, etiolación, inducción y desarrollo floral, desarrollo de

cloroplastos y control de enzimas como Rubisco, nitrato reductasa, peroxidasa, etc.

De acuerdo con Mohr y Shropshire (1983) las respuestas de las plantas a la radiación en la banda del rojo/rojo lejano son básicamente de dos clases: morfogenéticas (adaptación a largo plazo) y de modulación (cambios instantáneos para sobrellevar cambios repentinos en el ambiente). En ambos casos parece intervenir la familia de pigmentos fitocromo pero en diferentes niveles: para el primer caso los fitocromos modifican la expresión génica bien sea al nivel transcripcional (Quail, 1991; Gilmarin *et al.*, 1985) o modificando la tasa de recambio o la estabilidad de una enzima o de su RNAm (Grierson y Covey, 1991; Quail, 1991; Thompson y White, 1991); por otro lado, para el segundo caso, los fitocromos aparentemente se relacionan con modificaciones rápidas en potenciales de membrana y en la actividad de proteínas de transporte (Hendricks y Borthwick, 1965; Marné, 1979; Tobin y Silverthorne, 1985).

Se ha encontrado que la acción de los fitocromos depende del cociente entre las densidades de flujo fotónicas en el rojo y rojo lejano (Kronenberg y Kendrick, 1986; Smith, 1982). En el proceso fotosintético la energía contenida en los fotones es transformada en energía química y en potencial reductor, por otro lado en el caso de los fitocromos la energía contenida en los fotones de bandas estrechas del espectro es transformada en información acerca del ambiente circundante a la planta. Aparentemente el valor selectivo de los fitocromos radica en el hecho de que permite la detección temprana de competidores y origina modificaciones en el aparato fotosintético, la anatomía foliar y la morfología de la planta para adaptarse a una situación de futura competencia por la radiación disponible en un dosel cerrado (Hughes, 1959; Smith, 1982, 1986; Kasperbauer, 1992; Kasperbauer y Karlen, 1986; Ballaré *et al.*, 1990).

En diferentes estudios sobre la manipulación experimental del ambiente de radiación fue reportada una correlación del balance entre las densidades de flujo fotónico rojo/rojo-lejano y las respuestas fisiológicas y la productividad de cultivos como la papa y tomate (Decoteau *et al.*, 1989; Matheny *et al.*, 1992), los cereales (Kasperbauer y Karlen, 1986) y leguminosas como la soya (Hunt *et al.*, 1989) entre otras.

2.4.4. El Ambiente de Radiación y su Efecto sobre la Producción y Transporte de Fotosintatos y sobre la Absorción de Nutrientes Minerales del Suelo.

La disponibilidad de energía radiante y las características de la radiación incidente modifican la tasa de producción de fotosintatos y la velocidad a la cual estos son movilizados de los tejidos fotosintéticos hacia las pozas metabólicas. La radiación es un activador de gran cantidad de enzimas foliares relacionadas con el metabolismo del carbono (Voskresenskaya, 1979; Gilmartin *et al.*, 1985; Tobin y Silverthorne, 1985) y de otros elementos como el nitrógeno y azufre que muestran una estrecha interacción con el carbono (Tobin y Silverthorne, 1985; Thompson y White, 1991).

Al igual que ocurre con la transducción de otras señales ambientales, la regulación las mencionadas vías metabólicas por la irradiancia o el balance espectral se asocia con cambios en la concentración intracelular de iones calcio (Bowler *et al.*, 1994) y por la acción de calmodulinas y quinasas (Reymond *et al.*, 1992; Chamovitz y Deng, 1996). Tal parece que las cascadas de regulación se determinan siguiendo la siguiente vía de acuerdo a Chamovitz y Deng (1996):

- (i) un fotoreceptor como fitocromo o criptocromo,
- (ii) cambio en propiedades de la membrana,
- (iii) modificación en la concentración de calcio y activación de calmodulinas,
- (iv) cambio en el nivel de fosforilación de ciertas enzimas por acción de quinasas específicas y
- (v) incremento o disminución en la actividad de las enzimas que regulan cierta vía del metabolismo.

Por otra parte, cuando la respuesta involucra morfogénesis o crecimiento entonces la transducción de la señal de la radiación se relaciona con el aumento o disminución en la concentración o actividad de un regulador del crecimiento (Salisbury y Ross, 1992).

Adicional a la acción de los fotoreceptores arriba mencionados se conoce la autoregulación postranscripcional de la actividad fotosintética a través de la fosforilación inducida por sensores redox de las membranas tilacoides de los cloroplastos (Allen *et al.*, 1995). Dicha regulación redox

se extiende al parecer a los procesos de regulación de la expresión génica en los cloroplastos (Danon y Mayfield, 1994) y probablemente se relacione con la acción de los fotoreceptores cloroplásticos.

El crecimiento coordinado y la expresión del potencial productivo de la planta es resultante de la actividad orquestada de los sitios de actividad fotosintética con los de absorción de agua y minerales. Al igual que ocurre con las señales de la radiación transducidas por los fotoreceptores, que regulan la síntesis o actividad de enzimas específicas, las señales bioquímicas internas como el nivel de carbohidratos (Jang y Sheen, 1994), el potencial redox en compartimientos subcelulares (Allen *et al.*, 1995) o la cantidad de protones libres (Salisbury y Ross, 1992) son capaces de inducir cambios en la expresión de los genes o bien modificar postranscripcionalmente la actividad de enzimas o compuestos reguladores del crecimiento.

El transporte de los fotosintatos producidos en el mesófilo es dependiente de la presencia de un almacén en recambio constante de compuestos de carbono, básicamente sacarosa (Ho, 1976), y del movimiento y descarga hacia el floema de dichos fotosintatos. Estos procesos dependen energéticamente de la fotosíntesis y de la activación de transportadores asociados a las membranas y son controlados al menos por fitocromos y por reguladores del crecimiento (Luttge y Highinbotham, 1979). Se observa igualmente esta dependencia del metabolismo energético en las actividades de absorción, transporte y distribución de los iones absorbidos del suelo por los tejidos radicales (Chapin, 1991).

Los procesos de transporte se llevan a cabo como intercambios al nivel subcelular, entre células de un mismo tejido o de diferentes tejidos y entre órganos de la planta. Cada uno de estos intercambios se ve regulado por la influencia de señales del ambiente como la radiación, la temperatura, la humedad relativa y la interacción de ellas. En el nivel celular y subcelular el papel regulador de la radiación sobre los procesos de transporte ocurre al nivel de la actividad fotosintética, involucrando a las membranas de cloroplastos, así como directamente sobre las propiedades de las membranas celular y de otros organelos como la vacuola (Luttge y Highinbotham, 1979; Marmé, 1979; Anderson, 1986). Por otro lado se ha reportado que la regulación de la absorción y el transporte responden al balance espectral de la radiación, observándose respuestas dependientes de

rangos específicos del espectro electromagnético. Ejemplo son las células guarda de los estomas que responden de manera diferencial a la luz roja y a la luz azul (Poffenroth *et al.*, 1992; Zeiger, 1983), el incremento en el flujo de K^+ que se observa al someter a radiación rojo lejano a las células de *Chlorella* (Kamiya, 1994) y el cambio en la conductividad hidráulica de la membrana celular que ocurre con la transición de P_{660} a P_{730} (Luttge y Higinbotham, 1979).

En el nivel de interacción entre órganos de la planta se conocen también respuestas que dependen del fotoequilibrio de fitocromo, como los cambios en la polaridad de la epidermis radical que se observan al modificar la calidad espectral de la radiación incidente en la parte aérea (Tanada, 1968).

2.4.5. Manipulación del Ambiente de Radiación Utilizando Filtros Espectrales y Materiales Reflejantes en Invernaderos y Campo Abierto.

Controlar el ambiente de radiación significa modificar cualquiera de sus caracteres como la irradiancia, el balance espectral, la dirección y la duración. Una manera de lograr éste control es manipular la radiación natural utilizando materiales de diversa índole, sobre todo materiales plásticos, en invernaderos y en campo abierto.

El uso de materiales para acolchado es una práctica cuya finalidad original es el control de la humedad en el suelo y la regulación de los extremos de temperatura en el suelo. Sin embargo, otra característica importante del material para acolchado es que refleja parte de la radiación que recibe, y de ese modo modifica el ambiente espectral de crecimiento de la planta (Kasperbauer, 1992). De acuerdo a Pendleton *et al.* (1967) se obtuvieron incrementos sustantivos en el rendimiento de plantas de maíz (*Zea mays* L.) al iluminar la parte baja del dosel con radiación solar procedente de un material reflector ubicado cerca del suelo. De esta manera los autores demostraron que en ausencia de restricciones de fertilizantes o de agua la cantidad de radiación en el dosel limita la productividad potencial.

Otros autores como Kasperbauer (1992) y Kasperbauer y Hunt (1992) reportaron que el uso de materiales para acolchado de diferentes colores induce diferencias en el comportamiento fisiológico de las plantas, diferencias que son independientes de las modificaciones en la temperatura del suelo y que se refieren a la acción de fitocromos sobre la morfogénesis.

En los invernaderos y túneles utilizados en la producción de hortalizas y frutas las características de la radiación filtrada por la cubierta (además del control de temperatura y humedad) son claves para determinar la productividad. Tradicionalmente los criterios que determinan la selección de un material para cubierta de invernadero son la transparencia o transmitancia a la radiación, la capacidad de capturar la radiación infrarroja en el interior de la estructura y evitar la condensación del vapor de agua sobre la película, la estabilidad frente al intemperismo y los agentes químicos (Giacomelli y Roberts, 1993). Sin embargo, existe también la opción de modificar el balance espectral de la radiación filtrada consiguiendo de esta manera modificaciones en el desempeño de los cultivos (McMahon *et al.*, 1991; Rajapakse y Kelly, 1992) y en la actividad de algunos microorganismos patógenos de las plantas (Sasaki y Honda, 1985). La incorporación de aditivos específicos a la película de invernadero, de tal manera que cambie la reflectancia y la transmitancia en bandas específicas del espectro, es una forma de lograr diferencias en balance espectral (Giacomelli y Roberts, 1993; Weiss, 1995).

El uso de mallas de tejido (malla sombra) de polipropileno u otro material para cubrir los invernaderos es práctica común en las regiones con niveles muy altos de radiación solar. El diseño de tales mallas es tal que permite disminuir la irradiancia bajo las mismas en diferentes porcentajes de acuerdo a la necesidad y por ende disminuir la temperatura en el interior de la estructura del invernadero (Palacios, 1995). Tradicionalmente se utilizan mallas de polietileno o polipropileno de color negro que se califica como neutro, es decir, que origina disminución en la irradiancia pero modifica relativamente poco el balance espectral de la radiación transmitida. Por otro lado, el uso de malla sombra de diferentes colores, o bien entretejida con material reflejante de color plata o blanco, modifica de manera drástica tanto la irradiancia como el balance espectral de la radiación transmitida permitiendo así manipular el desempeño de las plantas (PAK Unlimited, Inc., comunicación personal).

III. MATERIALES Y METODOS

3.1. EXPERIMENTO CON LECHUGA Y EL USO DE PELICULAS FOTOCROMATICAS.

3.1.1. UBICACION DEL EXPERIMENTO.

El trabajo se realizó en el campo experimental del Centro de Investigación en Química Aplicada (CIQA), en Saltillo, Coahuila. Las coordenadas geográficas son 25° 18' de latitud norte y 101° 21' de longitud oeste con altitud promedio de 1860 m sobre el nivel del mar. La temperatura media anual es de 19.8° C y la precipitación media anual es de 298.5 mm. El suelo del lugar en donde se llevó a cabo el trabajo fue de tipo arcilloso con pH de 7.8, con un contenido medio de materia orgánica (1.97%), pobre en nitrógeno (0.09%) y aceptable en fósforo (75.15 kg ha⁻¹). El contenido de carbonatos totales fue alto (38.5%) y presentó salinidad media (5.15 mS cm⁻¹).

3.1.2. MATERIAL BIOLÓGICO.

Se utilizaron plantas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) del cultivar Great Lakes. Dicho cultivar es adecuado para su cultivo en otoño e invierno, muestra hojas consistentes y entra en la categoría de las lechugas que forman repollo. Las semillas se sembraron en forma directa al suelo y, posteriormente a la emergencia, se llevó a cabo eliminación manual de plantas sobrantes buscando una densidad aproximada de 11 plantas por metro cuadrado. La distribución de plantas conseguida de esta manera fue de cuatro hileras de 12 plantas por tratamiento, con una distancia entre hileras de 20 cm y una distancia entre plantas dentro de hilera de 20 cm. El total obtenido fue de 48 plantas por unidad experimental utilizando un diseño de bloques completos con arreglo en parcelas divididas y dos repeticiones.

3.1.3. DESCRIPCIÓN DE LOS TRATAMIENTOS.

Las películas experimentales para invernadero utilizadas fueron fabricadas en el CIQA. Para ello se utilizaron dos clases de resina: polietileno de baja densidad (PE) y polipropileno (PP). La formulación se copió de una película comercial para invernadero que incluye un estabilizador UV de níquel (Perfiles de Plástico Flexibles, S A. de C.V.). A dicha formulación base (blanco) le fueron añadidos aditivos fotocromáticos de Mitsui Shikiso Chemical Co. Ltd. de color violeta (FCV), azul

(FCA) y una mezcla azul+violeta (MFC) en las concentraciones de 0.5%, 1.25% y 2.0%. Dichas concentraciones fueron las recomendadas de acuerdo a los resultados de un estudio preliminar realizado en plantas de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch. cv Solana) en donde se midieron las tasas de asimilación de CO₂ en hojas individuales frente a diferentes concentraciones de pigmentos fotocromáticos (Quero *et al.*, 1992).

Las películas fotocromáticas obtenidas mostraron la característica de cambiar de color al ser expuestas a la luz del sol. Esto es porque los aditivos añadidos cambian su estructura al absorber quanta de alta energía (UV y violeta) y al retomar su estructura original emiten quanta de menor energía pero en el rango activo para la fotosíntesis (azul y rojo). La idea original es obtener un enriquecimiento específico de radiación en el rango de 400 a 700 nm.

Se dispuso de nueve variantes de concentración y tipo de aditivo fotocromático más una película blanco sin fotocromático para cada tipo de resina. De manera adicional, como referencia y fuera del diseño experimental mencionado, se colocaron otros tratamientos que fueron:

- a). Película comercial de polietileno de baja densidad fabricada por Perfiles de Plástico Flexibles (PPF).
- b). Testigo sin película expuesto a los niveles naturales de radiación (TCA).

Las películas se montaron fijándolas con grapas a mamparas de madera de 5 m x 1.3 m. Cada una de las mamparas incluyó dos tratamientos y se colocaron sobre las camas de siembra a una altura de 40 cm en su orientación este y de 60 cm en su orientación oeste. Se consideraron como efectivos los datos de las plantas de las dos hileras centrales. El área efectiva de siembra para cada tratamiento fue de 2.5 m² (1 m del área útil de la cama x 2.5 m de largo de la película) y de 4.25 m² considerando la calle entre surcos (1.7 m x 2.5 m).

Las camas de siembra se formaron manualmente dándoles una altura de 30 cm, una distancia de 1.7 m entre centro y centro de las mismas y orientación de norte a sur. En cada cama se colocaron dos cintas para riego por goteo Chapin de 4/1000 de pulgada por lo que correspondió una

cinta para cada dos hileras de plantas. La totalidad de los fertilizantes se aplicaron en forma líquida vía la cinta de riego. El cálculo de la cantidad de elementos en el fertilizante se realizó en base a las extracciones reportadas para un cultivo de lechuga con rendimiento de 25 toneladas por hectárea y que son 52 kg de N, 10 kg de P, 40 kg de K, 20 kg de Ca y 6 kg de Mg por hectárea. El azufre se añadió como azufre elemental por el sistema de riego en cantidad de 25 kg por hectárea y como sulfato junto con los microelementos.

El agua de riego se aplicó monitoreando el nivel de humedad del suelo buscando mantener un estado cercano al de capacidad de campo. A excepción de lo correspondiente a la radiación no se realizaron registros microclimáticos, temperatura del aire o humedad relativa, para los diferentes tratamientos.

3.1.4. DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANALISIS DE LOS DATOS.

Se utilizó un diseño de bloques completos con arreglo en parcelas divididas con dos repeticiones. La parcela grande correspondió a dos clases de resina (PE y PP) y la parcela chica contuvo 9 tratamientos (no incluido el blanco o control), teniendo entonces 1 grado de libertad para el error A y 16 grados de libertad para el error B. Los datos fueron expresados como medias de parcela y su error estándar para cada repetición o bien como medias globales de ambas repeticiones y su error estándar. Sobre los datos se llevó a cabo un análisis de varianza de acuerdo al siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + \epsilon_{(ij)} + F_k + PF_{jk} + \epsilon_{(ijk)}$$

en donde:

μ = Media global.

B = Bloques ($i = 1,2$).

P = Películas ($j = 1,2$).

$\epsilon_{(ij)}$ = Error A.

F = Fotocromáticos y concentración ($k = 1, \dots, 9$).

PF = Películas x Fotocromáticos y concentración.

$\epsilon_{(ijk)}$ = Error conjunto (Error B).

Adicional a la prueba global con el ANOVA se realizó una separación posterior de medias con la prueba de Duncan (Steel y Torrie, 1985). La prueba de diferencia contra el control se llevó a cabo aplicando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973). Dado que la prueba de Duncan no se considera en el software utilizado (Statistica for Windows de Statsoft, Inc.) se construyó un programa que la llevara a cabo utilizando Lotus 123 v. 3.0.

Sobre los datos se llevaron a cabo análisis de correlación y de regresión. En el caso de encontrar problemas de ajuste a una normal bivariada las correlaciones se calcularon con el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (R), de lo contrario se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (r). Para las pruebas de distribución bivariada y cálculo de dichos coeficientes se utilizó el programa Statistica for Windows y la interpretación se llevó a cabo siguiendo los esquemas recomendados por Pedhazur (1982) y Steel y Torrie (1985).

La parte final del análisis de los datos consistió en construir un modelo causal de las relaciones entre las variables utilizando la técnica de análisis de senderos descrita por Li (1986) y Reyes y Benavides (1993). Una descripción del análisis de senderos se anexa en el Apéndice I al final del escrito.

3.1.5. VARIABLES DE LA RADIACION.

Las variables de radiación se obtuvieron midiendo por un lado el total de radiación bajo las películas y por el otro el balance espectral de dicha radiación. El balance o calidad espectral se obtiene midiendo las cantidades relativas de quanta en bandas específicas del espectro, en otras palabras es la composición espectral de la radiación. Los rangos que definen cada banda del espectro se anotan en la **Tabla 3.1**.

Las variables utilizadas en la descripción del ambiente de radiación en cada tratamiento se detallan en la parte siguiente:

Tabla 3.1. Definición de las diferentes bandas espectrales de acuerdo a su longitud de onda.

Banda espectral	Abreviatura	Rango de longitudes de onda (nm)
UV-A	UV	320-400
Violeta-azul	A	400-490
Rojo	R	640-700
Rojo lejano	RL	700-740
Infrarrojo cercano	IR	700-1100

Modificado de Galston *et al.* (1980).

a). Densidades de Flujo Fotónico en Bandas Específicas y la Integral de Radiación Fotosintéticamente Activa Transmitida por las Películas.

La radiación total y fotosintéticamente activa (RFA) incidente sobre y bajo las películas fue cuantificada con un espectroradiómetro LI-1800 de LI-COR, Inc. y un colector de radiación con corrección coseno unido a una sonda con fibras ópticas. Se realizaron mediciones un día después de colocar las películas en el campo y mediciones previas y posteriores a la cosecha, todas ellas en las horas de máxima irradiancia (12:00-14:00 hrs.) en días sin nubosidad o excesivo polvo atmosférico; en todos los casos se comparó el régimen de radiación (en el rango 300-1100 nm) incidente y transmitida por las películas. Con los datos obtenidos fue posible calcular la transparencia de cada película a la RFA (en el rango 400-700 nm), la cual se expresó como un cociente (Transmitida/Incidente).

La transparencia de las películas presentó variación en el tiempo, debida probablemente al intemperismo, cuya magnitud fue dependiente del tratamiento. Partiendo de las lecturas obtenidas con el espectroradiómetro en diferentes fechas fue posible construir una curva que describe la caída en la transparencia para cada película con respecto al tiempo. Con esta información se calculó la integral de RFA, denominada IRFA, que se estimó utilizando los datos de la integral diaria de radiación global incidente ($MJ\ m^{-2}$) colectados con un datalogger LI-1200 de LI-COR, Inc. y un sensor piranómetro LI-200SA. La cantidad de RFA transmitida por las películas fue calculada

partiendo de que, en el área de estudio en promedio el 54% de la radiación global incidente es RFA y considerando la transparencia estimada diaria de cada película (estimada por interpolación lineal de las transparencias inicial, intermedias y final) a dicha radiación. La sumatoria de las integrales diarias de RFA constituyó el total transmitido en la temporada de crecimiento del cultivo o IRFA en unidades de MJ m⁻².

Por otro lado, con los datos del muestreo inicial realizado al colocarse las películas en el campo se obtuvieron los valores de densidad de flujo fotónico (DFF en $\mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y de irradiancia (I en W m^{-2}) para cada película en las bandas Total (DFFT), Fotosintéticamente activa (DRFA), UV-A (DFFUV), azul (DFFA), rojo (DFFR) e IR (DFFIR).

b). Calidad Espectral de la Radiación.

La calidad o balance espectral fue definido en base a una serie de índices que describen los balances molares entre bandas especificadas del espectro en el rango 300-1100 nm. De manera análoga fueron calculados los índices pero considerando la cantidad de energía (W m^{-2}) asociada a diferentes sectores del espectro luminoso. Los índices especificados son entonces cocientes entre flujos molares o de energía y describen enriquecimientos relativos (porcentajes sobre un total) o bien sesgos en el espectro hacia las bandas más energéticas o menos energéticas del espectro.

$$\left(\frac{A}{R}\right) = \frac{\text{Densidad de Flujo } 400-490 \text{ nm}}{\text{Densidad de Flujo } 640-700 \text{ nm}}$$

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Los índices utilizados se describen a continuación:

a). A/R. Los valores altos indican el sesgo hacia las bandas más energéticas en el rango activo para la fotosíntesis.

Análogo a este cociente como indicador de sesgo espectral se tiene el índice rojo-rojo lejano (RRL) descrito más adelante. La diferencia entre uno y otro es que el RRL es un índice de sesgo dentro de una banda espectral estrecha, mientras que A/R considera una banda más amplia.

b). Enriquecimiento en UV-A e Infrarrojo (UV/TOT e IR/TOT). Se calculó como el cociente de las integrales de flujo cuántico en los rangos 320-400 nm (UV-A) y 740-1100 nm (Infrarrojo sin incluir el rojo lejano) respecto a la integral de flujo cuántico en el rango 320-1100 nm.

$$\left(\frac{UV}{TOT} \right) = \frac{\text{Densidad de Flujo } 320-400 \text{ nm}}{\text{Densidad de Flujo } 320-1100 \text{ nm}} * 100$$

$$\left(\frac{IR}{TOT} \right) = \frac{\text{Densidad de Flujo } 740-1100 \text{ nm}}{\text{Densidad de Flujo } 320-1100 \text{ nm}} * 100$$

Para la banda de radiación fotosintéticamente activa se utilizaron otros dos índices de enriquecimiento: A/RFA y R/RFA. Dichos índices marcan la cantidad relativa de azul o rojo frente al total de flujo cuántico o irradiancia en el rango 400-700 nm.

c). Cociente Rojo.Rojo Lejano (RRL).

Es un índice de sesgo espectral de banda estrecha utilizado como parámetro para estimar el valor probable del fotoequilibrio del fitocromo (Smith, 1982, 1986; Kasperbauer, 1992). Se define como el cociente de dos densidades de flujo con un rango de 10 nm centradas en 650 y 730 nm, esto

es:

$$RRL = \frac{\text{Densidad de Flujo } 655-665 \text{ nm}}{\text{Densidad de Flujo } 725-735 \text{ nm}}$$

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

por lo cual también es un indicador de sesgo pero de rango más estrecho que el A/R.

3.1.6. VARIABLES DE RESPUESTA DE LA PLANTA.

a). Asimilación de CO₂ (ASPRO y ASG).

Las mediciones se realizaron con un IRGA 225-MK3 de Analytical Development Company, Ltd. y el sistema de colecta de información descrito por Terán *et al.* (1993). El sistema se construyó

con una red de captura de datos que colectó las señales de una serie de convertidores analógicos-digitales (Omegabus de Omega, Inc.) conectados al IRGA y a los sensores de temperatura ubicados en cada una de las seis cámaras en donde se registró la asimilación de CO₂. La red de captura desembocó en un convertidor RS-232/RS-485 r.odelo A-1000 de Omega, Inc. el cual canalizó las señales digitales vía el puerto serial hacia una base de datos en una computadora siguiendo el esquema marcado por el software construido para dicho propósito utilizando Lotus 123 v 1.0 y los controladores de Measure for 123.

Las lecturas se realizaron en días carentes de nubosidad, en las horas de máxima irradiancia (9:00-16:00 hrs.) y se utilizaron para ello hojas de edad fisiológica homogénea en la etapa previa al inicio de formación del repollo (45 días después de la siembra). Los resultados se expresaron en unidades de asimilación por unidad de área foliar ($\mu\text{M CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (ASPRO) y en unidades de asimilación por unidad de biomasa seca foliar ($\mu\text{M CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$) (ASG).

El sistema automatizado de captura de datos permitió la colecta intensiva de información en seis tratamientos a la vez por fecha de muestreo. Por ello, para completar la captura de datos para todos los tratamientos fueron necesarios cinco días. Para cada día se dispuso de al menos 40 lecturas de asimilación de CO₂ y resistencia estomática por tratamiento entre las 9:00 y las 13:00 ó 14:00 horas, el intervalo de máxima irradiancia para la época del año en que se realizó el trabajo. Los datos fueron obtenidos a intervalos de 1 minuto entre lectura y lectura y de 5 minutos entre tratamiento y tratamiento, completando un ciclo de lectura en 30 minutos. Los datos fueron promediados para cada una de las cuatro o cinco horas y la media de estos valores constituyó promedio por tratamiento.

Para verificar la presencia de diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) con separación posterior de medias. El criterio para considerar como diferentes un par de promedios fue el de separación por tres veces la magnitud del error estándar de la media. Los datos utilizados fueron los promedios para cada hora en los diferentes días.

b). Comportamiento Estomático (RE).

Se utilizó un porómetro AP4 de Delta-T Devices, Inc. que determina la resistencia o la conductancia estomática y la temperatura foliar. Las mediciones se realizaron de manera apareada a las lecturas de asimilación de CO₂. Los datos se expresaron en unidades de resistencia (s m⁻²) y en grados Celsius para la temperatura foliar.

c). Variables Morfológicas.

-Altura de Planta (ALT). La distancia promedio, en centímetros, entre la base de la corona y el extremo apical de las hojas más grandes. Dicha determinación se llevó a cabo en una muestra de seis plantas por tratamiento y repetición. Estos datos se registraron en la etapa inicial de formación del repollo.

-Número de hojas (NH). El promedio en el número de hojas por planta en una muestra de seis plantas por tratamiento y repetición. Estos datos se registraron en la etapa inicial de formación del repollo.

-Área foliar específica (AFE). Se obtuvieron 10 discos foliares por hoja en seis hojas diferentes por tratamiento y repetición. Una vez obtenidos de la muestra en fresco los discos foliares fueron secados en estufa deshidratadora a 60 °C hasta obtener peso constante y fueron pesados en una balanza analítica. Los datos obtenidos fueron expresados en m² por gramo de biomasa seca foliar.

d). Variables de Biomasa por Planta.

-Biomasa Fresca (PFTF). La biomasa total en gramos por planta fue estimada en un muestreo previo a la formación del repollo y en la cosecha final utilizando cuatro plantas por repetición las cuales fueron pesadas en fresco. Sobre los cuatro valores se obtuvo el valor promedio.

-Biomasa Seca (PSTF). Las cuatro plantas por repetición pesadas en fresco fueron secadas en una estufa deshidratadora a una temperatura de 60 °C hasta alcanzar peso constante. Sobre los cuatro valores se obtuvo el valor promedio en gramos por planta.

-Contenido Relativo de Materia Seca (CRMS). El CRMS fue estimado a partir de los datos para peso fresco y seco de dichas plantas y se define como la cantidad en gramos de materia seca por gramo de agua en los tejidos de la planta. La definición es la siguiente:

$$CRMS = \frac{\text{Peso Seco Total}}{\text{Peso Fresco Total} - \text{Peso Seco Total}}$$

d). Variables de Rendimiento.

-Peso Promedio de Repollo (PMR). Los repollos obtenidos en la cosecha fueron pesados en fresco y se calculó el peso promedio de los mismos en gramos por repollo.

-Índice de Cosecha (IC). El IC es el cociente de el peso promedio del repollo (PMR) y la biomasa fresca total (PFTF). Esta variable adimensional es un indicador del reparto selectivo de la biomasa hacia la estructura que se cosecha.

-Rendimiento Total (REND). Para estimar el rendimiento total se determinó a los 65 días después de la siembra el peso fresco aéreo total en las plantas de las dos hileras centrales de la cama de siembra. El peso por unidad de área se proyectó a toneladas por hectárea.

3.2. EXPERIMENTO CON ESPINACA Y EL USO DE FILTROS COLOREADOS DE POLIETILENO Y MALLA SOMBRA DE POLIETILENO.

3.2.1. UBICACION DEL EXPERIMENTO.

El trabajo se realizó en Ario de Rayón, Michoacán, en el área experimental del campo Santa Mónica. Dicho campo es dedicado a la producción agrícola por la compañía Frexport, S.A. de C.V. Las coordenadas geográficas son 20° 00' de latitud norte y 102° 17' de longitud oeste con altitud promedio de 1540 m sobre el nivel del mar. La temperatura media anual es de 20.9° C y la precipitación media anual es de 766.4 mm. El suelo del lugar en donde se llevó a cabo el trabajo fue

un migajón arcilloso con pH de 6.5, con un contenido medio de materia orgánica (1.92%), bajo en nitrógeno (0.07%) y en fósforo (65.48 kg ha⁻¹). Para dicho suelo se observó un nivel bajo de conductividad eléctrica (0.76 mS cm⁻¹).

3.2.2. MATERIAL BIOLÓGICO.

Se utilizaron plantas de espinaca (*Spinacia oleracea* L.) del cultivar Santa Elena. Este cultivar es adecuado para la temporada de otoño-invierno, las plantas son de porte bajo y presentan hojas rugosas de buena consistencia. Los surcos para siembra se prepararon manualmente con una altura de 0.2 m, orientación de Este a Oeste y con distancia entre surco y surco de 0.25 m. Las semillas se sembraron directamente al suelo formando tres hileras dejando una distancia de 0.15 m entre planta y planta. Con este arreglo se obtuvo una densidad de 26 plantas por metro cuadrado.

3.2.3. DESCRIPCIÓN DE LOS TRATAMIENTOS.

Las películas plásticas utilizadas en el estudio fueron adquiridas de Agrotileno de México, S.A. de C.V. y las mallas sombra de Plásticos de León, S.A. de C.V. Dichas películas se utilizaron como filtros para modificar la radiación natural en el ambiente abierto en donde se realizó el estudio. Las películas se fijaron con grapas a mamparas de madera de 1.5 x 2.0 m y estas se montaron en el suelo, a una altura de 30 cm sobre el nivel de la parte alta de los surcos, inmediatamente después de la siembra. El área cubierta por el filtro en cada repetición fue de 3 metros cuadrados. Los materiales plásticos utilizados fueron películas de polietileno (PE) de color verde (V), blanco (B), azul (A), rojo (R) y naranja (N) así como malla sombra de polipropileno para invernadero color negro colocando una capa (MS) o dos capas (MD) de esta última.

La fertilización fue homogénea para todos los tratamientos y se llevó a cabo aplicando e incorporando en el suelo una mezcla de roca fosfórica (1000 kg por hectárea), azufre elemental (200 kg por hectárea) y gallinaza (1000 kg por hectárea), aplicando posteriormente NPK y microelementos en forma líquida en intervalos de 15 días. La cantidad de elementos aplicada en forma líquida fue de 17 kg de nitrógeno, 63 kg de fósforo, 14 kg de potasio, 3 kg de calcio y 2 kg de magnesio además de los microelementos. Los datos correspondientes al estudio fueron tomados

utilizando las plantas de la hilera central 60 días después de la siembra que corresponde a la etapa previa a la primera cosecha.

3.2.4. DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANALISIS DE LOS DATOS.

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones y submuestreo de 3 a 6 individuos. Se tuvieron 6 grados de libertad para el factor tratamientos, 1 grado de libertad para repeticiones, 2 ó 5 grados de libertad para individuos asignados aleatoriamente en cada repetición y 32 ó 71 grados de libertad para el error conjunto. Los datos fueron expresados como medias por individuo y su error estandard para cada repetición o bien como medias globales de ambas repeticiones y su error estandard. Sobre los datos se llevó a cabo un análisis de varianza de acuerdo al siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + I_k + \epsilon_{(ijk)}$$

en donde:

μ = Media global.

B = Bloques ($i = 1, \dots, 2$).

P = Películas ($j = 1, \dots, 7$).

I = Individuos muestreados ($k = 1, \dots, 3$ ó $1, \dots, 6$).

$\epsilon_{(ijk)}$ = Error conjunto.

Adicional a la prueba global con el ANOVA se realizó una separación posterior de medias con la prueba de Duncan. Por otro lado, se calcularon correlaciones bivariadas con el coeficiente de correlación de Pearson (r). Los análisis se llevaron a cabo con los programas StatGraphics y Statistica for Windows.

Se construyó un modelo causal de las relaciones entre las variables siguiendo la técnica de análisis de senderos descrita por Li (1986) y Reyes y Benavides (1993). La descripción de dicha técnica se anota en el Apéndice al final del escrito.

3.2.5. VARIABLES DE LA RADIACION.

Se determinó la densidad de flujo fotónico en el rango 400-700 nm (RFA) utilizando un sensor cuántico LI-190 de LI-COR, Inc. Las lecturas de radiación activa para la fotosíntesis incidente y transmitida por los filtros se llevaron a cabo dos días después de colocar las películas en el campo (en octubre de 1996). Los datos se tomaron en el intervalo completo desde la salida hasta la puesta del sol cada 15 minutos. Del mismo modo, durante la toma de datos de asimilación de CO₂ en diciembre de 1996 y enero de 1997, se llevaron registros de la radiación incidente y la transmitida a intervalos de 15 minutos en el periodo que va de 30 minutos antes de la salida del sol a 30 minutos después de la puesta del mismo. Con los valores obtenidos se calcularon las siguientes variables:

a). Radiación Promedio (RFAP). La media aritmética de los valores de densidad de flujo fotónico de la radiación transmitida por la película en $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En el cálculo no se consideraron los valores de cero registrados antes de la salida y después de la puesta del sol.

b). Radiación Máxima (RFAM). El valor máximo encontrado durante el día de densidad de flujo fotónico de la radiación en $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ transmitida por la película.

3.2.6. VARIABLES DE ASIMILACION DE CO₂.

Las lecturas de asimilación de CO₂ se llevaron a cabo con un analizador de gases infrarrojo LI-6200 de LI-COR, Inc. utilizando una cámara de policarbonato con un volumen de 0.25 l para encerrar la hoja muestra durante las lecturas. La colecta de datos se llevó a cabo en días con cielo despejado en diciembre de 1996 y enero de 1997 en el periodo completo comprendido entre la salida y la puesta del sol con intervalos de 15 minutos entre lectura y lectura. Cada lectura fue el promedio de los datos obtenidos en la hoja más joven totalmente expandida de tres plantas seleccionadas al azar de la hilera central. Con estos datos se obtuvieron las siguientes variables:

a). Asimilación Promedio (ASPRO). La media aritmética de todos los valores positivos de asimilación de CO₂ a lo largo del día en unidades de $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. No se consideraron los valores negativos registrados antes de la salida y después de la puesta del sol.

b). **Asimilación Máxima (ASM).** El valor máximo de asimilación de CO₂ registrado durante el día en unidades de $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

c). **El Punto de Compensación para la Asimilación de CO₂ (PCA).** Para su estimación se siguió el procedimiento A/Ci descrito para el LI 6200 (LI-COR, 1991) repitiéndolo dos veces para cada tratamiento en días diferentes. El procedimiento consiste en mantener constantes las condiciones iniciales de irradiancia, temperatura y humedad relativa en el microambiente de la cámara para de esa manera registrar la dinámica de asimilación de CO₂ conforme disminuye la concentración intercelular (Ci) de este último. Al pasar el tiempo, en general de 25 a 35 minutos, se alcanza un estado estacionario en donde no se observa cambio posterior en Ci y la asimilación neta de CO₂ toma valores fluctuantes de positivo a negativo cercanos a cero. Dicha condición estacionaria define el punto de compensación para la asimilación de CO₂ en unidades de partes por millón (ppm) de CO₂.

3.2.7. VARIABLES DE BIOMASA.

a). **Peso Fresco.** Para determinar el peso fresco promedio en unidades de gramos por planta se tomaron al azar en cada repetición tres plantas de la hilera central las cuales fueron pesadas individualmente separando la raíz de la parte aérea.

b). Para la obtención del peso seco las plantas arriba mencionadas fueron secadas en una estufa deshidratadora a 60° C hasta obtener peso constante. Las unidades fueron gramos por planta.

3.2.8. VARIABLES DE MORFOLOGIA FOLIAR.

La morfología foliar se caracterizó con el área de la lámina foliar y con la longitud y diámetro promedio del pecíolo. Para conseguir estos datos se colectó la hoja más reciente totalmente expandida de seis plantas elegidas al azar en cada repetición.

a). La medición del área foliar se realizó dibujando ésta sobre papel bond de peso estándar por unidad de área. Los contornos de las hojas fueron recortados y al pesarlos se calculó el área de cada uno. El área foliar se expresó en unidades de centímetros cuadrados.

b). La longitud y el diámetro promedio del peciolo se determinaron utilizando un vernier. la longitud del peciolo se expresó en centímetros y el diámetro en milímetros.

3.2.9. VARIABLES DE LOS EXTRACTOS DE TEJIDO FRESCO DE LOS PECIOLOS.

En cada tratamiento, con un intervalo de 30 minutos entre una muestra y la siguiente, se colectaron dos de las hojas más jóvenes totalmente expandidas de dos plantas elegidas al azar. El material colectado se separó en láminas foliares y en peciolos. Las láminas foliares fueron desechadas mientras que los peciolos fueron prensados de inmediato y el extracto líquido obtenido fue analizado en el término de 2 minutos. Más que realizar repeticiones de las lecturas en ciertas horas del día, lo cual nos permitiría comparar estadísticamente los promedios de tratamientos para las variables determinadas en los extractos de los peciolos, elegimos llevar a cabo mediciones en intervalos de tiempo cortos con la finalidad de caracterizar el comportamiento dinámico de varios parámetros a la vez y su relación con los cambios en la densidad de flujo de la radiación y con los de la asimilación de CO_2 .

Las mediciones realizadas fueron:

a). Índice Refractométrico. La presencia de solutos como la sacarosa modifica el índice de refracción de la luz incidente canalizada a través de un prisma. Las unidades son brix e indican gramos del soluto en 100 gramos de la solución. Para su medición se utilizó un refractómetro que registra de 0 a 32 brix de marca Atago.

b). Concentración de iones nitrato (NO_3^-), potasio (K^+) y sodio (Na^+). La concentración de estos iones en partes por millón fue determinada con los electrodos ión-selectivos C-141, C-131 y C-122 de Horiba Co., Ltd.

c). Potencial Redox y pH. Estas variables se determinaron utilizando electrodos para potencial de óxido-reducción y pH montados en un potenciómetro PHH-82A de Omega Engineering, Inc. Las unidades para el potencial de óxido-reducción fueron milivoltios (mV).

d). Conductividad Eléctrica. La conductividad eléctrica del extracto líquido de los peciolo se determinó con un potenciómetro PHH-10 de Omega Engineering, Inc. Las unidades fueron microsiemens por centímetro ($\mu\text{S cm}^{-1}$).

3.2.10. CONTENIDO DE MINERALES EN BASE SECA.

Previamente a las lecturas de asimilación de CO_2 y a la obtención de los extractos de savia, se tomaron muestras foliares las cuales fueron separadas en peciolo y láminas foliares. El material vegetal correspondió a la hoja más reciente totalmente expandida de 10 plantas elegidas al azar de la hilera central. En dichas muestras se analizó el contenido de minerales por unidad de biomasa seca de tejido. Las unidades de concentración fueron entonces milimoles del elemento por kilogramo de tejido seco.

Los minerales analizados fueron nitrógeno como nitrato (NO_3^-) y fósforo como fosfato (PO_4^{3-}) utilizando un fotocolorímetro Coleman Jr. Modelo 635. Los restantes elementos, potasio, calcio, azufre, magnesio, manganeso, cobre, zinc, hierro, sodio y boro fueron determinados utilizando un espectrofotómetro de absorción atómica Perkin-Elmer modelo 306. Las técnicas para la preparación y ensayo de las muestras fueron descritas por Fick *et al.* (1976).

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1. EXPERIMENTO CON LECHUGA Y PELICULAS FOTOCROMATICAS

4.1.1. EL FLUJO DE RADIACION TRANSMITIDA POR LAS PELICULAS.

Se observó en las películas montadas en el campo el comportamiento esperado respecto a la irradiancia, ya que conforme aumentó las películas mostraron cambio de color hasta alcanzar un nivel de saturación más allá del cual no se observó mayor variación. Este nivel de saturación se ubicó entre 400 y 500 W m^{-2} de radiación fotosintéticamente activa, aproximadamente la mitad del nivel máximo alcanzado durante el día.

La diferencia marcada entre los tratamientos fue la observada para las dos clases de resina, polietileno y polipropileno. Esta diferencia fue apreciable incluso de manera visual ya que el polietileno, además de transmitir menor cantidad de radiación, aumentó la componente difusa de esta última. En cambio para el polipropileno no se verificó un cambio apreciable en la magnitud de la componente difusa de la radiación en comparación con la incidente del sol y el cielo. Los aditivos fotocromáticos, tanto en sus diferentes clases como en distintas concentraciones, modificaron el ambiente espectral bajo las películas aumentando o disminuyendo la habilidad intrínseca de transmisión de la radiación de cada material plástico, pero de manera subordinada a la acción de la resina utilizada en su fabricación.

Las películas fabricadas con polipropileno (PP) mostraron mayor transparencia a la radiación que las de polietileno (PE). El promedio de radiación total (DFFT) transmitida por el polipropileno ($2741.15 \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) fue significativamente más alto ($p < 0.01$) que el de polietileno ($2486.78 \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). En el Cuadro 1 se compara el promedio de cada tratamiento agrupados por clase de resina y asimismo contra los valores de radiación incidente para el testigo sin película. Para este último el promedio de DFFT fue de $3553 \mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Esta tendencia del polipropileno a mantener valores mayores de radiación que el polietileno se presentó en el caso de los sectores UV, azul y rojo. En el infrarrojo no se detectó diferencia significativa ($p=0.06$).

En base a los resultados (Cuadro 1) se observa que, comparadas contra el testigo sin película (TCA), el promedio de radiación total (DFFT) bajo las dos clases de película fue menor en un 30% para el polietileno y en un 22.85% para el polipropileno, es decir, una diferencia de 7.15% entre una y otra. Sin embargo, si se comparan los valores de radiación azul transmitida, con 391.30 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para el testigo sin película, entonces el polietileno (con 226.25 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) presentó un déficit frente al TCA de 42.18% mientras que en el polipropileno (con 281.56 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fue de 28.04% de diferencia en contra. Si se hace la misma comparación para la radiación infrarroja transmitida, donde en comparación con TCA el polietileno transmitió un 22.89% menos y el polipropileno un 18.05% menos se aprecia que la diferencia, siempre a favor del polipropileno, mostró un sesgo hacia las bandas más energéticas del espectro. Con este resultado la película de polipropileno es la que potencialmente puede permitir mayores rendimientos en los cultivos.

Cuadro 1. Resultados de los análisis de varianza de Kruskal-Wallis y pruebas de separación de medias para las variables de radiación.

VARIABLE DE RADIACION	p	PROMEDIOS PARA LOS NIVELES DEL FACTOR							
		PE		PP		PPF		TCA	
IRFA	< 0.01	560.88	e	632.77	b	551.84	e	801.29	a
DFFT	< 0.01	2486.78	e	2741.15	b	2565.75	e	3553.00	a
DRFA	< 0.01	1047.59	e	1202.51	b	1077.18	e	1599.00	a
DFFUV	< 0.01	35.76	e	46.99	b	48.14	b	125.38	a
DFFA	< 0.01	226.25	e	281.56	b	233.95	e	391.30	a
DFFR	< 0.01	250.88	e	275.01	b	213.88	d	351.70	a
DFFIR	0.06 ns	1242.91	b	1321.05	b	1278.05	b	1611.93	a
RRL	< 0.01	1.08	c	1.12	b	1.08	c	1.15	a
A/R	< 0.01	0.90	d	1.01	e	1.14	a	1.11	b
UV/TOT	< 0.01	1.48	d	1.73	e	1.91	b	3.50	a
IR/TOT	< 0.01	50.01	a	48.34	b	49.48	a	45.38	c

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Película comercial; TCA= Testigo sin película; IRFA=Integral de la Radiación Fotosintéticamente Activa; DFFT=Densidad de Flujo Fotónico Total; DRFA=Densidad de Flujo Fotónico de la Radiación Fotosintéticamente Activa; DFFUV=Densidad de Flujo Fotónico de Radiación Ultravioleta; DFFA=Densidad de Flujo Fotónico de Radiación Azul; DFFR=Densidad de Flujo Fotónico de Radiación Roja; DFFIR=Densidad de Flujo Fotónico de Radiación Infrarroja; RRL=Rojo/Rojo Lejano; A/R=Azul/Rojo; UV/TOT=Ultravioleta/Radiación Total; IR/TOT=Infrarrojo/Radiación Total. Los promedios seguidos por la misma letra no mostraron diferencia significativa considerando como criterio la magnitud de tres veces el error estándar de la medida. Para todos los casos a>b>c>d.

Las unidades para IRFA son MJ m^{-2} , para las variables de densidad de flujo son $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los cocientes rojo/rojo lejano (RRL) y azul/rojo (A/R) son adimensionales. Los índices UV/TOT e IR/TOT son porcentuales.

En cuanto a la banda de radiación activa para la fotosíntesis (DRFA) el promedio para el testigo sin película tuvo un valor de 1599 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ver Cuadro 1). La radiación promedio

transmitida por la película de polietileno resultó ser de $1047.59 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (un 34.49% menor frente al TCA) mientras que para el polipropileno fue de $1202.51 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (un 24.8% menor frente al TCA). Esta diferencia promedio de 9.69% a favor del polipropileno en la transmisión de radiación en el rango de 400 a 700 nm indica su mayor eficiencia potencial para promover la actividad fotosintética.

El contraste entre los promedios para las películas experimentales de polietileno (PE) y la película comercial del mismo material (PPF) muestra que esta última transmitió menor cantidad de radiación roja con $213.88 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para PPF contra $250.88 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para las otras películas de polietileno. Este resultado se invirtió para la banda del azul y UV (ver Cuadro 1) teniendo entonces que la película PPF también difirió con las de PE en la presencia de un sesgo hacia el azul y UV, de manera parecida al polipropileno. La diferencia entre PE y PPF en la banda activa para la fotosíntesis (DRFA) no fue significativa considerando la magnitud de tres veces el error estándar de la media (1047.59 contra $1077.18 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) y lo mismo ocurrió para la radiación total. La diferencia en DRFA a favor de la película PPF se puede manifestar potencialmente en mayor crecimiento de las plantas.

4.1.2. EL BALANCE ESPECTRAL DE LA RADIACION BAJO LAS PELICULAS.

Al igual que la densidad de flujo fotónico el balance espectral fue dependiente de manera dominante del tipo de resina utilizada en la fabricación de la película, mostrando las de polietileno una mayor cantidad relativa de rojo e infrarrojo respecto al UV y azul, ocurriendo lo inverso en las de polipropileno en donde se presentó un sesgo espectral hacia las bandas más energéticas y como resultado una menor cantidad relativa de rojo e infrarrojo. Estos hechos marcaron de manera influyente las diferencias en el comportamiento fisiológico, morfológico y productivo de las plantas desarrolladas bajo las películas.

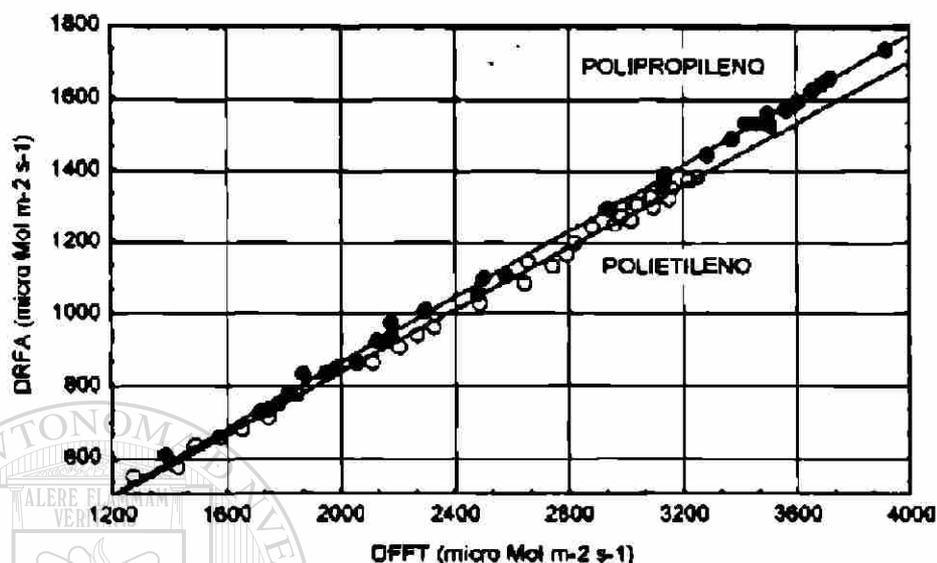
La magnitud del sesgo hacia un extremo u otro del espectro se mide con los índices espectrales rojo/rojo lejano (RRL) y azul/rojo (A/R). El primero de ellos es muy utilizado por su relación con las respuestas dependientes de fitocromos, el segundo es un índice más amplio que involucra la respuesta fotosintética potencial y es poco utilizado.

En el Cuadro 1 se observa que el valor de RRL para el testigo sin película (TCA) fue de 1.15, indicando un contenido alto de rojo respecto al de rojo lejano. Para la radiación bajo las películas le siguió el índice de 1.12 correspondiente al polipropileno, mientras que tanto PPF como las películas fotocromáticas de polietileno mostraron contenidos relativos menores de rojo respecto al rojo lejano indicados en ambos por el valor promedio de 1.08 que fue significativamente diferente del de polipropileno. Las películas PE y PPF presentaron el mismo valor promedio de RRL a pesar de mostrar diferencias significativas en el contenido de radiación roja transmitida bajo las películas (250.88 y $213.88 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente), con lo cual seguramente deben surgir diferencias entre las plantas desarrolladas bajo cada película dependientes del diferente nivel de radiación roja pero sin alterar de manera significativa el fotoequilibrio de fitocromo.

Respecto al índice amplio A/R los resultados fueron parecidos siendo, sin embargo, todas las diferencias entre promedios altamente significativas como puede observarse en el Cuadro 1. De nuevo el menor contenido de azul con respecto al rojo se encontró en las películas de polietileno, con un índice A/R de 0.90, le siguió el polipropileno con un valor de 1.01 y después el testigo sin película con un índice A/R de 1.11. El mayor valor correspondió a la película PPF con un índice A/R de 1.14. La combinación de resultados altos en la radiación activa para la fotosíntesis y en el índice A/R indica que las películas de polipropileno y la de PPF son potencialmente las más adecuadas para el crecimiento de las plantas.

Se presentó relación estrecha entre la densidad de flujo fotónico total (DFFT) y la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (DRFA). La cantidad de DRFA aumentó linealmente con el cambio en magnitud de la DFFT (Figura 1), siendo mayor este incremento en las películas de polipropileno en comparación a las de polietileno. Claramente estas diferencias correspondieron a las habilidades diferenciales innatas en la transmisión de radiación por los dos polímeros utilizados. Este hecho es apreciable asimismo al comparar los valores de radiación transmitida por las películas blanco de polietileno y polipropileno (Cuadro 2).

Figura 1. Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa (DRFA) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas.



En esta gráfica ambas variables se expresan en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La línea discontinua con círculos marca los datos de polietileno, la línea continua con puntos marca los datos de polipropileno. Para todos los casos se observó una fuerte respuesta lineal registrándose los valores más bajos en los tratamientos de polietileno. Las ecuaciones para las curvas, incluyendo a la película comercial PPF y el testigo sin película se anotan a continuación.

Polietileno	DRFA = 0.4220 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
Polipropileno	DRFA = 0.4402 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
PPF	DRFA = 0.4217 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
TCA	DRFA = 0.4501 (DFFT)	$R^2 = 0.99$

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

La película blanco de polietileno presentó un 29.44% menos de radiación total en comparación con la de polipropileno. En cuanto a la banda activa para la fotosíntesis la diferencia fue de 31.54% menor para polietileno (ver Cuadro 2). Desde este punto de vista la película blanco más recomendable fue la de polipropileno. Por otro lado el efecto de la adición de aditivos fotocromáticos sobre las propiedades originales de las películas fue distinto de acuerdo al tipo de resina. En el polietileno se observó un efecto positivo con mayores lecturas de densidad de flujo fotónico en los rangos de 320 a 1100 nm (DFFT) y 400 a 700 nm (DRFA) en comparación con la película blanco. Por otro lado en las películas de polipropileno ocurrió lo contrario ya que, a excepción de dos tratamientos, el de fotocromático azul al 0.5% y el de mezcla de fotocromáticos al

2%, la presencia de fotocromáticos disminuyó la densidad de flujo fotónico total y activa para la fotosíntesis (Cuadro 2).

No se detectaron diferencias significativas, considerando tres veces la magnitud del error estandard de la media, entre los diferentes tratamientos con fotocromáticos pero en cambio si se presentaron diferencias sustanciales contra las películas blanco en ambas resinas. Para el caso del polietileno el mejor aditivo fotocromático resultó ser el azul, con un promedio de $1082.84 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa, es decir un 26.5% más que el blanco cuyo promedio fue $856 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El tratamiento de polietileno con mayor cantidad de radiación activa para la fotosíntesis, con $1119.28 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fue aquel en que se añadió la mezcla de fotocromáticos al 0.5%.

Para las películas de polipropileno los promedios de los tres fotocromáticos estuvieron por abajo del promedio de la película blanco siendo el más alto de ellos el de la mezcla de aditivos fotocromáticos con $1234.69 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, que fue 1.26% más bajo que la película blanco con $1250.43 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por otro lado la película comercial PPF se ubicó un 25.8% arriba del promedio de radiación fotosintéticamente activa encontrado en la película blanco de polietileno (1077.18 vs. $856.0 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), al igual que de la mayoría de los tratamientos con polietileno más fotocromáticos.

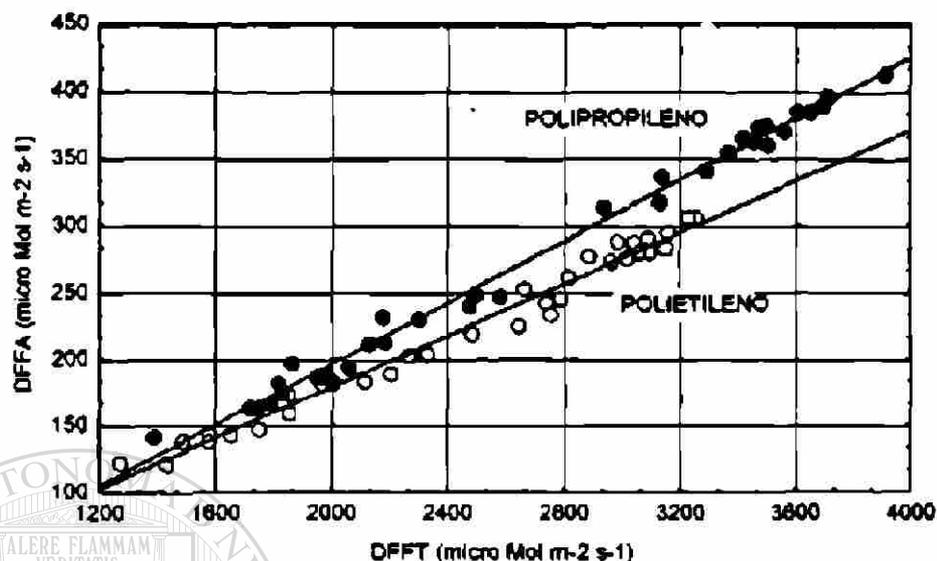
Al igual que lo observado para el rango fotosintéticamente activo el enriquecimiento en la banda UV (320-400 nm) y en la de azul (400-490 nm) no fue independiente del aumento en densidad de flujo fotónico total. Es decir, tanto para la radiación UV (DFUV) como para la azul (DFA) se observó un incremento lineal respecto al incremento en la radiación total (Figura 2). Para la banda espectral del azul el criterio para calificar a las diferentes películas es presencia por un lado de enriquecimiento respecto al rojo y por el otro un nivel alto de radiación azul. Para el UV se busca lo contrario, es decir, disminuir la cantidad relativa de esta radiación de alta energía transformando parte de ella en radiación activa para la fotosíntesis por medio de la acción de los aditivos fotocromáticos. Estos criterios se basan en las observaciones sobre el efecto positivo de la radiación azul en el incremento del volumen celular en las estructuras foliares (Fitter y Hay, 1981) y sobre la actividad fotosintética y el transporte de fotosintatos (Drozdova *et al.*, 1987; Britz y Sager,

1990). Respecto a la radiación UV es más difícil llegar a una norma tajante, ya que se tiene menor cantidad de información sobre la relación entre el nivel de UV y las actividades de las plantas. Por un lado el rango UV-A (320-400 nm) no es dañino para las plantas y tiene un efecto morfogénico positivo requiriéndose relativamente poca cantidad de fotones UV para observar sus efectos (Daubemire, 1974; Fitter y Hay, 1981), por el otro lado se sabe que el UV estimula la esporulación de ciertos patógenos (Sasaki *et al.*, 1985) y por ello su nivel no debería ser muy alto.

En el Cuadro 2 puede apreciarse que en los tratamientos de polietileno la presencia de aditivos generó incremento en la cantidad de radiación UV (DFFUV) con respecto a la película blanco. El aditivo fotocromático azul y la mezcla azul-violeta fueron los que mostraron mayor enriquecimiento de UV (37.11 y $37.14 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en comparación con el valor observado en la película blanco ($32.02 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los tratamientos con aditivo violeta mostraron en cambio menor enriquecimiento en UV ($34.29 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) comparados con el tratamiento blanco. Para el caso de los tratamientos de polipropileno los tres tipos de fotocromático disminuyeron la DFFUV en comparación con el blanco, siendo el aditivo violeta el que presentó los valores más bajos de UV ($44.44 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Es notable por otro lado la diferencia entre la película PPF y la película blanco de polietileno, en donde la de PPF mostró mayor transparencia a la radiación UV con un nivel promedio de $48.14 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ frente a los $32.02 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ registrados en la película fabricada en el laboratorio.

Todos los valores de DFFUV bajo las películas, tanto los de polietileno como los de polipropileno, fueron muy bajos si se comparan con los del testigo sin película con un promedio de $125.38 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de UV, es decir, incluso la película con mayor nivel de UV, la de polipropileno y mezcla de fotocromáticos al 2% ($50.32 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), presentó una disminución de 59.87% en la DFFUV respecto a la radiación natural. En el Cuadro 3 esta información se aprecia claramente en la columna del porcentaje de radiación UV en términos de densidad de flujo sobre el total de radiación (UV/TOT). Mientras que la radiación natural presentó un 3.50% de UV el tratamiento con valor más alto entre los de polietileno fue la mezcla de fotocromáticos al 1.25% con UV/TOT=1.61, entretanto en las películas de polipropileno los valores más altos se encontraron en el fotocromático violeta al 1.25% y en la mezcla azul/violeta al 0.5% con un valor UV/TOT=1.77.

Figura 2. Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación violeta-azul (DFFA) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas.



En esta gráfica ambas variables se expresan en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La línea discontinua con círculos marca los datos de polietileno, la línea continua con puntos marca los datos de polipropileno. Para todos los casos se observó fuerte respuesta lineal mostrando menor pendiente y un valor promedio menor para ambas variables el polietileno. Las ecuaciones para las curvas, incluyendo a la película comercial PPF y el testigo sin película se anotan a continuación.

Polietileno	DFFA = 0.0913 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
Polipropileno	DFFA = 0.1036 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
PPF	DFFA = 0.0918 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
TCA	DFFA = 0.1104 (DFFT)	$R^2 = 0.99$

La respuesta de las dos clases de películas respecto al enriquecimiento en radiación azul (DFFA) (Cuadro 2) siguió la misma tendencia descrita para el UV. En el polietileno todas las películas fotocromáticas mostraron valores más altos que el blanco. Los mejores tratamientos fueron ahora los de aditivo azul y de mezcla azul-violeta con promedios de 233.44 y $233.45 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contra los $189.65 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de la película blanco. Igualmente la película PPF se mostró superior a la película blanco con $233.95 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFFA. En cuanto a los aditivos en combinación con la resina de polipropileno en todos ellos disminuyó la cantidad de radiación azul transmitida en comparación con la película blanco, excepto en el fotocromático azul al 0.5% y en la mezcla azul-violeta al 2.0%. En promedio el aditivo menos recomendable en cuanto al enriquecimiento en azul fue el violeta en donde el promedio de las tres concentraciones resultó de $267.51 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en

comparación con $291.00 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ del blanco. El nivel promedio de DFFA para la radiación natural fue de $391.30 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ que significó un 62.41% más de radiación azul sobre el mejor promedio de polietileno y 29.72% más sobre el mejor de polipropileno.

Estas diferencias en la habilidad diferencial de transmisión de radiación UV y azul que se observaron en las dos clases de resina no se mantuvieron para la radiación roja (DFFR). La cantidad relativa de radiación roja respecto a la densidad de flujo total no fue diferente entre polietileno y polipropileno (ver Cuadro 2 y Figura 3) por lo que los datos de ambos tipos de resina fueron ajustados por la misma curva.

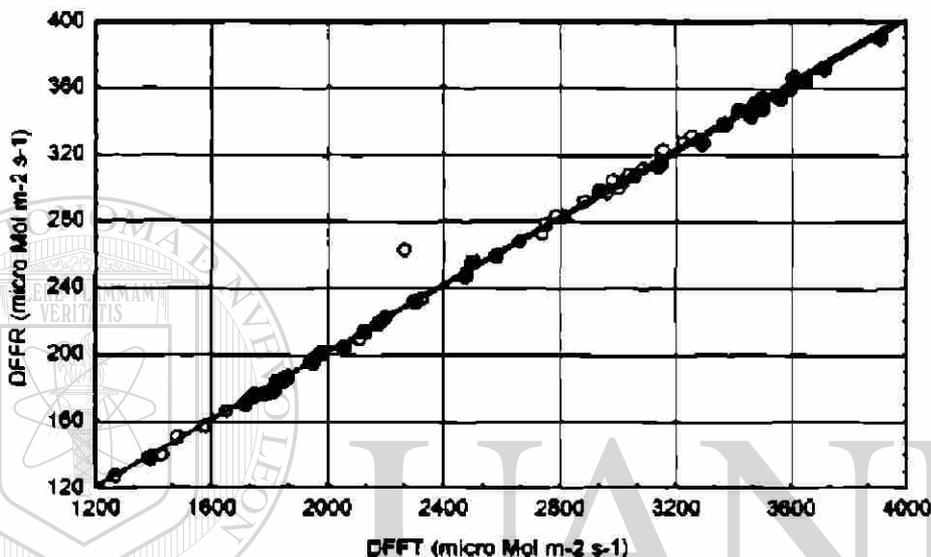
El aditivo más efectivo para enriquecer el ambiente bajo la película con radiación roja (DFFR) fue la mezcla de fotocromáticos azul-violeta para el caso de polietileno, con un promedio de $260.3 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En comparación la película blanco transmitió $200.65 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación roja. En el polipropileno todos los promedios por clase de aditivo fueron inferiores al de la película blanco. El mejor aditivo fue la mezcla azul-violeta con un promedio ligeramente menor al del blanco y en donde además se registró la mayor DFFR ($298.03 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la mezcla de fotocromáticos al 2%. En enriquecimiento en rojo la película PPF no fue muy diferente al polietileno blanco de nuestro laboratorio (213.88 vs. $200.65 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) es decir solo 6.60% de diferencia. El nivel promedio de DFFR para la radiación natural fue de $351.70 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, un 31.60% mayor que el mejor promedio de polietileno y un 18% mayor que el mejor promedio de polipropileno.

En la banda infrarroja cercana (DFFIR) se observó la situación contraria a la obtenida para la radiación UV y azul. La cantidad relativa de radiación infrarroja respecto a la total fue mayor en las películas de polietileno comparado con las de polipropileno y estas últimas mostraron un menor enriquecimiento relativo. De nuevo el efecto de los fotocromáticos sobre la transmisión de radiación por las diferentes películas se mantuvo, presentando incremento en la transmisión de infrarrojo para el caso del polietileno y disminución para el polipropileno (ver Cuadro 2).

En la banda del rojo lejano e infrarrojo cercano (700-1100 nm) se tiene la máxima reflectancia foliar de acuerdo con Gates (1980) y dicho rango espectral no parece tener un efecto directo sobre la actividad de transducción energética. Al parecer la importancia de esta banda

espectral radica en su ulterior degradación en radiación térmica ($>1400\text{ nm}$) que impacta el entorno y las estructuras de la planta en forma de aumento de temperatura y los consecuentes cambios que origina como incremento en transpiración, modificación de actividades enzimáticas y hormonales entre otras (Wassink y Stolwijk, 1956).

Figura 3. Relación entre la densidad de flujo fotónico de la radiación roja (DFFR) y la densidad de flujo fotónico total (DFFT) bajo las películas fotocromáticas.



En esta gráfica ambas variables se expresan en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La línea con círculos (o) marca los datos de polietileno, la línea con puntos (•) marca los datos de polipropileno. Para todos los casos se observó fuerte respuesta lineal mostrando ambos tipos de resina prácticamente la misma pendiente pero un valor promedio menor para ambas variables en el polietileno. Este resultado, en conjunto con el mayor enriquecimiento en azul, generó un sesgo en la radiación hacia las bandas más energéticas en el polipropileno. Las ecuaciones para las curvas, incluyendo a la película comercial PPF y el testigo sin película se anotan a continuación.

Polietileno	$\text{DFFR} = 0.1009 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$
Polipropileno	$\text{DFFR} = 0.1003 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$
PPF	$\text{DFFR} = 0.0806 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.89$
TCA	$\text{DFFR} = 0.0988 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$

Considerando el punto anterior, el criterio para definir el desempeño de las películas fue la disminución en la cantidad de rojo lejano e infrarrojo ya que los valores altos, además, implicarían que ocurrió degradación de parte de la radiación activa de la fotosíntesis. Este hecho se aprecia en la Cuadro 3 bajo la columna que indica el porcentaje de infrarrojo (IR/TOT) respecto al total de radiación. En todos los casos los valores de IR/TOT bajo las películas fueron mayores al registrado

para el testigo sin película (IR/TOT=45.38%). Este índice IR/TOT fue mayor en promedio para el polietileno comparado con el polipropileno. Tanto en polietileno como en polipropileno los valores promedio más altos se registraron en las películas con aditivo violeta, y dichos promedios fueron de IR/TOT=50.44% para polietileno y de IR/TOT=48.37% para el polipropileno. En el caso de la película PPF se encontró un valor de IR/TOT=49.98% que fue mayor al registrado para la película blanco de polietileno (IR/TOT=49.38%).

En el Cuadro 3 se anotan los valores promedio de los índices espectrales para cada tratamiento. Además de los ya discutidos índices de contenido porcentual de UV e infrarrojo (UV/TOT e IR/TOT) aparecen los dos índices de sesgo, por un lado el rojo-rojo lejano (RRL) que indica la habilidad morfogenética de la radiación en cuanto a los procesos controlados vía fitocromos, y por el otro el azul/rojo (A/R) que expresa la potencial eficiencia fotosintética y de transporte de fotosintatos así como las actividades morfogenéticas controladas por los receptores de luz azul. Se sabe que los valores altos de RRL inducen un mayor reparto relativo de fotosintatos hacia la raíz en comparación con un nivel bajo de rojo-rojo lejano, en este último caso se espera un mayor desarrollo foliar pero sin involucrar necesariamente incremento en la acumulación de biomasa seca por unidad de área (Kasperbauer, 1992; Smith, 1986). En cuanto al índice A/R se esperaría que los valores altos promovieran la actividad fotosintética, la actividad estomática en forma de disminución de la resistencia estomática al CO₂ y la acumulación de materia seca foliar (Voskresenskaya, 1979, 1987; Zeiger, 1983).

Al comparar la respuesta de los diferentes aditivos fotocromáticos respecto a la modificación en los índices espectrales A/R y RRL (ver Cuadro 3) es apreciable la poca diferencia entre uno y otro fotocromático tanto en polietileno como en polipropileno. Los contrastes surgieron por un lado, como ya se mencionó, entre las clases de resina utilizada y por otra parte por el hecho de que los aditivos tuvieron impacto negativo en el polietileno y prácticamente no modificaron el balance espectral A/R en polipropileno. Para el RRL la diferencia fue incluso menor ya que la adición de fotocromáticos prácticamente no modificó el balance espectral. Se presentó también una gran diferencia entre la película de polietileno de nuestro laboratorio y la de PPF, con un valor muy alto para esta última (A/R= 1.14) que fue incluso mayor al valor observado para la radiación natural

(A/R= 1.11). A pesar de esta diferencia en A/R la película PPF marcó el mismo valor de RRL que la película blanco de polietileno tal y como se aprecia en el mismo Cuadro 3.

Cuadro 2. Valores promedio y error estandar para la densidad de flujo fotónico total (DFFT), la densidad de flujo fotónico de radiación activa para la fotosíntesis (DRFA) y la densidad de flujo fotónico UV (DFFUV).

Tratamiento	DFFT	DRFA	DFFUV
PEBlanco	2008.25±231.16	856.00±102.49	32.02±3.37
PE+FCV 0.5%	2462.00±423.02	1030.02±188.29	33.02±3.37
PE+FCV 1.25%	2581.00±456.53	1083.23±189.86	35.39±4.25
PE+FCV 2.0%	2457.75±275.45 (2500.25)	1019.15±118.93 (1044.13)	34.46±3.14 (34.29)
PE+FCA 0.5%	2606.00±350.03	1095.20±153.72	35.29±3.49
PE+FCA 1.25%	2596.50±157.85	1095.95±77.51	40.57±2.05
PE+FCA 2.0%	2502.75±345.67 (2568.42)	1057.38±151.11 (1082.84)	35.48±2.91 (37.11)
PE+MFC 0.5%	2648.25±313.38	1119.28±141.16	39.1±4.07
PE+MFC 1.25%	2443.50±363.79	1040.57±157.98	37.48±2.98
PE+MFC 2.0%	2562.00±329.65 (2551.25)	1079.10±144.87 (1079.65)	34.84±3.68 (37.14)
PP Blanco	2846.25±403.99	1250.43±185.55	48.93±6.59
PP+FCV 0.5%	2645.00±404.96	1162.20±183.11	43.73±6.48
PP+FCV 1.25%	2708.75±480.60	1181.20±223.95	47.68±7.88
PP+FCV 2.0%	2482.00±389.75 (2611.92)	1080.85±170.52 (1141.42)	41.92±5.69 (44.44)
PP+FCA 0.5%	2860.75±485.56	1257.33±223.14	49.06±7.84
PP+FCA 1.25%	2700.75±507.92	1183.93±227.54	46.44±7.37
PP+FCA 2.0%	2745.50±366.07 (2769.00)	1205.08±167.37 (1215.45)	46.80±6.14 (47.43)
PP+MFC 0.5%	2794.75±476.91	1229.95±222.48	49.18±7.77
PP+MFC 1.25%	2678.25±495.28	1180.38±231.53	45.90±8.09
PP+MFC 2.0%	2949.50±417.14 (2807.50)	1293.73±194.35 (1234.69)	50.32±7.16 (48.47)
PPF	2565.75±452.01	1077.18±199.64	48.14±7.18
TCA	3553.00±358.68	1599.00±161.77	125.38±15.35

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Película comercial; TCA= Testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Las unidades son ($\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). DFFT abarca el rango de 320 a 1100 nm y DFFT de 400 a 700 nm. El número entre paréntesis es el promedio por clase de fotocromático.

Cuadro 2. (Continuación.) Valores promedio y error estandar para la densidad de flujo fotónico en las bandas espectrales azul (DFFA), rojo (DFFR) e infrarrojo (DFFIR).

Tratamiento	DFFA	DFFR	DFFIR
PE Blanco	189.65±22.87	200.65±23.53	991.25±113.25
PE+FCV 0.5%	221.10±41.77	246.33±43.70	1239.98±204.45
PE+FCV 1.25%	233.10±40.54	259.28±46.28	1296.08±233.82
PE+FCV 2.0%	217.88±27.73 (224.06)	246.18±27.54 (250.60)	1244.88±137.33 (1260.31)
PE+FCA 0.5%	233.45±34.05	262.00±35.60	1307.40±171.44
PE+FCA 1.25%	237.05±19.92	261.23±16.19	1292.75±71.37
PE+FCA 2.0%	229.83±35.64 (233.44)	252.20±34.89 (258.48)	1247.98±170.00 (1282.71)
PE+MFC 0.5%	240.93±32.51	267.25±32.07	1318.43±150.10
PE+MFC 1.25%	227.28±35.27	255.15±36.25	1208.10±180.99
PE+MFC 2.0%	232.13±33.60 (233.45)	258.50±33.30 (260.3)	1282.25±160.72 (1269.59)
PP Blanco	291.00±47.15	286.28±40.10	1383.28±194.81
PP+FCV 0.5%	273.00±45.97	265.05±40.29	1273.80±191.14
PP+FCV 1.25%	276.33±56.55	271.08±48.67	1310.30±219.32
PP+FCV 2.0%	253.20±41.38 (267.51)	249.28±39.37 (261.80)	1195.73±189.37 (1260.28)
PP+FCA 0.5%	293.75±55.78	286.28±47.99	1375.45±225.42
PP+FCA 1.25%	277.83±55.64	270.18±50.67	1301.65±242.23
PP+FCA 2.0%	282.00±43.13 (284.53)	275.78±35.96 (277.41)	1321.43±170.36 (1332.84)
PP+MFC 0.5%	288.63±56.63	279.65±47.46	1343.55±216.11
PP+MFC 1.25%	278.23±57.69	268.48±50.29	1285.03±225.25
PP+MFC 2.0%	301.65±51.21 (289.50)	298.03±41.60 (282.05)	1419.25±190.41 (1349.28)
PPF	233.95±44.88	213.88±41.71	1278.05±217.38
TCA	391.30±42.66	351.70±33.95	1611.93±161.10

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Película comercial; TCA= Testigo sin película. FCV=Foto cromático violeta, FCA= Foto cromático azul, MFC= Mezcla de foto cromáticos. Las unidades son ($\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) DFFA abarca el rango de 400 a 490 nm, DFFR de 640 a 700 nm y DFFIR de 700 a 1100 nm. El número entre paréntesis es el promedio por clase de foto cromáticos.

En base a estos resultados se clarifican las diferencias entre las películas utilizadas. Por un lado la resina de polipropileno presentó mayor transparencia y por ello más densidad de flujo de radiación total y activa para la fotosíntesis; la resina de polietileno presentó menor transparencia y como consecuencia menor densidad de flujo fotónico total y activo para la fotosíntesis. Respecto al balance espectral las dos clases de resina modificaron la radiación transmitida de tal suerte que generaron sesgos pero de orientación o forma contraria. Para el polietileno se observó mayor densidad de flujo en las bandas menos energéticas rojo e infrarrojo con respecto a las más

energéticas UV y azul; en el polipropileno la situación fue la contraria observándose el sesgo hacia las bandas más energéticas. Sobre este trasfondo general fue que actuaron los aditivos fotocromáticos, aumentando o disminuyendo la densidad de flujo fotónico, pero sin modificar fuertemente el balance espectral ya presente.

Cuadro 3. Valores promedio y error estandar para los diferentes índices espectrales en cada tratamiento.

Tratamiento	UV/TOT	A/R	RRL	IR/TOT
PE Blanco	1.64±0.16	0.95±0.01	1.08±0.01	49.38±0.1
PE+FCV 0.5%	1.40±0.13	0.89±0.01	1.07±0.01	50.38±0.45
PE+FCV 1.25%	1.44±0.14	0.91±0.03	1.08±0.01	50.03±0.51
PE+FCV 2.0%	1.43±0.10 (1.42)	0.88±0.01 (0.89)	1.07±0.01 (1.07)	50.70±0.17 (50.44)
PE+FCA 0.5%	1.39±0.09	0.89±0.02	1.08±0.01	50.26±0.36
PE+FCA 1.25%	1.58±0.13	0.91±0.02	1.08±0.01	49.84±0.31
PE+FCA 2.0%	1.46±0.10 (1.48)	0.91±0.02 (0.90)	1.08±0.01 (1.08)	49.91±0.33 (50.00)
PE+MFC 0.5%	1.50±0.12	0.90±0.02	1.08±0.01	49.90±0.48
PE+MFC 1.25%	1.61±0.18	0.90±0.04	1.08±0.01	49.40±0.28
PE+MFC 2.0%	1.38±0.06 (1.49)	0.90±0.02 (0.90)	1.08±0.01 (1.08)	50.13±0.22 (49.81)
PP Blanco	1.73±0.03	1.01±0.03	1.12±0.01	48.62±0.23
PP+FCV 0.5%	1.66±0.04	1.02±0.03	1.12±0.01	48.27±0.56
PP+FCV 1.25%	1.77±0.03	1.00±0.03	1.11±0.01	48.66±0.57
PP+FCV 2.0%	1.72±0.06 (1.72)	1.02±0.02 (1.01)	1.12±0.01 (1.12)	48.19±0.16 (48.37)
PP+FCA 0.5%	1.73±0.04	1.02±0.03	1.12±0.01	48.24±0.33
PP+FCA 1.25%	1.75±0.07	1.02±0.03	1.12±0.01	48.27±0.59
PP+FCA 2.0%	1.71±0.04 (1.73)	1.02±0.03 (1.02)	1.12±0.01 (1.12)	48.23±0.30 (48.25)
PP+MFC 0.5%	1.77±0.03	1.02±0.03	1.12±0.01	48.35±0.53
PP+MFC 1.25%	1.73±0.03	1.03±0.03	1.12±0.01	48.27±0.52
PP+MFC 2.0%	1.71±0.03 (1.74)	1.00±0.04 (1.02)	1.12±0.01 (1.12)	48.3±0.55 (48.31)
PPF	1.91±0.06	1.14±0.23	1.08±0.01	49.98±0.42
TCA	3.50±0.08	1.11±0.01	1.15±0.01	45.38±0.07

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Película comercial, TCA= Textilo sin película. FCV=Fotocromático violeta, FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Las unidades originales de cada variable son de densidad de flujo fotónico ($\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). UV/TOT e IR/TOT se expresan en porcentaje. A/R y RRL son dimensionales. El número entre paréntesis es el promedio por clase de fotocromático.

Más adelante se discutirán los efectos específicos de la radiación sobre cada variable de respuesta de las plantas pero, como puede apreciarse, estuvieron sometidas a ambientes de radiación

muy diferentes, y dado que el ambiente cambió en varias direcciones a la vez en cada tratamiento las respuestas diferenciales de las plantas fueron resultado de la acción conjunta de más de un factor.

4.1.3. LA INTEGRAL DE LA IRRADIANCIA FOTOSINTÉTICA (IRFA).

Al diseñar las películas experimentales el comportamiento esperado respecto a la adición de los fotocromáticos fue que se manifestaran diferentes balances espectrales pero manteniéndose valores parecidos de radiación total. Sin embargo, el resultado real fue que los aditivos fotocromáticos además de cambiar la cantidad de radiación UV, azul, roja e infrarroja, modificaron también la cantidad de radiación total transmitida por la película en el rango de 320 a 1100 nm. Para el polietileno la presencia de aditivos fotocromáticos significó aumento en la cantidad de radiación activa para la fotosíntesis en comparación con la película blanco, mientras que para el caso del polipropileno la disminuyó. Este efecto se manifestó en diferencias notables de la integral de irradiancia fotosintética para los diferentes tratamientos en la temporada completa.

La suma acumulada de las integrales diarias de irradiancia fotosintética (IF) en unidades de $W m^{-2}$ constituyó el total transmitido en la temporada de crecimiento del cultivo o IRFA (en unidades de $MJ m^{-2}$). Mientras mayor sea el valor de IRFA se tiene mayor capacidad potencial de acumulación de biomasa y como consecuencia mayor rendimiento. (Cuadro 4 y Figuras 4 y 5).

La IRFA incidente sobre el terreno al aire libre fue de $801.30 MJ m^{-2}$, con un promedio en 70 días desde la siembra hasta la cosecha de $11.45 MJ m^{-2} día^{-1}$. El promedio global de IRFA para todos los tratamientos con películas fue de $596.83 MJ m^{-2}$ ($8.53 MJ m^{-2} día^{-1}$), dando un diferencial en el período de crecimiento de $204.47 MJ m^{-2}$ a favor del testigo sin película. Estos datos indican que bajo las películas de invernadero utilizadas no se presentó limitación en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa ya que, de acuerdo a Vince-Prue y Canham (1983), con valores de 1.25 a $2.5 MJ m^{-2} día^{-1}$ se consigue crecimiento adecuado de las plantas.

Cuadro 4. Valores de la integral de irradiancia fotosintética (IRFA) en la temporada para los diferentes tratamientos al tiempo de la cosecha. La unidad aceptada de irradiancia fotosintética es el Joule, la columna en donde se anotan los valores en unidades de megacalorías (Mcal) se incluye como referencia

TRATAMIENTO	IRFA (MJ m ⁻²)	IRFA (Mcal m ⁻²)	INCREMENTO RESPECTO AL BLANCO (%)
PE Blanco	480.76	2014.40	0
PE+FCV 0.5%	561.00	2350.60	+16.69
PE+FCV 1.25%	603.31	2527.90	+23.49
PE+FCV 2.0%	546.65	2290.50	+13.71
	(570.32)	(2389.67)	(+18.63)
PE+FCA 0.5%	591.98	2480.40	+23.13
PE+FCA 1.25%	549.29	2301.50	+14.25
PE+FCA 2.0%	563.40	2360.70	+17.19
	(568.22)	(2380.87)	(+18.19)
PE+MFC 0.5%	587.20	2460.40	+22.14
PE+MFC 1.25%	537.62	2336.40	+15.99
PE+MFC 2.0%	567.58	2378.20	+18.06
	(570.8)	(2391.67)	(+18.73)
PP Blanco	634.14	2740.90	0
PP+FCV 0.5%	620.86	2601.40	-5.09
PP+FCV 1.25%	627.16	2627.80	-4.13
PP+FCV 2.0%	570.20	2389.10	-12.83
	(606.07)	(2539.43)	(-7.35)
PP+FCA 0.5%	694.04	2908.00	+6.10
PP+FCA 1.25%	612.49	2566.30	-6.37
PP+FCA 2.0%	592.80	2481.80	-9.38
	(211.04)	(2657.70)	(-7.28)
PP+MFC 0.5%	669.37	2804.70	+2.33
PP+MFC 1.25%	614.35	2574.10	-6.08
PP+MFC 2.0%	672.30	2816.90	+2.77
	(652.01)	(2816.90)	(-0.33)
TCA	801.30	3357.40	+18.33 (vs. PP) +40.00 (vs. PE)
PPF	551.84	2312.20	+14.79 (vs. PE)

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Película comercial; TCA= Testigo sin película. FCV=Foto cromático violeta; FCA= Foto cromático azul; MFC= Mezcla de foto cromáticos. El número entre paréntesis es el promedio por clase de foto cromático.

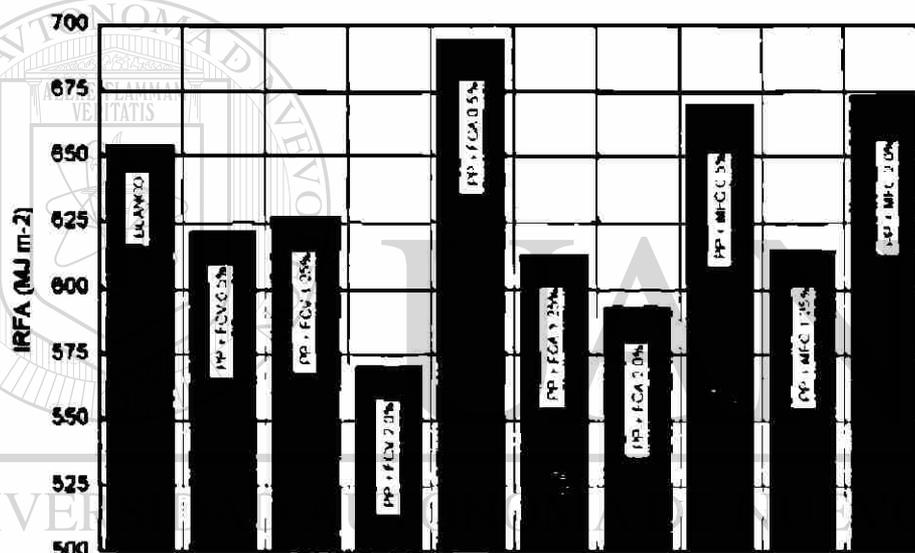
1 watt = 1 J s⁻¹. 1 MJ m⁻² = 4.184 Mcal. 1 Mcal = 106 cal.

1 Mcal equivale potencialmente a 267.38 g de glucosa y se tienen las siguientes equivalencias promedio: 1 unidad de glucosa = 0.83 unidades de carbohidratos = 0.40 unidades de proteínas (cuando el N proviene de NO₃) = 0.33 unidades de lípidos.

Al comparar la cantidad acumulada de energía incidente en el rango fotosintético (IRFA) se aprecia la gran variación presente entre los tratamientos. El valor más alto se encontró en el

En cuanto a las películas de polipropileno (Figura 5) no en todos los casos la presencia de fotocromáticos significó incremento en la integral de la irradiancia fotosintética. El mejor tratamiento fue el de polipropileno más el aditivo azul al 0.5% con 694.04 MJ m⁻² el cual significó un 6.10% de diferencia contra la película blanco, a partir de allí el aumento en la concentración del fotocromático azul se tradujo en la disminución de IRFA. De los restantes tratamientos solo los de la mezcla azul-violeta al 0.5% y al 2.0% presentaron ventaja frente al polipropileno blanco. Los tres tratamientos con fotocromático violeta fueron menos efectivos que el blanco, siendo el de mayor concentración el que presentó el valor más bajo entre todos los de polipropileno.

Figura 5. Valores acumulados desde la siembra hasta la cosecha de irradiancia fotosintética transmitida por las películas de polipropileno (PP).



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

En esta gráfica la integral de la radiación fotosintéticamente activa (IRFA) se expresa en unidades de MJoules m⁻². En cada barra se anota el aditivo fotocromático añadido y su concentración porcentual. FCV es fotocromático violeta, FCA es azul y MFC es la mezcla de aditivos azul-violeta. Al contrario que en el polietileno, la adición de los aditivos a la resina de polipropileno se tradujo en aumento en la irradiancia fotosintética solo en tres tratamientos.

4.1.4. ASIMILACION DE CO₂ Y RESISTENCIA ESTOMATICA.

El muestreo para determinar la actividad de asimilación de CO₂ se llevó a cabo transcurridos 47 días después de la siembra previo al inicio de la formación del repollo. Los resultados mostraron fuerte influencia de los diferentes ambientes de radiación en el comportamiento de las plantas, siendo los principales factores inductores de cambio la irradiancia y el enriquecimiento en azul de la radiación bajo las películas.

La asimilación de CO₂ fue expresada de dos maneras, en términos de área foliar con unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ASPRO=Asimilación Promedio) y de biomasa seca foliar con unidades de $\mu\text{M g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (ASG=Asimilación por gramo de Biomasa Seca). Se llevó a cabo de esa manera considerando el reporte de Kasperbauer (1987) en donde las diferencias en asimilación de CO₂ por unidad de área no necesariamente se tradujeron en diferencias de asimilación por unidad de biomasa seca. Sin embargo, en el presente estudio se encontró una correlación muy alta entre ASPRO y ASG ($R=0.93$, $p<0.01$) y no se detectó por otro lado distinción entre utilizar una u otra variable para expresar las diferencias entre tratamientos por lo cual se conservó ASPRO en el reporte del ANOVA y pruebas de Duncan.

Los promedios globales para la asimilación de CO₂ ($\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la resistencia estomática (s m^{-1}) se anotan en el Cuadro 5.

4.1.4.1. ANOVA para el Testigo sin Película y Clases de Resina (PE y PP).

La prueba de Kruskal-Wallis marcó la presencia de diferencias entre el testigo sin película y los promedios generales para los dos tipos de resina utilizadas polietileno y polipropileno.

Para asimilación de CO₂ se tuvieron diferencias estadísticamente significativas ($p<0.01$), con un valor $H(3,n=156)=77.70$. Para REST las diferencias fueron también altamente significativas ($p<0.01$) con $H(3,n=156)= 23.75$). Los valores medios de las variables en cada tratamiento se anotan en el Cuadro 6.

Las plantas en el tratamiento sin película no mostraron diferencia significativa en asimilación de CO₂ frente a las del polietileno a pesar de mostrar niveles muy distintos de radiación. Los valores menores de asimilación de CO₂ correspondieron a los tratamientos de polipropileno y PPF (ver Cuadro 6). En lo tocante a la resistencia estomática los valores más altos resultaron ser los de polietileno y PPF, mientras que tanto el testigo sin película como el polipropileno mostraron valores bajos. No se presentó entonces correlación entre la actividad estomática medida con el porómetro y la asimilación de CO₂.

Cuadro 5. Valores promedio y error estándar de la media para asimilación de CO₂ por unidad de área foliar (ASPRO) en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y de resistencia estomática al flujo de CO₂ (REST) en unidades de s m^{-1} para los diferentes tratamientos.

PELICULA	FC	CONC	ASPRO	REST
PE	BCO	0	19.14 ± 0.19	136.98 ± 15.09
PE	FCV	0.5	27.99 ± 0.93	118.37 ± 5.77
		1.25	21.34 ± 1.85	132.79 ± 17.15
		2.0	20.29 ± 0.64	112.58 ± 9.48
	FCA	0.5	20.25 ± 0.84	125.96 ± 11.41
		1.25	27.23 ± 0.33	120.20 ± 9.18
		2.0	25.17 ± 0.86	131.09 ± 15.00
	MFC	0.5	36.34 ± 0.35	111.22 ± 13.57
		1.25	24.61 ± 0.30	101.42 ± 7.46
		2.0	21.33 ± 0.68	143.23 ± 17.68
PP	BCO	0	15.02 ± 0.37	140.85 ± 8.80
PP	FCV	0.5	15.79 ± 0.32	77.85 ± 5.17
		1.25	17.91 ± 0.33	109.98 ± 7.59
		2.0	17.92 ± 0.60	90.09 ± 11.64
	FCA	0.5	19.15 ± 0.25	121.04 ± 13.46
		1.25	18.00 ± 0.26	85.48 ± 11.12
		2.0	17.74 ± 0.63	73.31 ± 11.80
	MFC	0.5	18.87 ± 0.25	120.78 ± 15.20
		1.25	14.64 ± 1.18	75.60 ± 5.13
		2.0	17.95 ± 0.33	119.15 ± 18.95
PE PPF			19.70 ± 0.42	145.13 ± 4.08
TCA			23.40 ± 0.80	105.61 ± 6.61

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; TCA= testigo en cielo abierto; FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. FC es fotocromático y CONC es concentración del fotocromático.

Cuadro 6. Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) con unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y resistencia estomática (REST) con unidades de s m^{-1} .

TRATAMIENTO	ASPRO	REST
TCA	23.40 \pm 0.80 a*	103.61 \pm 6.61 bc
PE	23.90 \pm 0.60 a	124.34 \pm 4.31 b
PP	17.30 \pm 0.20 c	101.21 \pm 4.51 c
PPF	19.70 \pm 0.40 b	143.13 \pm 4.08 a

*Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre ellos. TCA es el testigo sin película, PE es polietileno, PP es polipropileno y PPF es la película comercial.

La película de polietileno comercial PPF mostró un comportamiento distinto al polietileno de nuestro laboratorio, siendo menor la asimilación de CO₂ en PPF y mucho mayor la resistencia estomática. Este resultado promedio marca el efecto positivo de la presencia de los fotocromáticos ya que, según se aprecia en el Cuadro 5, en realidad los valores promedio de asimilación de CO₂ y resistencia estomática no fueron muy diferentes entre las películas de polietileno blanco y PPF. En cuanto al polipropileno la película PPF mostró mejor desempeño en asimilación de CO₂ a pesar de registrar un promedio alto de resistencia estomática.

El nivel más bajo de irradiancia y de enriquecimiento en azul correspondió a las películas de polietileno. Dicho resultado explica probablemente la mayor resistencia estomática encontrada en las plantas de esos tratamientos en comparación con las de polipropileno y las testigo sin película. Por otro lado, en esa situación se esperaría que el polietileno mostrara valores más bajos de asimilación de CO₂, hecho que no ocurrió excepto si comparamos las dos películas de polietileno, la PPF y la fabricada en los laboratorios del CIQA, en donde efectivamente la mayor restricción estomática de PPF se relacionó con menor asimilación de CO₂. Para los casos restantes, a pesar de la mayor restricción estomática, las plantas bajo la película de polietileno mostraron mejor desempeño que las de polipropileno y un desempeño muy parecido al del testigo sin película. Esta relación inconsistente entre los valores de resistencia estomática y de asimilación de CO₂ fue reportada también por Radoglou *et al.* (1992) en *Phaseolus vulgaris* con diferentes niveles de concentración de CO₂ y de aporte de nutrientes. Un resultado análogo fue reportado por Bethke y Drew (1992) en *Capsicum annuum* sometido a diferentes concentraciones de NaCl en la solución de crecimiento. Estos autores observaron que la disminución en asimilación de CO₂ en las plantas

mostró una componente estomática mínima y se correlacionó más bien con la concentración de Cl- en los tejidos.

Cual fue la razón de que la menor irradiancia bajo el polietileno se tradujera en mayor asimilación de C_2 ? Si consideramos que la diferencia del polietileno frente a los otros tratamientos, además de la mencionada menor irradiancia, es el sesgo espectral hacia el rojo es probable que, por un lado, el efecto positivo de la radiación azul monocromática, reportado por diferentes autores bajo condiciones controladas (Drozdova *et al.*, 1986 y 1987; Britz y Sager, 1990), no se mantuviera en un ambiente con radiación policromática o bien, por otra parte, que las condiciones de nutrición y aporte de agua (que fueron constantes para todos los tratamientos) fueran adecuadas para el caso del polietileno pero insuficientes para la adaptación y explotación de los ambientes de mayor irradiancia y contenido de radiación azul, es decir, es probable que la cantidad de radiación presente estuviera en exceso respecto a la capacidad innata de las plantas o bien de la capacidad establecida por el trasfondo del ambiente hidrico y nutricional al cual se vieron sometidas.

4.1.4.2. ANOVA para el Testigo sin Película y las Películas Blanco y con Aditivos Fotocromáticos.

La prueba de Kruskal-Wallis marcó la presencia de diferencias entre el testigo sin película, la película PPF, el promedio global de las dos películas blanco (PE y PP) y los valores medios para los distintos fotocromáticos englobando las dos clases de película, polietileno y polipropileno. El efecto de los fotocromáticos se observó como incremento en asimilación de CO_2 y disminución de la resistencia estomática frente a las películas blanco. Por otra parte no se detectaron diferencias significativas entre las distintas clases de fotocromático.

Para la asimilación de CO_2 se obtuvieron diferencias altamente significativas ($p < 0.01$), con un valor $H(5, n=156) = 21.49$. Para la resistencia estomática las diferencias entre tratamientos fueron también significativas al nivel $= 0.01$ con $H(5, n=156) = 18.60$. (Cuadro 7).

El testigo sin película mostró el valor promedio más alto de asimilación de CO_2 aparejado con el menor valor medio de resistencia estomática. Para las películas blanco la situación fue la contraria, mostrando el menor valor de asimilación de CO_2 y resistencia estomática solo menor a la

de PPF. Es claro que hasta aquí los resultados parecen depender principalmente de los diferentes niveles de irradiancia encontrados en el testigo sin película y los de las películas blanco. Esto considerando la relación de menor asimilación y mayor resistencia estomática y el hecho de que se promedió el efecto de las dos películas blanco.

Cuadro 7. Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) con unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y resistencia estomática (REST) con unidades de s m^{-1} .

TRATAMIENTO	ASPRO	REST
TCA	23.40 \pm 0.80a*	105.61 \pm 6.61 b
PPF	19.70 \pm 0.40 ab	145.15 \pm 4.08 a
BCO	16.90 \pm 0.70 b	139.09 \pm 7.93 a
FCV	20.00 \pm 0.70 ab	107.49 \pm 5.19 b
FCA	21.20 \pm 0.70 a	110.25 \pm 5.99 b
MFC	21.80 \pm 1.20 a	112.77 \pm 6.77 ab

*Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre ellos. TCA es el testigo sin película, BCO es película blanco de polietileno y polipropileno, FCV, FCA y MFC son fotocromáticos violeta, azul y mezcla de fotocromáticos, respectivamente para polietileno y polipropileno.

Al incorporar los fotocromáticos se observan dos puntos importantes. El primero es la presencia de incremento en la asimilación de CO₂ de al menos 18.34% frente al blanco con una disminución paralela en la resistencia estomática de 18.92%. Para los fotocromáticos no se mantuvo la relación alta resistencia *versus* baja asimilación, al contrario, los mayores valores de asimilación de CO₂ se relacionaron con los más altos de resistencia estomática lo cual indica que al parecer la mayor eficiencia en asimilación no fue dependiente de una componente de restricción estomática al flujo de CO₂. El segundo punto a considerar es la ausencia de diferencias notables entre los fotocromáticos en asimilación de CO₂. Si bien esto es consecuencia probable de la escasa diferencia entre fotocromáticos en irradiancia y balance espectral, también indica que el mecanismo básico de modificación de los caracteres de transmisión de radiación, al añadir los aditivos a la película, es aparentemente independiente del color del mismo.

4.1.4.3. ANOVA para las Películas Blanco y las Películas con Aditivos Fotocromáticos en Distintas Concentraciones.

La prueba de Kruskal-Wallis incluye únicamente datos de plantas bajo las películas, marca la presencia de diferencias entre el promedio de las dos películas blanco (PE y PP) y los valores

medios para las distintas concentraciones de los fotocromáticos englobando las dos clases de película, polietileno y polipropileno. Las plantas bajo las películas blanco mostraron diferencias significativas frente a las encontradas bajo películas con aditivos fotocromáticos. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre estas últimas, a pesar de la variación en concentraciones de los fotocromáticos, si bien el valor más alto de asimilación de CO₂ se encontró con la concentración más pequeña de los aditivos.

En el Cuadro 8 se anotan los valores promedio de los tratamientos. Para asimilación de CO₂ se obtuvo un valor $H(3,n=120)=9.09$, que marca diferencias significativas ($p=0.03$). Para la resistencia estomática las diferencias entre tratamientos fueron también significativas ($p=0.02$) con $H(3,n=120)=10.27$.

El valor más bajo de asimilación de CO₂ correspondió a la película blanco, mientras que las diferentes concentraciones de aditivos fotocromáticos formaron un grupo homogéneo de promedios significativamente mayores. Dado que el punto máximo de respuesta se encontró con la concentración más baja se sigue entonces que incluso valores menores de concentración probablemente posean potencial para rendir resultados más favorables.

Cuadro 8. Valores promedio de asimilación de CO₂ (ASPRO) con unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y resistencia estomática (REST) con unidades de s m^{-1} .

TRATAMIENTO	ASPRO	REST
BCO (0)	16.90 ± 0.70 b*	139.09 ± 7.93 a
0.5%	22.50 ± 1.20 a	112.79 ± 5.32 ab
1.25%	20.34 ± 0.80 a	104.34 ± 5.52 b
2.0%	20.20 ± 0.50 a	112.91 ± 6.71 ab

*Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre ellos. BCO es el blanco de las películas de polietileno y polipropileno. El 0.5%, 1.25% y 2.0% indican los porcentajes con que fueron añadidos los aditivos fotocromáticos al material de fabricación de las películas.

La resistencia estomática disminuyó al añadir los aditivos fotocromáticos sin seguir una secuencia fija al variar la concentración. El valor más bajo correspondió a la concentración de 1.25%, mientras que tanto el 0.5% como el 2.0% presentan valores mayores a este y muy parecidos entre sí..

4.1.4.4. Construcción de un Modelo de Respuesta de la Asimilación de CO₂ frente a la Cantidad y Calidad de la Radiación.

Dada la presencia de diferencias en asimilación de CO₂, en conjunto con las diferencias ya revisadas en los ambientes de radiación para los distintos tratamientos, sigue entonces realizar alguna generalización respecto a la relación entre esta actividad fisiológica y el ambiente espectral bajo las películas. Cabe mencionar que para la construcción del modelo se eliminaron los datos correspondientes a la película comercial PPF y al testigo sin película, conservando únicamente los correspondientes a las películas experimentales que contabilizaron 20 tratamientos. En la parte siguiente, a no ser que se indique lo contrario R es el coeficiente de correlación de Spearman, un coeficiente de correlación por rangos que permite trabajar datos que violan la suposición de distribución ajustada a una normal. Por otro lado r es el coeficiente de correlación de Pearson y R^2 y R son los coeficientes de determinación y de correlación múltiple, respectivamente, utilizados en regresión múltiple.

La asimilación de CO₂ mostró correlaciones negativas, significativas pero de valor muy bajo, con las variables de radiación (datos no mostrados). Excepciones fueron el índice espectral IR/TOT ($R=0.58$, $p<0.01$), indicador de sesgo o enriquecimiento hacia el rojo, y el índice A/R ($R=-0.56$, $p<0.01$) que es indicador de sesgo espectral hacia el azul. Esta tendencia confirma el resultado discutido respecto a los datos del Cuadro 6, que aparentemente indica un efecto positivo del sesgo espectral hacia el rojo. En ambos casos, para IR/TOT y A/R, los modelos de regresión generados con estas variables sobre la asimilación de CO₂ rindieron resultados significativos en algunos casos pero pobres en cuanto al valor del coeficiente de determinación (datos no mostrados), situación también encontrada para todas las restantes variables de radiación.

Dada la poca eficacia de las regresiones univariadas se llevaron a cabo regresiones múltiples de conjuntos de variables de radiación sobre asimilación de CO₂. Sin embargo, la presencia de correlaciones muy altas entre las variables de radiación generó problemas de inestabilidad en las estimaciones de los coeficientes parciales de regresión. Dicho problema, conocido como multicolinealidad (Stewart, 1987), fue verificado a través del cálculo de los factores de inflación de varianza de los coeficientes de regresión los cuales dieron resultados inaceptables (datos no

mostrados). Dada esta situación y buscando verificar de alguna forma el efecto individual de cada variable de la radiación y de cada índice espectral, se llevó a cabo un análisis de correlación canónica (Pedhazur, 1982). El objetivo de dicho análisis fue encontrar el mejor y más económico conjunto de variables independientes o predictoras que explicaran la mayor proporción posible de la varianza presente en las variables dependientes o de respuesta.

La variable canónica independiente (VCI) se construyó con variables de densidad de flujo fotónico (DFF), con variables de irradiancia (I) y con variables de balance espectral. Este conjunto de variables aparece en el Cuadro 9.

Cuadro 9. Variables de radiación que forman el compuesto lineal de la variable canónica independiente (VCI).

Variables de la VCI	Coefficientes canónicos	Correlaciones estructurales
Variables de densidad de flujo o de irradiancia:		
DFFUV	-2.1358	0.3939
I	8.6563	0.4016
IF	-44.8158	0.4135
(I)A	47.5360	0.4813
Variables de balance espectral:		
IR/TOT	-4.5108	-0.6908
A/IR	-6.7251	0.6922
(I)A/IF	-37.9712	0.5365
(I)R/IF	11.7922	-0.5249
(I)A/(I)R	38.9600	0.5676

DFFUV es densidad de flujo fotónico UV, I es irradiancia total, IF es irradiancia fotosintética, (I)A es irradiancia de radiación azul. Los índices espectrales son de densidad de flujo fotónico, en el caso de IR/TOT (infrarrojo/radiación total) y A/IR (azul/infrarrojo), y de irradiancia como (I)A/IF (enriquecimiento en azul), (I)R/IF (enriquecimiento en rojo) así como (I)A/(I)R que es un índice de sesgo hacia el azul.

Los coeficientes canónicos indican la importancia o contribución de cada variable a la función canónica. Esto quiere decir que marcan la importancia ponderada (en ausencia de multicolinealidad) de cada variable en el porcentaje de la varianza original que absorbe el compuesto lineal. La interpretación de la magnitud y signo es igual que en una regresión múltiple y está sujeta a las mismas limitaciones impuestas por la multicolinealidad. Por su parte las correlaciones estructurales indican la correlación lineal de cada variable individual con la variable

canónica y en este sentido son de mayor utilidad ya que indican la magnitud con que las diferentes variables individuales siguen el comportamiento de la variable canónica.

En los resultados anotados en el Cuadro 9 es apreciable la mayor correlación estructural de los índices espectrales con la variable canónica independiente. Asimismo la diferencia en signo indica la presencia de relaciones directa o inversa entre las variables individuales y la variable canónica. Se observaron correlaciones estructurales negativas para los índices que marcan sesgo hacia el azul y positivas para los correspondientes de sesgo hacia el rojo. En el caso de las variables de irradiancia y de las variables de densidad de flujo fotónico, que indican cantidad de radiación, todas las correlaciones estructurales fueron positivas.

Pasando ahora a la variable canónica dependiente (VCD), esta fue construida con las dos variables originales de asimilación de CO₂ (ASPRO y ASG) tal como se indica en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Variables de asimilación de CO₂ que forman el compuesto lineal de la variable canónica dependiente (VCD).

Variables de la VCI	Coefficientes canónicos	Correlaciones estructurales
ASPRO	0.0566	-0.9242
ASG	-1.0526	-0.9998

ASPRO es la asimilación de CO₂ por unidad de área (en unidades de $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y ASG es la asimilación de CO₂ por unidad de biomasa seca foliar (en unidades de $\mu\text{M g}^{-1} \text{s}^{-1}$).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Los coeficientes canónicos indicaron una fuerte contribución de la asimilación de CO₂ por unidad de biomasa seca y casi nula importancia relativa de la asimilación de CO₂ por unidad de área. Sin embargo, este resultado puede originarse de un sesgo por multicolinealidad ya que ambas variables se encuentran fuertemente correlacionadas ($r=0.93$). Es difícil por ello marcar con certeza la importancia relativa de cada variable en la definición de la variable canónica. Por otra parte las correlaciones estructurales indican correlación importante y del mismo signo entre la variable canónica y las dos variables de asimilación de CO₂. Este hecho es muy útil ya que el proceder de la variable canónica dependiente indicará, en sentido inverso y con gran exactitud, el comportamiento de las dos variables de asimilación de CO₂ frente a la variable canónica independiente.

Para los dos conjuntos de variables, de radiación y asimilación de CO₂, la correlación canónica tuvo un valor $R=0.89$ ($p=0.04$). Esta R canónica es la correlación lineal entre los dos compuestos lineales VCI y VCD, e indica la fuerte dependencia de la actividad de asimilación de CO₂ sobre las variables de radiación, no de manera individual pero si considerando el conjunto de características espectrales incluidas en la VCI. Por otro lado el coeficiente de redundancia, que es el parámetro que indica el valor real del modelo obtenido, fue de 0.73, lo cual significa que la variable canónica independiente extrajo un 73% de la varianza presente en el conjunto original de variables dependientes. Este resultado es más que adecuado considerando la ausencia de coeficientes de determinación de valor aceptable en las regresiones de las variables de radiación individuales sobre asimilación de CO₂.

Para los resultados de la correlación canónica la interpretación de las correlaciones estructurales (Cuadro 9 y 10) es la siguiente:

a). Las mayores correlaciones entre variables independientes y la VCI correspondieron a las de balance espectral. De ellas IR/TOT (-0.6908) y A/IR (0.6922) fueron las dominantes mostrando signos contrarios. Los valores altos de IR/TOT marcan sesgo hacia el rojo, por lo que califica como indicador de sesgo hacia el rojo, en tanto que los valores altos de A/IR marcan sesgo hacia el azul, de allí surge al parecer la diferencia en signos. En los restantes índices espectrales se observa lo mismo, correlación negativa con la variable canónica para los indicadores de sesgo hacia el rojo y correlación positiva con los indicadores de sesgo hacia el azul. En cuanto a las variables que marcan la cantidad de flujo de radiación todas ellas marcaron correlación positiva con la variable canónica independiente. La descripción de la situación global de los ambientes de radiación bajo las películas por parte de la variable canónica fue adecuada ya que de hecho, como fue visto anteriormente, se presentó una situación general de mayor irradiancia acompañada de enriquecimiento en azul y menor irradiancia con enriquecimiento en rojo.

b). Las dos variables dependientes, la asimilación de CO₂ por unidad de área foliar (ASPRO) y por unidad de biomasa seca foliar (ASG), mostraron correlación muy alta y negativa con la variable canónica dependiente.

c). En conjunto se presentó una relación inversa entre la asimilación de CO₂ y las variables de radiación que indican mayor cantidad de radiación y sesgo hacia las bandas espectrales más energéticas (azul y UV). Lo contrario fue cierto para las variables que marcan el sesgo hacia el rojo. Esto surge de la correlación positiva entre la variable canónica dependiente (correlacionada a su vez negativamente con la asimilación de CO₂) y la variable canónica independiente (correlacionada negativamente con los indicadores de sesgo hacia el rojo).

d). De manera adicional al anterior análisis se llevaron a cabo ajustes con regresión lineal para la variable canónica independiente sobre las variables de asimilación de CO₂. El modelo inicial de regresión lineal de la variable canónica independiente sobre la variable canónica dependiente es el que se anota en la ecuación 1:

$$VCD = 0.89 (VCI) \quad \text{ec. (1)}$$

con $R^2 = 0.77$ y un error estándar de estimación de 0.11 para β_1 . Este es el modelo derivado del ajuste lineal de la correlación canónica antesmencionado. Sin embargo, el mejor ajuste se obtuvo con un modelo cuadrático que se anota en la ecuación 2:

$$VCD = 0.32 + 0.68 (VCI) - 0.32 (VCI)^2 \quad \text{ec. (2)}$$

con $R^2 = 0.92$ y errores estándar de estimación de 0.09 para β_0 , 0.07 para β_1 y 0.06 para β_{11} (ver Figura 6).

Por otro lado, se verificaron de manera individual las variables de asimilación de CO₂ frente a la variable canónica independiente. En ambos casos se obtuvo el mejor ajuste a los datos con un modelo cuadrático. El primer modelo es el que corresponde a la asimilación de CO₂ por unidad de área (Figura 7) y se anota en la ecuación 3:

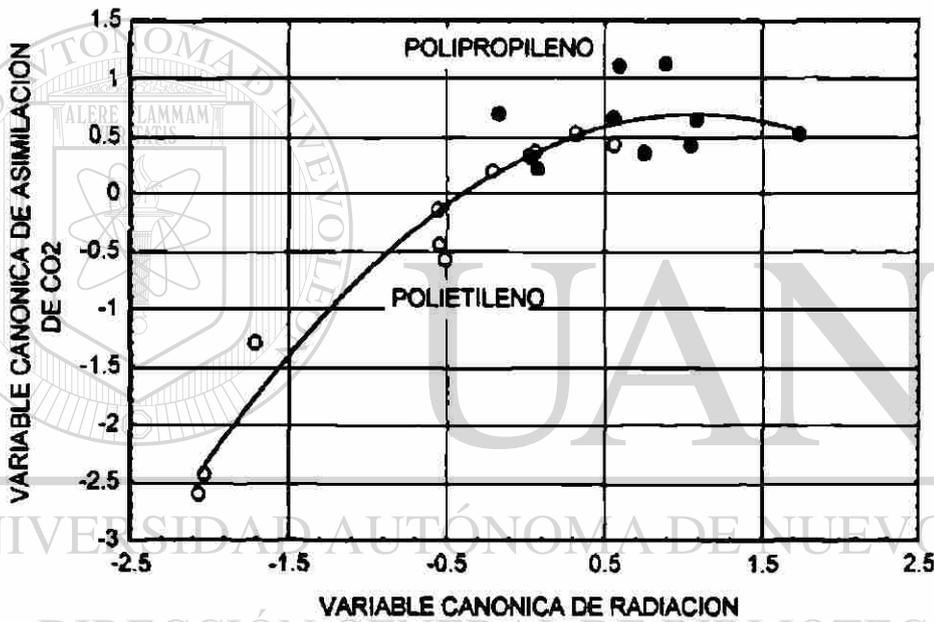
$$ASPRO = 19.56 - 3.33 (VCI) + 1.27 (VCI)^2 \quad \text{ec. (3)}$$

con $R^2 = 0.73$ y errores estandar de estimación de 0.79 para β_0 , 0.69 para β_1 y 0.51 para β_{11} . El segundo modelo, el de la asimilación por unidad de biomasa seca foliar (Figura 8), se anota en la ecuación 4:

$$ASG = 0.55 - 0.13 (VCI) + 0.06 (VCI)^2 \quad \text{ec. (4)}$$

con $R^2 = 0.92$ y errores estandar de estimación de 0.02 para β_0 , 0.01 para β_1 y 0.01 para β_{11} .

Figura 6. Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD).

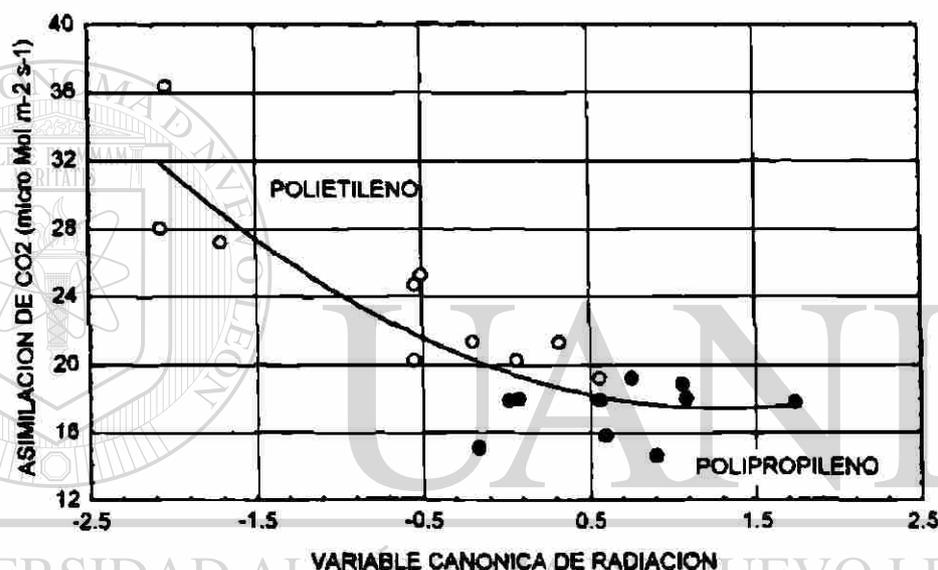


Los valores negativos de la VCD marcan la máxima respuesta en asimilación de CO_2 por unidad de área y por unidad de biomasa. El óptimo de respuesta se ubicó en la región de menor densidad de flujo de radiación combinado con sesgo espectral hacia el rojo. Dado que estas características correspondieron a las películas de polietileno en ellas se observó la máxima asimilación de CO_2 .

Es posible que la respuesta negativa de la asimilación de CO_2 frente a la mayor irradiancia y al sesgo espectral hacia el azul pudiera ser consecuencia de temperaturas foliares mayores a las adecuadas para el correcto funcionamiento de la maquinaria bioquímica de la planta (Gates, 1980). Durante los monitoreos de temperatura foliar (datos no mostrados), llevados a cabo de manera

paralela a las mediciones de resistencia estomática, no se encontraron sin embargo diferencias significativas entre uno y otro tratamiento. Por otro lado si se encontró una correlación negativa ($R=-0.30$) y significativa ($p<0.01$), entre la asimilación de CO_2 y la temperatura foliar, pero fue resultante del aumento normal en la irradiación y la temperatura del aire al pasar de media mañana al mediodía. Las temperaturas foliares máxima y mínima observadas durante la toma de datos de asimilación de CO_2 fueron de $25^\circ C$ y $33.5^\circ C$, ubicándose la temperatura óptima para la asimilación de CO_2 abajo de $28^\circ C$.

Figura 7. Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la asimilación de CO_2 por unidad de área foliar (ASPRO) en unidades de $\mu M m^{-2} s^{-1}$.

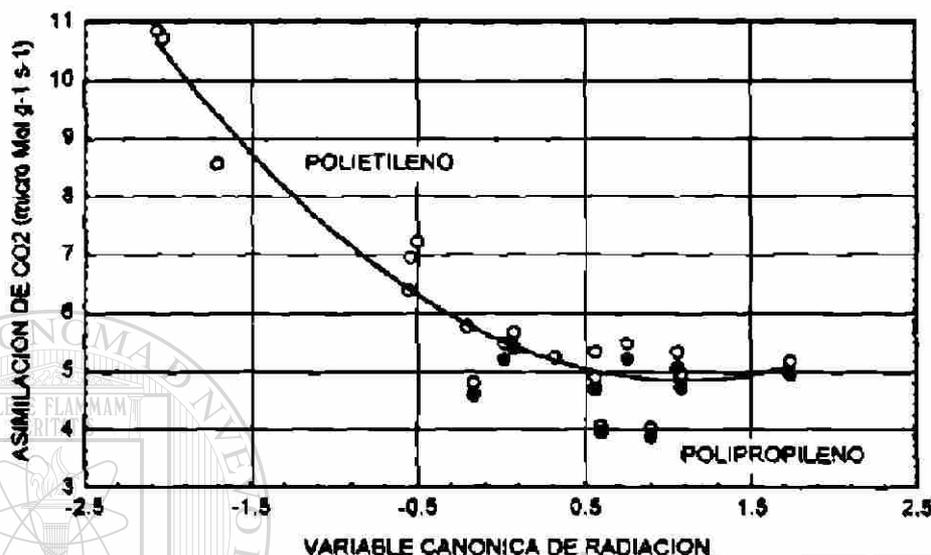


El óptimo de respuesta se ubicó en la región de valores negativos de VCI, que fue la región de menor densidad de flujo de radiación combinado con mayor sesgo espectral hacia el rojo. Dado que estas características correspondieron a las películas de polietileno en ellas se observó la máxima asimilación de CO_2 .

Por otra parte, la variación en las respuestas de asimilación de CO_2 se vio acompañada de modificaciones en el área foliar específica (AFE), que es la cantidad de área foliar por unidad de biomasa seca con unidades de $m^2 g^{-1}$. Ocurrió que la región de menor respuesta en la asimilación de CO_2 correspondió igualmente a la región de menor AFE en las plantas, encontrándose correlaciones bajas pero significativas ($p<0.05$) con ASPRO ($R=0.44$), con ASG ($R=0.47$) y con la variable canónica independiente ($R=-0.46$). Esto significa que en las plantas que crecieron bajo las películas

con mayor irradiancia y mayor sesgo al azul cada unidad de biomasa seca foliar tuvo aparejada menor área foliar.

Figura 8. Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la asimilación de CO₂ por unidad de biomasa seca foliar (ASG) en unidades de $\mu\text{M g}^{-1} \text{s}^{-1}$.



El óptimo de respuesta se ubicó en la región de valores negativos de la VCI, que fue la región de menor densidad de flujo de radiación combinado con mayor sesgo espectral hacia el rojo. Dado que estas características correspondieron a las películas de polietileno en ellas se observó la máxima asimilación de CO₂.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Es difícil clarificar si la mayor acumulación de biomasa seca por unidad de área foliar, carácter descrito por el área foliar específica (AFE), es causa o consecuencia de la disminución en la asimilación de CO₂. Por un lado puede especularse acerca de un fenómeno superficie-volumen, esto es, que la presencia de más biomasa seca asociada a la misma área foliar no determine necesariamente mayor asimilación dadas las mayores restricciones al intercambio de gases, que es un fenómeno que ocurre esencialmente a través de superficies. Esta interpretación, que indica que la menor área foliar específica es causa de menor asimilación de CO₂, se ve apoyada por el hecho de que, efectivamente, las hojas de mayor grosor se encontraron en las plantas desarrolladas con mayor irradiancia y sesgo al azul, correlacionado el grosor foliar de manera negativa, aunque no significativa, con la asimilación de CO₂ ($R=-0.41$, $p=0.07$). El problema con esta explicación basada en la morfología foliar es que deja fuera la conocida plasticidad bioquímica de las

estructuras foliares, que depende de la cantidad y de la calidad de los recursos ambientales disponibles (Salisbury y Ross, 1992) y por otro lado ignora la razón causal de que hubiese diferentes valores de área foliar específica entre las plantas.

Para lo anterior, sin embargo, existe una interpretación alternativa. La mayor acumulación de biomasa seca por unidad de área (menor AFE) pudo ser por un lado consecuencia de un proceso bioquímico asociado a la fotosíntesis y, por otra parte, ambos procesos pudieron impactar negativamente la asimilación de CO₂. En este caso el factor causal primario pudo ser la deficiente adaptación de las plantas a los ambientes de más irradiancia y mayor enriquecimiento en azul. Dicha subadaptación, que no implica por otra parte un estrés detectable de manera obvia, puede resultar por una parte de características innatas de la especie o la variedad, de la presencia de fotoinhibición por valores de densidad de flujo fotónico de radiación activa para la fotosíntesis arriba de los reportados como saturantes, entre 600 y 800 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ según Salisbury y Ross (1992) y de 800 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de acuerdo a Sanchez *et al.* (1989). Dicha fotoinhibición, o la restricción en otros procesos como el transporte de fotosintatos, puede surgir también con la deficiencia de algún nutriente o bien por un desbalance nutricional, hablando tanto de nutrientes del suelo como de CO₂ en el aire, para las diferentes condiciones de radiación.

En todos los casos el valor promedio de densidad de flujo fotónico de radiación activa para la fotosíntesis fue mayor al valor reportado de saturación. El número más bajo se registró en el polietileno blanco, con DRFA=856.0 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y por ello no es posible con la información disponible descartar la acción fotoinhibidora de la radiación. Considerando esto es posible que la conjunción de niveles inadecuados de CO₂ (que no permitieron probablemente llegar a la expresión potencial de la actividad fotosintética) y la probable presencia de niveles subóptimos de algunos nutrientes minerales resultaran en una explotación deficiente del recurso radiación. Dado el carácter calcáreo del suelo en donde crecieron las plantas, bien pudieron ser fósforo y potasio y algunos micronutrientes como el boro y manganeso los elementos faltantes. Sin embargo, dada la carencia de análisis de contenido foliar de elementos minerales no fue posible verificar esta hipótesis.

4.1.5. ALTURA DE PLANTA.

La altura promedio de las plantas (ALT), que es la longitud en centímetros desde la base de la corona a la parte foliar apical, fue estimada a partir de los datos de un muestreo realizado en el periodo previo al inicio del repollo.

Se encontró un fuerte efecto negativo de la irradiancia y el sesgo espectral al azul sobre la altura de la planta. Por su parte las variables indicadoras de sesgo al rojo presentaron efectos positivos sobre la altura de las plantas.

No se detectaron diferencias significativas en el ANOVA para el factor clase de resina. En este caso el promedio para todos los tratamientos de polietileno (26.01 cm) fue mayor al observado en los de polipropileno (23.59 cm) pero con ausencia de diferencia significativa. En la prueba por rangos de Friedman, el promedio de polietileno fue significativamente diferente ($p < 0.047$) al observado para el testigo sin película (20.00 cm), no ocurriendo sin embargo lo mismo para el promedio de polipropileno en donde no se marcó diferencia significativa ($p > 0.05$) con las plantas sin película. En cuanto a la película comercial PPF la altura promedio de las plantas fue de 24.13 cm, un valor intermedio que no apareció como significativamente distinto a las películas blanco de polietileno ni de polipropileno, y que coincide con su posición media en los niveles de radiación transmitidos.

Posteriormente al ANOVA, que marcó presencia de diferencias significativas entre los tratamientos al nivel $\alpha = 0.05$, los promedios individuales fueron clasificados utilizando la prueba de Duncan. Los resultados de esta prueba se anotan en el Cuadro 11 en donde se marcan los promedios estadísticamente homogéneos. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

Los tratamientos con películas fabricadas de polietileno formaron un grupo homogéneo no diferente al de la película comercial PPF pero si del promedio de las plantas sin película. Los

promedios más altos de polietileno correspondieron a la mezcla de fotocromáticos al 0.5%, con 27.75 cm de altura promedio, y al fotocromático azul al 2.0% con 27.53 cm. La variación más grande se observó en los tratamientos de polipropileno, en donde el tratamiento con mayor altura promedio de planta, el de fotocromático violeta al 2.0% con 27.13 cm, contrastó fuertemente con aquellos tratamientos de promedio más bajo, el fotocromático azul al 1.25% (20.13 cm) y la mezcla de aditivos fotocromáticos al 2.0% (19.00 cm), los cuales no mostraron diferencia estadísticamente significativa con el testigo sin película. Las diferencias en altura de planta entre estos tratamientos siguieron las tendencias observadas en cuanto a la densidad de flujo fotónico total transmitida por las películas.

Cuadro 11. Valores promedio y error standard para la altura de planta en cm (ALT) en los diferentes tratamientos.

PE+FC	ALT	PP+FC	ALT
PE BCO	25.25±0.01 ab	PP BCO	23.50±0.50 bc
FCV 0.5%	26.56±0.19 ab	FCV 0.5%	25.63±1.87 ab
FCV 1.25%	25.44±0.57 ab	FCV 1.25%	24.88±0.99 ab
FCV 2.0%	24.56±0.81 ab (25.52)	FCV 2.0%	27.13±1.50 a (25.88)
FCA 0.5%	24.88±0.25 ab	FCA 0.5%	24.25±1.25 ab
FCA 1.25%	25.68±2.90 ab	FCA 1.25%	20.13±1.87 c
FCA 2.0%	27.53±0.52 a (26.03)	FCA 2.0%	24.06±0.31 ab (22.81)
MFC 0.5%	27.75±1.37 a	MFC 0.5%	23.43±1.58 bc
MFC 1.25%	26.00±0.50 ab	MFC 1.25%	23.94±0.56 ab
MFC 2.0%	26.37±0.62 ab (26.71)	MFC 2.0%	19.00±1.75 c (22.12)
TESTIGOS			
PPF	24.13±0.62 ab		
TCA	20.00±1.37 c		

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno. Los números entre parentesis son los promedios por clase de fotocromático.

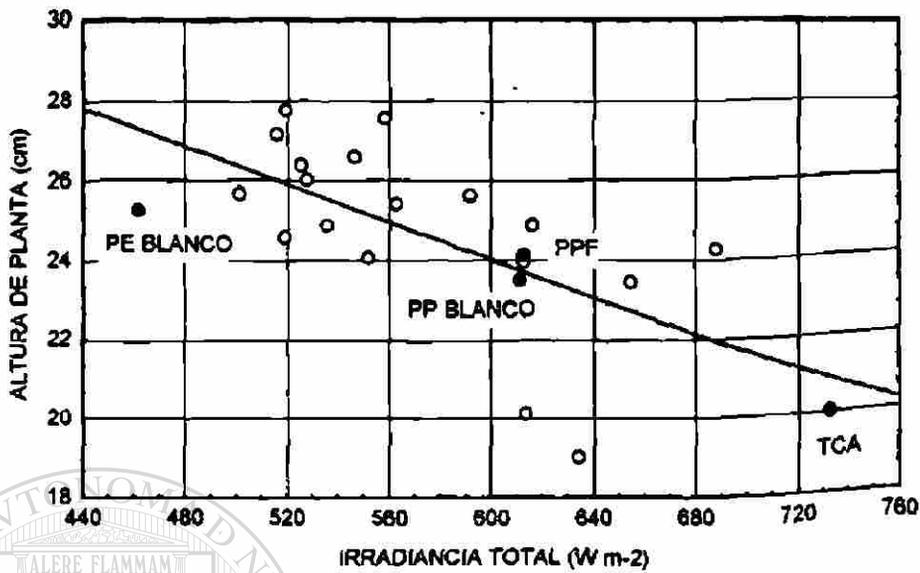
La altura de planta se correlacionó negativa y significativamente ($p<0.01$) con prácticamente todas las variables de radiación indicadoras de alta densidad de flujo o irradiancia y con las de sesgo espectral hacia las bandas más energéticas. Con las variables indicadoras de sesgo hacia el rojo se encontraron correlaciones positivas y significativas ($p<0.05$). Los valores más altos del coeficiente

de correlación de Spearman correspondieron a la densidad de flujo fotónico total ($R=-0.70$, $p<0.01$) e irradiancia total ($R=-0.72$, $p<0.01$), dichos resultados pueden observarse en la Figura 9. Le siguieron la densidad de flujo fotónico azul ($R=-0.69$, $p<0.01$) y la densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa ($R=-0.68$, $p<0.01$). Para los índices espectrales los valores fueron $R=-0.65$ ($p<0.01$) en el UV/TOT, $R=-0.54$ ($p<0.01$) para el A/R y un coeficiente $R=0.45$ ($p=0.03$) para el IR/TOT.

La base causal de la respuesta del carácter altura de planta frente a la radiación se relaciona con la modificación en la longitud de los entrenudos y de las láminas foliares más que modificaciones en la cantidad de nudos en el tallo (Smith, 1982). Este hecho se reafirma porque el número promedio de hojas por planta, que equivale al número de entrenudos por planta mostró correlaciones positivas con la irradiancia, mientras que para la altura de planta fueron negativas. El nivel de irradiancia global, la radiación UV y la radiación azul son efectivas en inducir inhibición de alargamiento del tallo (Cosgrove, 1981) mientras que la radiación en el rango del rojo lejano tiene el efecto contrario (Kasperbauer, 1988, 1992). Por otra parte las respuestas descritas, dado que dependen al parecer de la acción de más de una familia de fotorreceptores, cambian de acuerdo al trasfondo ambiental de radiación, sobre todo considerando el balance entre azul y rojo y el nivel de irradiancia. Otro factor que hace variar la respuesta es el estado de desarrollo de la planta (Liscum y Hangarter, 1991; Warpeha y Kaufman 1990).

Con los caracteres de la planta se detectaron correlaciones significativas ($p<0.05$) entre la altura de las plantas y el número de hojas ($R=-0.43$, $p=0.04$), el índice de área foliar ($R=0.45$, $p=0.036$) y con la asimilación de CO_2 ($R=0.54$, $p=0.01$). Respecto al número de plantas con formación exitosa de repollo este carácter se correlacionó negativamente ($R=-0.59$, $p<0.01$) con la altura de planta. Las plantas desarrolladas en ausencia de película fueron las únicas en mostrar un 100% de formación de repollo y se encontraron entre las de menor altura promedio. Las variables de contenido de materia seca (PSTF y CRMS) mostraron correlaciones negativas pero no significativas con la altura de planta, mientras que el área foliar específica y el rendimiento presentaron correlaciones positivas pero igualmente no significativas.

Figura 9. Correlación entre la altura de las plantas (ALT) en centímetros y la irradiancia total (IT) en $W m^{-2}$.



encontrándose que un balance cargado hacia el azul en relación al rojo fue promotor de la formación exitosa de repollo.

4.1.6. NUMERO DE HOJAS POR PLANTA

La razón de incluir esta variable en el trabajo experimental fue que el número de estructuras foliares es un carácter complejo que constituye al parecer la expresión de un programa de desarrollo bien definido tal como ha sido descrito por Sánchez-Fernández *et al.* (1997) para *Arabidopsis*. En otras palabras, cada programa de desarrollo alternativo, desencadenado por un conjunto de condiciones ambientales, lleva definido consigo la formación de cierta cantidad de estructuras foliares sin importar si estas tengan mayor o menor biomasa o cierto contenido de materia seca, las cuales serían más bien adaptaciones o modulaciones fisiológicas a una condición dada.

Al detectar variaciones consistentes en el número de hojas por planta es probable que se esté demostrando el ejercicio de los mencionados patrones alternativos de desarrollo. Tomando en cuenta esto se esperaba la ausencia de correlación significativa entre el número de hojas y las variables de rendimiento así como la presencia de correlaciones entre las variables de radiación pero expresadas como energía más que en unidades de densidad de flujo fotónico, las cuales impactan las actividades de fotomodulación estomática y del aparato fotosintético. Los resultados realmente se presentaron en esa forma.

Para lo anterior tal parece que la explicación radica en que las variaciones en el patrón de desarrollo (al parecer independientes desde el punto de vista causal de los eventos adaptativos y de modulación fisiológica) se correlacionan más con aquellas condiciones que permiten deducir tempranamente o en cierto punto de la trayectoria del desarrollo un presupuesto energético del entorno (como el nivel de O₂ ó CO₂, la temperatura, etc.). Dichas condiciones se transducen en el ambiente interno de la planta en diferentes formas bajo la orquestación de reguladores del crecimiento, como fue demostrado por Sánchez-Fernández *et al.* (1997) estudiando los patrones de desarrollo de los pelos radicales de *Arabidopsis*.

No se detectaron diferencias significativas ($p>0.05$) entre el número de hojas por planta en el ANOVA para el factor clase de resina. Las diferencias en los promedios fueron grandes pero algunos tratamientos mostraron errores estándar altos y por ello dicha variación no se capitalizó. En este caso el promedio para los tratamientos de polipropileno (16.72 hojas planta⁻¹) fue mayor al observado en los de polietileno (15.29 hojas planta⁻¹) pero con ausencia de diferencia significativa ($p>0.05$). Igualmente, en la prueba por rangos de Friedman, ambos promedios no fueron significativamente diferentes al observado para el testigo sin película (16.75 hojas planta⁻¹). Estos resultados parecen indicar que los niveles de densidad de flujo fotónico, o del sesgo al azul, tuvieron un efecto poco apreciable sobre el número de hojas por planta. En cuanto a la película comercial PPF el promedio de 18.25 hojas planta⁻¹ no fue significativamente diferente ($=0.05$) al promedio de las películas de polietileno, siendo sin embargo bastante más alto al observado en la película blanco de polietileno fabricada en el CIQA.

Para los restantes factores el ANOVA marcó diferencias solo cercanas a la significancia ($p>0.05$) y se procedió entonces a la separación de medias en grupos homogéneos con las pruebas de Duncan.

Considerando el promedio para las dos clases de resina para las combinaciones de fotocromático y concentración del mismo se detectaron dos grupos homogéneos. El mejor tratamiento fue la mezcla de fotocromáticos al 2.0% (19.0 hojas planta⁻¹) cuyo promedio lo separó de los restantes tratamientos. El promedio más bajo en este caso correspondió al fotocromático azul al 2.0%, con 14.06 hojas planta⁻¹.

Los resultados de la clasificación con las pruebas de Duncan para los promedios por tratamiento se anotan en el Cuadro 12 en donde se marcan los promedios estadísticamente homogéneos para cada tratamiento. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

Los tratamientos con película de polietileno formaron un grupo homogéneo, correspondiendo el promedio más alto a la mezcla azul-violeta al 2.0% con 17.75 hojas por planta. Dicho promedio fue más alto que el de la película blanco (13.88 hojas planta⁻¹), el más bajo en polietileno, pero no estadísticamente diferente al mismo. Los siguientes valores más altos de número de hojas por planta correspondieron a los dos primeros tratamientos con fotocromático violeta, que mostraron promedios de 16.88 y 16.37 hojas planta⁻¹. Ninguno de estos tratamientos mostró diferencias significativas con el promedio de la película comercial PPF.

Para la película de PP se separaron dos grupos de promedios teniendo la mezcla de fotocromáticos al 2.0% el valor más alto con 20.25 hojas planta⁻¹, por otra parte el valor más bajo se observó con el aditivo azul al 2.0% con un promedio de 14.25 hojas planta⁻¹. El siguiente promedio más alto fue el de fotocromático azul al 1.25% que sin embargo no mostró diferencia significativa con el ya mencionado azul al 2.0%.

Cuadro 12. Valores promedio y error estandar para el número de hojas por planta (NH) en los diferentes tratamientos.

PE+FC	NH	PP+FC	NH
PE-BCO	13.88±0.80 b	PP-BCO	16.71±0.03 ab
FCV 0.5%	16.88±0.97 ab	FCV 0.5%	16.63±0.09 ab
FCV 1.25%	16.37±0.97 ab	FCV 1.25%	18.13±0.97 ab
FCV 2.0%	14.13±0.44 b (15.79)	FCV 2.0%	15.13±0.44 ab (16.63)
FCA 0.5%	15.38±0.62 ab	FCA 0.5%	15.63±0.09 ab
FCA 1.25%	13.88±1.50 b	FCA 1.25%	19.63±2.92 ab
FCA 2.0%	13.88±0.44 b (14.38)	FCA 2.0%	14.25±0.18 b (16.50)
MFC 0.5%	14.50±0.01 b	MFC 0.5%	15.13±0.80 ab
MFC 1.25%	14.87±0.62 b	MFC 1.25%	15.75±0.36 ab
MFC 2.0%	17.75±0.18 ab (15.71)	MFC 2.0%	20.25±2.83 a (17.04)
TESTIGOS			
PPF	18.25±0.71 ab		
TCA	16.75±0.71 ab		

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno. Los números entre paréntesis corresponden al promedio de las tres concentraciones por clase de fotocromático.

La estructura de los datos de las plantas bajo las películas tiene cierto parecido con la situación observada para los datos de radiación transmitida. El menor valor correspondió en polietileno a la película blanco y los tratamientos con fotocromáticos presentaron promedios mayores. En cambio, en el polipropileno el promedio de la película blanco fue el cuarto valor más alto, hecho tal vez relacionado con el efecto negativo ya descrito de los fotocromáticos sobre las características de transmisión de radiación por el polipropileno.

No se encontró ninguna correlación significativa ($p > 0.05$) entre el número de hojas y las variables de radiación expresadas como densidad de flujo fotónico. En todos los casos el signo del coeficiente de correlación de Spearman fue positivo incluyendo a las variables que marcan el sesgo espectral al azul, la única excepción se encontró con las variables indicadoras de sesgo hacia el rojo, en ese caso la correlación fue negativa pero de valor muy bajo y no significativa ($p > 0.05$).

En cambio, con las variables de radiación expresadas en unidades de energía o irradiancia ($W m^{-2}$) se detectaron correlaciones positivas y significativas ($p < 0.01$) con el número de hojas por planta. Las correlaciones más altas se encontraron con la irradiancia de rojo ($R=0.63$, $p < 0.01$) y con la irradiancia total ($R=0.62$, $p < 0.01$). Con la irradiancia fotosintética ($R=0.55$, $p < 0.01$), con la irradiancia de azul ($R=0.52$, $p < 0.01$) las correlaciones fueron positivas y significativas, mientras que con la integral de la radiación fotosintéticamente activa ($R=0.44$, $p=0.09$) fue no significativa. Para las variables de irradiancia indicadoras de sesgo hacia el azul la correlación fue positiva, lo contrario a lo observado en las de densidad de flujo fotónico, pero igualmente no significativas. Estos resultados confirman los de Basoccu y Nicola (1991), quienes reportaron que la tasa de aumento en la cantidad de estructuras foliares en plantas de lechuga depende de la disponibilidad de agua y nutrientes minerales así como de la cantidad de energía interceptada por el dosel vegetal.

Por otro lado, a pesar de que potencialmente mayor número de hojas pudiera implicar mayor rendimiento, mayor biomasa seca o más peso de repollo, las correlaciones encontradas fueron negativas pero todas ellas no significativas. La misma situación se observó para la asimilación de CO_2 y la resistencia estomática.

La correlación de entre el número de hojas y otras variables determinadas en las plantas se presentó con el área foliar específica ($R=-0.62$, $p<0.01$) y con el diámetro basal de la corona ($R=0.67$, $p<0.01$). Con el contenido relativo de materia seca la correlación fue positiva pero no significativa. Al parecer la relación negativa entre el número de hojas y el área foliar específica dependió de los efectos contrarios que ejerció la radiación sobre ellas, y no de una relación causal directa. En cambio, para el número de hojas y el diámetro de la corona si se probable una relación causal ya que la corona tiende a engrosar conforme se generan nuevas hojas.

4.1.7. AREA FOLIAR ESPECIFICA.

No se detectaron diferencias significativas en el ANOVA para el factor clase de resina. En este caso el promedio para los tratamientos de polietileno ($0.035 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) fue mayor al observado en los de polipropileno ($0.033 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$) pero con ausencia de diferencia significativa ($p>0.05$). Sin embargo, en la prueba por rangos de Friedman, ambos promedios fueron diferentes ($p<0.05$) al observado para el testigo sin película ($0.028 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$), el cual presentó el promedio más bajo entre todos los tratamientos. Estos resultados indican que el nivel de irradiación, o del sesgo al azul, tuvieron un efecto negativo sobre el área foliar específica. En cuanto a la película comercial PPF el área foliar específica observada fue de $0.031 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, un valor intermedio que no apareció como significativamente distinto ($p>0.05$) a las películas blanco de polietileno y polipropileno, y que coincide con su posición media en los niveles de radiación transmitidos.

Posteriormente al ANOVA, que marcó presencia de diferencias cercanas a la significancia ($p>0.05$), los promedios individuales por tratamiento fueron clasificados utilizando la prueba de Duncan. Los resultados de esta prueba se anotan en la Cuadro 13 en donde se marcan los promedios estadísticamente homogéneos para cada tratamiento. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

Cuadro 13. Valores promedio y error estándar para el área foliar específica (AFE) en $m^2 g^{-1}$ en los diferentes tratamientos.

PE+FC	AFE	PP+FC	AFE
PE-BCO	0.035±3.5x10 ⁻⁴ ab	PP-BCO	0.034±1.1x10 ⁻³ ab
FCV 0.5%	0.034±3.5x10 ⁻⁴ b	FCV 0.5%	0.032±3.5x10 ⁻⁴ b
FCV 1.25%	0.035±7.0x10 ⁻⁴ ab	FCV 1.25%	0.033±1.1x10 ⁻³ ab
FCV 2.0%	0.035±1.0x10 ⁻⁴ ab (0.0347)	FCV 2.0%	0.035±3.5x10 ⁻⁴ ab (0.033)
FCA 0.5%	0.039±1.8x10 ⁻³ a	FCA 0.5%	0.034±1.4x10 ⁻³ ab
FCA 1.25%	0.038±1.4x10 ⁻³ a	FCA 1.25%	0.033±3.5x10 ⁻⁴ ab
FCA 2.0%	0.035±7.0x10 ⁻⁴ ab (0.037)	FCA 2.0%	0.032±7.0x10 ⁻⁴ b (0.033)
MFC 0.5%	0.036±3.5x10 ⁻⁴ ab	MFC 0.5%	0.033±1.1x10 ⁻⁴ ab
MFC 1.25%	0.036±1.0x10 ⁻³ ab	MFC 1.25%	0.036±1.4x10 ⁻³ a
MFC 2.0%	0.032±1.4x10 ⁻³ b (0.0347)	MFC 2.0%	0.033±1.8x10 ⁻³ ab (0.034)
TESTIGOS			
PPF	0.031±7.0x10 ⁻⁴ b		
TCA	0.028±3.5x10 ⁻⁴ c		

PE=Polietileno, PP=Polipropileno, PPF=Testigo comercial, TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta, FCA= Fotocromático azul, MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno. Los números entre paréntesis corresponden al promedio de las tres concentraciones por clase de fotocromático.

En los tratamientos con película de polietileno se separaron dos grupos homogéneos, correspondiendo los promedios más altos a las dos primeras concentraciones de fotocromático azul. El valor más alto correspondió al fotocromático azul al 0.5% con un área foliar específica de 0.039 $m^2 g^{-1}$ (Cuadro 13). En el otro extremo la mezcla de fotocromáticos azul-violeta al 2.0% presentó el valor medio más bajo con 0.032 $m^2 g^{-1}$. El rango de variación obtenido entre estos dos tratamientos fue de 0.007 $m^2 g^{-1}$. Por su parte el promedio para la película blanco de polietileno tomó un valor intermedio (0.035 $m^2 g^{-1}$) no significativamente diferente ($\alpha=0.05$) de estos dos extremos. En la película comercial PPF el valor observado fue el más bajo de las películas de polietileno, presentando el segundo promedio más bajo en el experimento después del de el testigo sin película. Este hecho se asoció al parecer con niveles altos de sesgo al azul, que tuvieron valores especialmente altos bajo la película PPF y en el testigo sin película.

Para la película de PP se separaron dos grupos de promedios teniendo la mezcla de fotocromáticos al 1.25% el valor más alto con 0.036 $m^2 g^{-1}$, por otra parte los más bajos valores de

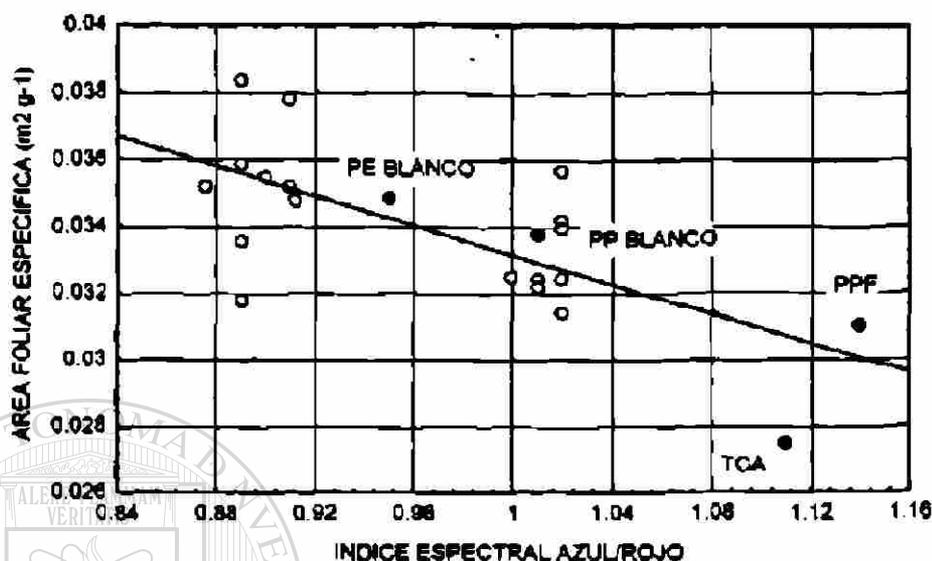
área foliar específica se observaron con el aditivo violeta al 0.5% y con el azul al 2.0%, ambos con un promedio de $0.032 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$. El rango de variación en este caso fue de $0.004 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, menor al obtenido en polietileno.

El testigo sin película presentó el lugar más bajo entre los promedios de área foliar específica. Estas plantas al parecer mostraron este carácter como respuesta adaptativa al entorno de alta irradiancia, en contraste con la situación observada bajo las películas. Es interesante que esta clase de adaptación se obtenga no solo variando la irradiancia o el balance espectral, también es posible expresar cambios en el área foliar específica manipulando la expresión de las enzimas del ciclo de Calvin o modificando la nutrición nitrogenada de las plantas (Fichter *et al.*, 1993), el nivel de CO_2 en el dosel de las plantas (Bhattacharya *et al.*, 1985) o el nivel hídrico del suelo en que crecen las mismas (Wright *et al.*, 1994). Estos hechos sugieren la confluencia de varios mecanismos de regulación en un solo carácter de respuesta, el área foliar específica, que se asocia al parecer con la eficiencia de captación y captura de radiación así como con la acumulación de carbohidratos de reserva en las estructuras foliares.

Las dos variables canónicas utilizadas para describir la relación entre la asimilación de CO_2 y las variables de radiación mostraron correlación negativa y significativa con el área foliar específica. Para la variable canónica independiente ($R=-0.56$, $p=0.01$) la correlación indica un efecto negativo de la irradiancia y del sesgo espectral hacia el azul sobre este carácter foliar. En cuanto a la variable canónica dependiente ($R=-0.46$, 0.04), que agrupa a las dos variables de asimilación de CO_2 , la correlación indica dependencia positiva entre área foliar específica y asimilación de CO_2 .

Todas las variables de radiación mostraron correlación negativa con el área foliar específica. El más alto valor del coeficiente de correlación de Spearman correspondió al índice A/R (Figura 10), en unidades originales de densidad de flujo fotónico, con $R=-0.58$ ($p<0.01$). En general las variables de radiación expresadas en unidades de energía mostraron correlaciones de mayor magnitud que las de las variables expresadas en densidad de flujo fotónico.

Figura 10. Correlación entre el área foliar específica (AFE) en unidades de $m^2 g^{-1}$ y el índice de sesgo espectral azul/rojo (A/R).



En la gráfica los puntos marcados en negro (•) corresponden a los tratamientos testigo y los círculos (○) a los tratamientos con aditivos fotocromáticos. Los valores altos del índice A/R, que indican sesgo hacia la región más energética del espectro se asociaron con valores bajos de área foliar específica. TCA es el testigo sin película, PPF es la película comercial, PE blanco es la película de polietileno sin fotocromático y PP blanco es la película de polipropileno sin fotocromático. A pesar de la dispersión el coeficiente de regresión para A/R fue significativo con $p < 0.01$. La ecuación de la curva se anota a continuación.

$$AFE = 0.06 - 0.02 (A/R) \quad R^2 = 0.46$$

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

®

Respecto a las otras variables de las plantas se encontró correlación positiva entre el área foliar específica y la altura de planta ($R=0.41$, $p=0.06$) y correlación positiva y significativa ($p=0.03$) con el índice de área foliar (IAF) ($R=0.46$). La correlación positiva más alta ($R=0.54$, $p<0.01$) se observó con un carácter determinado indirectamente, la eficiencia en la acumulación de materia seca, que constituye una estimación de la eficiencia de conversión de la energía incidente por unidad de área a biomasa seca en la misma unidad de área.

Con la variable número de hojas por planta el área foliar específica se correlacionó de forma negativa ($R=-0.56$) y significativa ($p<0.01$), al igual que con el peso promedio del repollo ($R=-0.42$,

$p=0.05$). Por otra parte no se detectó relación significativa entre el área foliar específica y la biomasa seca y el contenido relativo de materia seca, sin embargo en ambos casos la correlación fue negativa. Del mismo modo no se detectó asociación significativa con el grosor de la lámina foliar.

De los resultados obtenidos se desprende que el área foliar específica ocupa una posición causal importante entre el proceso de captación de radiación, la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa seca.

4.1.8. PESO SECO TOTAL EN LA COSECHA.

A pesar de encontrarse diferencias marcadas en el promedio de biomasa seca total por planta entre los diferentes tratamientos solo se formaron tres grupos homogéneos de tratamientos dada la presencia de variación interna grande. Por otro lado los datos de biomasa seca y biomasa fresca mostraron alta correlación ($R=0.84$, $p<0.01$) y no se encontró diferencia esencial entre utilizar una u otra variable en en ANOVA. Por ello, y dado que puede generarse una discusión más valiosa alrededor de la biomasa seca, se seleccionó a esta última para incluirse en este reporte.

El valor medio de biomasa seca por planta fue mayor para las plantas bajo películas de polipropileno ($24.49 \text{ g planta}^{-1}$) que bajo las películas de polietileno ($22.19 \text{ g planta}^{-1}$). A pesar de ello no se detectaron diferencias significativas en el ANOVA para el factor tipo de resinas. Considerando la gran diferencia en la cantidad de radiación transmitida por el polietileno en comparación con el polipropileno este resultado es sorprendente. En cambio, para tipos de fotocromáticos y concentraciones de los mismos se observaron diferencias significativas, siendo en promedio las películas con fotocromático azul los mejores tratamientos tanto en polietileno como en polipropileno. Posterior al ANOVA se realizaron las pruebas de Duncan para separación de medias. Los resultados de estas se anotan en el Cuadro 14. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

La adición de fotocromáticos resultó, para el polietileno, en dos tratamientos con mejor desempeño que la película blanco. Estos fueron el polietileno con fotocromático azul al 0.5% con 36.02 g planta⁻¹ y el fotocromático azul al 2.0% con 29.59 g planta⁻¹. Las plantas bajo la película blanco presentaron una biomasa promedio de 15.06 g planta⁻¹. En cuanto a las diferencias en radiación bajo las películas, el tratamiento polietileno blanco presentó para todos los rangos espectrales niveles menores de densidad de flujo y esto pudiera ser parte de la explicación de la diferencia. Sin embargo dicha interpretación no indica el porque de la ausencia de diferencias significativas entre el blanco y los restantes tratamientos que también mostraron mayores niveles de radiación.

Cuadro 14. Valores promedio y error estandard para la biomasa seca total (PSTF) en g planta⁻¹ en los diferentes tratamientos.

PE+FC	PSTF	PP+FC	PSTF
PE-BCO	15.06±1.79 c	PP-BCO	23.00±3.83 b
FCV 0.5%	21.35±0.65 bc	FCV 0.5%	27.63±6.67 ab
FCV 1.25%	14.53±0.84 c	FCV 1.25%	19.64±1.71 b
FCV 2.0%	17.48±3.45 c (17.79)	FCV 2.0%	24.23±0.61 ab (23.83)
FCA 0.5%	36.02±10.56 a	FCA 0.5%	23.46±0.76 ab
FCA 1.25%	22.01±1.11 bc	FCA 1.25%	30.63±0.39 a
FCA 2.0%	29.59±5.47 b (29.21)	FCA 2.0%	20.54±1.48 b (24.88)
MFC 0.5%	22.48±1.30 bc	MFC 0.5%	24.89±2.64 ab
MFC 1.25%	19.84±0.58 c	MFC 1.25%	25.70±6.52 ab
MFC 2.0%	16.38±0.07 c (19.57)	MFC 2.0%	23.67±3.06 ab (24.75)
TESTIGOS			
PPF	19.38±1.40 bc		
TCA	23.49±0.39 ab		

PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial, TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno. Los números entre paréntesis corresponden al promedio de las tres concentraciones por clase de fotocromático.

Por otra parte, las diferencias en biomasa seca parecen relacionarse con los valores del índice espectral UV/TOT que aparecen en el Cuadro 3. La película blanco de polietileno (al igual que PPF) mostraron los niveles más altos de UV/TOT, mientras que los tratamientos con mayor biomasa seca mostraron niveles bajos. Entre de los tratamientos con el aditivo azul el que presentó

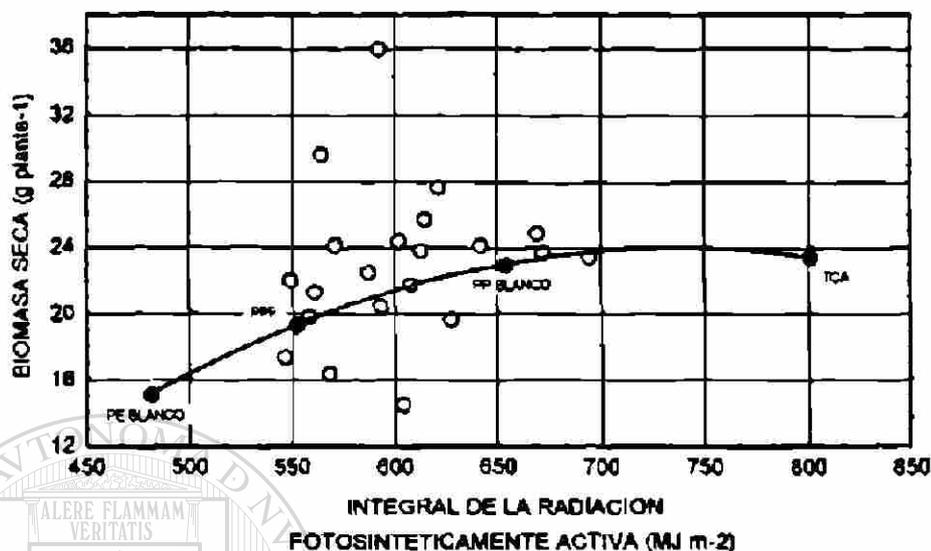
la menor biomasa seca tuvo también el mayor valor de UV/TOT. De nuevo, aunque esto explica parte de la variación, no abarca de manera consistente el total de los resultados ya que, para el TCA con un valor muy alto de UV/TOT, no se presentó el menor valor de biomasa seca y lo mismo se presentó para la mezcla de fotocromáticos al 0.5% con un valor muy bajo de UV/TOT pero un promedio también bajo de biomasa seca.

Para el polipropileno se obtuvo un solo tratamiento con mejor resultado que la película blanco, este fue el fotocromático azul al 1.25% con 30.63 g planta⁻¹ contra 23.00 g planta⁻¹ del control. Al igual que para polietileno el mejor tratamiento en polipropileno no fue estadísticamente diferente que el testigo sin película. De nuevo no parecen encontrarse relaciones muy consistentes, en cuanto a las diferencias en radiación bajo las películas, que expliquen estos resultados.

Al verificar las correlaciones entre la biomasa seca (agrupando los tratamientos de polietileno y polipropileno) y las restantes variables medidas en el experimento no se encontró por una parte correlación significativa ($p=0.081$) entre el peso seco promedio por planta y la integral de radiación fotosintéticamente activa. Por otro lado tampoco se encontró una relación lineal consistente entre la biomasa seca y las restantes variables de radiación, a excepción del índice RRL, con el cual mostró una correlación positiva ($R=0.50$) y significativa ($p<0.02$).

Sin embargo, tomando en cuenta tan solo aquellos tratamientos que no incluyeron fotocromáticos, el polietileno y polipropileno blanco, la película PPF y el testigo sin película, si se observó una correlación alta ($R=0.90$, $p<0.01$) entre la integral de radiación fotosintéticamente activa y la biomasa seca por planta. De alguna manera la presencia de los aditivos fotocromáticos causó desviaciones positivas y negativas sobre la curva o pauta de los tratamientos testigo, los cuales si respondieron de manera lineal a la integral de irradiancia fotosintética. Dicha desviación de la respuesta lineal a la irradiancia fotosintética causada por los aditivos fotocromáticos no se relacionó de manera obvia con los caracteres espectrales medidos en el experimento. Dichos resultados pueden apreciarse en la **Figura 11**.

Figura 11. Respuesta de la biomasa seca por planta (PSTF) en la cosecha frente a la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) en MJoules m⁻².



Los puntos marcados en negro (●) corresponden a los tratamientos testigo y los círculos (○) a los tratamientos con aditivos fotocromáticos. Para estos últimos se encontró una gran dispersión que indica la variación en los caracteres espectrales bajo las películas. Para los testigos, en cambio, la biomasa seca mostró fuerte dependencia de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa. TCA es el testigo sin película, PPF es la película comercial, PE blanco es la película de polietileno sin fotocromático y PP blanco es la película de polipropileno sin fotocromático. La ecuación de la curva se anota a continuación.

$$PSTF = -48.99 + 0.20 (IRFA) - 0.00013 (IRFA)^2 \quad R^2 = 0.99$$

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Al separar los datos por tipo de resina (polietileno y polipropileno) se encontró relación lineal positiva ($R=0.71$) y significativa ($p=0.02$) entre el índice espectral A/R y la biomasa seca en los tratamientos con películas de polipropileno. Esta misma correlación, sin embargo, fue negativa y no significativa al nivel $\alpha=0.05$ en las películas de polietileno. El mismo comportamiento fue observado para los restantes índices espectrales indicadores de sesgo hacia el azul como el A/IR y el RRL. Es difícil de explicar la diferencia en la respuesta para polietileno en comparación con la del polipropileno, sobre todo tomando en cuenta que los valores más altos de asimilación de CO₂ correspondieron al polietileno. Sobre todo dicho resultado indica que para las condiciones del experimento las diferencias en biomasa seca fueron dependientes más del balance espectral, es decir

del enriquecimiento en azul en el caso del polipropileno que con la integral de la irradiancia fotosintética.

La explicación de los anteriores resultados posiblemente radica en el incremento proporcional en la densidad de flujo fotónico azul conforme aumentó la densidad de flujo fotónico total. Aparentemente el enriquecimiento en azul determinó mayor eficiencia solo en presencia de un nivel mínimo de irradiancia total, mayor al promedio de PE (525.95 W m^{-2}) y menor al promedio de PP (609.15 W m^{-2}). Sin embargo esta interpretación no abarca el comportamiento del testigo sin película, que presentó valores de biomasa seca por abajo de varios de los tratamientos con película, a pesar de que estuvo sometido a la mayor irradiancia (723.8 W m^{-2}) y al mayor enriquecimiento en azul. Sin embargo, la condición de crecimiento de las plantas sin el plástico es probable que originara diferencias, desde el estado hídrico del suelo y la planta hasta la concentración de CO_2 , que pudieran tener impacto sobre la acumulación de materia seca.

Con respecto a las restantes variables medidas en las plantas la biomasa seca se correlacionó de manera significativa ($p < 0.01$) con el rendimiento por parcela en la cosecha ($R = 0.59$). Al separar los datos por clase de resina, polietileno y polipropileno, se encontró correlación positiva pero no significativa para las plantas bajo las películas de polipropileno, mientras que para las de polietileno la correlación fue positiva y significativa ($R = 0.79$, $p < 0.01$). Por otra parte la biomasa seca por planta no mostró correlación significativa con las variables asociadas con la asimilación de CO_2 como el área foliar específica y el grosor de la lámina foliar.

No se observó correlación significativa ($p = 0.24$) entre la biomasa seca y la asimilación de CO_2 ($R = 0.28$) y la resistencia estomática. Incluso al separar los datos por clase de resina no se observó relación significativa, si en cambio observándose tendencia negativa para polipropileno y positiva para polietileno. Aparentemente las diferencias observadas en la biomasa seca individual dependieron de otros factores además de la asimilación de CO_2 por hojas individuales.

A este respecto, debe de ser considerado que las lecturas de asimilación de CO_2 fueron realizadas únicamente en el periodo previo a la formación del repollo y no se investigó el comportamiento posterior. Igualmente debe tomarse en cuenta que las mediciones se llevaron a

cabo en hojas individuales y no en plantas o doseles completos. La presencia de diferencias en biomasa seca no correlacionadas con las actividades de asimilación de CO_2 pueden ser el resultado de cambios en la asimilación de CO_2 posteriores a la formación del repollo (Wheeler *et al.*, 1994), una mayor tasa respiratoria, que pudo ser resultado de diferencias en irradiancia de azul o en el balance entre azul y rojo o del sesgo espectral hacia bandas más energéticas (Kowalik, 1982), o bien desviación selectiva de la maquinaria sintética hacia la síntesis de productos con mayor costo metabólico (Penning de Vries *et al.*, 1974). Este último punto es importante en cuanto a la determinación de otras variables como el contenido relativo de materia seca o el índice de cosecha. Por otro lado, también la diferente estructura del dosel (índice de área foliar y ángulo foliar), que puede resultar de las diferencias en irradiancia y calidad espectral, puede modificar la relación entre tasa de asimilación de CO_2 por hojas individuales y la producción de materia seca en la planta o dosel completo.

De acuerdo con Percy (1991) la asimilación de CO_2 (como proceso físico de intercambio de gases) y la generación de ATP y poder reductor (como proceso bioquímico dependiente de la acción de los dos fotosistemas) necesarios para la reducción del CO_2 son, sobre todo este último, más dependientes de la densidad de flujo fotónico en el rango 400-700 nm (DRFA) que de la energía contenida en dicha radiación. Sin embargo, otros procesos como la morfogénesis, el reparto selectivo de biomasa, la síntesis hormonal, etc. dependen también del contenido de energía de la radiación, tanto o más que de la densidad de flujo fotónica en ciertos rangos (Gates, 1980). Para el presente trabajo se obtuvo una relación no aparejada entre la densidad de flujo fotónico y la energía de la radiación; probablemente dicha diferencia fue importante en la determinación de la acumulación final de biomasa.

4.1.9. CONTENIDO RELATIVO DE MATERIA SECA

El contenido relativo de materia seca (CRMS) indica la cantidad de gramos de biomasa seca por unidad de biomasa de agua presente en los tejidos. Como tal es de esperarse que, en ausencia de restricciones ambientales, dicho carácter se relacione con la cantidad de radiación incidente y el balance espectral de la misma. En el presente estudio se encontró correlación entre el CRMS y las

variables de radiación expresadas en unidades de flujo fotónico, no ocurriendo así con las variables de irradiancia.

Los contenidos relativos de materia seca se verificaron en el muestreo previo a la cosecha y al tiempo de la misma. Los promedios obtenidos en ambas ocasiones no mostraron diferencias significativas entre ellos, por lo que se utilizarán los correspondientes a la cosecha en este reporte.

La diferencia descollante en el contenido relativo de materia seca correspondió al testigo sin película, el cual mostró el valor más alto entre todos los tratamientos (Cuadro 15). Dicho promedio, de $0.078 \text{ g g agua}^{-1}$, fue mayor al de los mejores tratamientos con películas que fueron polietileno con fotocromático azul al 0.5%, con un promedio de $0.065 \text{ g g agua}^{-1}$, y polietileno con la mezcla de fotocromáticos al 0.5% con un valor medio de $0.057 \text{ g g agua}^{-1}$. A pesar de las grandes diferencias en radiación entre las películas no se detectaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en CRMS entre las plantas bajo las mismas. En el ANOVA no se detectaron diferencias significativas entre los promedios para las dos clases de resina, polietileno y polipropileno. La misma ausencia de diferencias significativas ocurrió para los tipos de aditivo fotocromático.

Al igual que lo observado en la biomasa seca por planta, el contenido relativo de materia seca se relacionó de manera definida con la integral de radiación fotosintéticamente activa (IRFA) en los tratamientos testigo que fueron las dos películas blanco, la película de PPF y el testigo sin película (Figura 12). Es decir, en ausencia de fotocromáticos la respuesta de las plantas bajo las películas se ajustaron a un modelo común, no ocurriendo así al incluir los aditivos mencionados en la formulación de las películas.

Posterior al ANOVA se realizaron las pruebas de Duncan para separación de medias. Los resultados de estas se anotan en el Cuadro 15. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

Cuadro 15. Valores medios y error estándar para el contenido relativo de materia seca en unidades de g biomasa seca (g agua)⁻¹ en la cosecha.

PE+FC	CRMS	PP+FC	CRMS
PE-BCO	0.046 ± 0.010 b	PP-BCO	0.050 ± 0.003 b
FCV 0.5%	0.043 ± 0.009 b	FCV 0.5%	0.049 ± 0.008 b
FCV 1.25%	0.035 ± 0.004 b	FCV 1.25%	0.044 ± 0.006 b
FCV 2.0%	0.044 ± 0.004 b (0.041)	FCV 2.0%	0.048 ± 0.0004 b (0.047)
FCA 0.5%	0.065 ± 0.007 ab	FCA 0.5%	0.048 ± 0.001 b
FCA 1.25%	0.046 ± 0.004 b	FCA 1.25%	0.053 ± 0.008 b
FCA 2.0%	0.043 ± 0.002 b (0.051)	FCA 2.0%	0.038 ± 0.003 b (0.046)
MFC 0.5%	0.057 ± 0.013 ab	MFC 0.5%	0.047 ± 0.002 b
MFC 1.25%	0.046 ± 0.006 b	MFC 1.25%	0.047 ± 0.004 b
MFC 2.0%	0.047 ± 0.002 b (0.050)	MFC 2.0%	0.051 ± 0.003 b (0.048)
TESTIGOS			
PPF	0.047 ± 0.005 b		
ICA	0.078 ± 0.009 a		

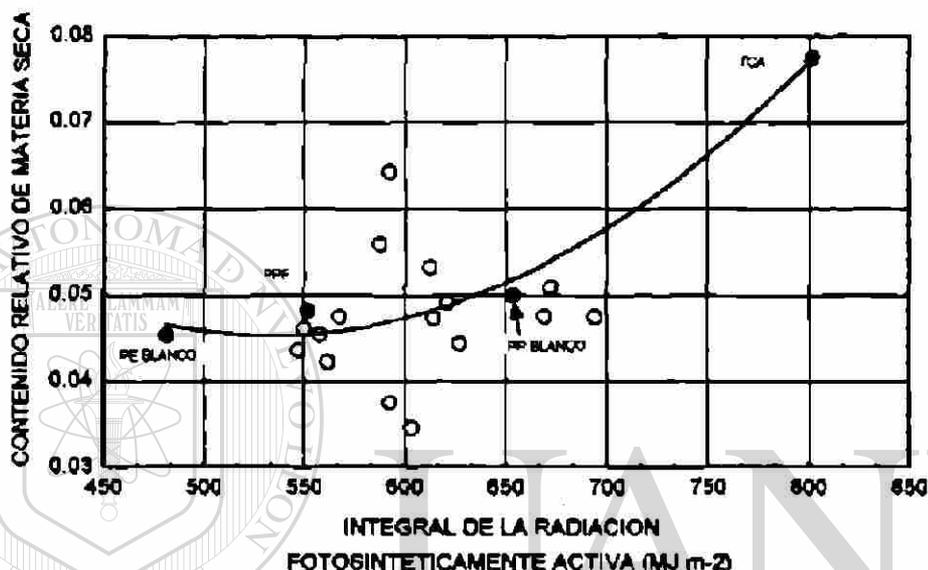
PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; ICA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a los tratamientos de polietileno y los de la derecha a los de polipropileno. Los números entre paréntesis corresponden al promedio de las tres concentraciones por clase de fotocromático.

En cuanto a las correlaciones del contenido relativo de materia seca con las restantes variables no se encontró asociación significativa con el grosor de la lámina foliar, el área foliar específica, la asimilación de CO₂ y la resistencia estomática. El contenido relativo de materia seca fue calculado considerando plantas completas, y es probable que la ausencia de correlación significativa con el área foliar específica tenga que ver con el hecho de que esta última se refiere solamente a las láminas foliares. Lo que refleja entonces la falta de correlación significativa es la diferente o tal vez independiente distribución y acumulación de biomasa seca en distintas partes de la planta. Este mismo razonamiento es aplicable al grosor de la lámina foliar.

En cuanto a la asimilación de CO₂ y la resistencia estomática la no ocurrencia de correlaciones significativas indica que, para las condiciones experimentales probadas, las actividades de hojas tomadas de manera individual no fueron el único predictor necesario para estimar el desempeño en acumulación relativa de biomasa seca. Se sabe que esta situación se

presenta cuando la planta se somete a restricciones nutricionales o hídricas (Gifford y Evans, 1981; Brooks, 1986; Evans y Terashima, 1987; Demmig *et al.*, 1988; Anderson *et al.*, 1995) que por un lado aumentan la actividad fotorespiratoria y por otra parte pueden obstaculizar el transporte de fotosintatos hacia el resto de la planta.

Figura 12. Respuesta del contenido relativo de materia seca (CRMS) en la cosecha frente a la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) en MJoules m⁻².



Los puntos marcados en negro (•) corresponden a los tratamientos testigo y los círculos (○) a los tratamientos con aditivos fotocromáticos. Para estos últimos se encontró alta dispersión que indica la variación en los caracteres espectrales bajo las películas. Para los testigos, en cambio, el contenido relativo de materia seca mostró fuerte dependencia de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa. TCA es el testigo sin película, PPF es la película comercial, PE blanco es la película de polietileno sin fotocromático y PP blanco es la película de polipropileno sin fotocromático. La ecuación de la curva se anota a continuación.

$$CRMS = 0.17 - 0.0005 (IRFA) + 4.4 \times 10^{-7} (IRFA)^2 \quad R^2 = 0.98$$

Las únicas variables con las cuales el contenido relativo de materia seca mostró correlación significativa ($p < 0.05$) fueron el número de hojas por planta ($R = 0.44$, $p = 0.05$) y la biomasa seca por planta ($R = 0.54$, $p = 0.01$). La correlación con la biomasa seca es obvia, pero resalta el valor tan bajo. Probablemente las variaciones en el ambiente espectral modificaron de tal manera el comportamiento de las plantas que estas no mostraron una relación tan definida entre la cantidad de

biomasa seca y el volumen de agua acumulado en los tejidos en el momento de la cosecha. Esta relación puede depender de cambios en el tamaño celular entre un grupo de plantas y otro así como de diferencias en la acumulación de reservas de carbohidratos en el tallo, raíces y hojas (Britz y Adamse, 1994). La diferencia en la acumulación de carbohidratos no estructurales fue encontrada en plantas de trigo bajo diferentes condiciones de manejo (datos del autor no publicados). En cuanto al número de hojas por planta la correlación con el contenido relativo de materia seca, aunque de valor bajo, pudo provenir del hecho de que ambas se correlacionaron positivamente con las variables de radiación indicadoras de mayor energía.

Considerando a las variables de radiación se encontró una relación positiva entre el contenido relativo de materia seca y las variables espectrales indicadoras de mayor cantidad de flujo de radiación y de sesgo hacia el azul. Los mayores valores del coeficiente de correlación de Spearman correspondieron al índice RRL ($R=0.55$, $p<0.01$) y a la densidad de flujo fotónico ultravioleta ($R=0.55$, $p<0.01$). Por otra parte las variables de radiación indicadoras de sesgo hacia el rojo mostraron correlación negativa con el contenido relativo de materia seca. Tal fue el caso de la variable IR/TOT ($R=-0.47$, $p=0.02$), un indicador del sesgo espectral hacia las bandas menos energéticas. En este sentido las respuestas del contenido relativo de materia seca frente a la radiación se presentaron análogas a las de la biomasa seca por planta. Por otra parte no se encontró correlación significativa entre el contenido relativo de materia seca y las variables de irradiancia espectral. Aparentemente este último hecho indica la dependencia de la acumulación relativa de biomasa respecto al proceso fotosintético ya que este mismo se correlaciona más con las variables de densidad de flujo de fotones que con las de flujo de energía.

4.1.10. PESO PROMEDIO DEL REPOLLO.

El peso promedio del repollo (PMR) es el peso fresco del conglomerado de hojas envolventes que forman la parte de la planta que se cosecha. En ese sentido es la cantidad de biomasa fresca valiosa desde el punto de vista económico. En el presente trabajo no se detectaron diferencias significativas para la biomasa fresca del repollo entre los diferentes factores incluidos en el estudio como: tipo de película, fotocromáticos y concentraciones de los aditivos. Igualmente no

se detectaron correlaciones con la irradiancia o el balance espectral, aparentemente otra serie de factores, como la temperatura, fueron determinantes en este carácter.

El peso promedio del repollo fue estimado a partir de una muestra obtenida durante la cosecha en una de las repeticiones del trabajo. Dado que se contó con los datos de una sola repetición no se realizó el análisis de varianza en el esquema de parcelas divididas seguido por las pruebas de Duncan. En vez de ello se realizó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis, con los datos de peso individual de los repollos de la muestra extraída de cada tratamiento, para verificar las diferencias entre los promedios de los factores tipo de resina con que se fabricaron las películas, clase de aditivo fotocromático y concentración del mismo (Cuadro 16). La separación de los promedios de cada tratamiento en grupos homogéneos se llevó a cabo utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973). Los datos promedio y el error estándar para el peso promedio del repollo en los diferentes tratamientos se anotan en el Cuadro 17.

Cuadro 16. Promedios y error estándar para el peso fresco promedio del repollo en gramos (PMR) en los diferentes factores experimentales: clase de resina utilizada en la fabricación de las películas, tipo de aditivo fotocromático y concentración de los mismos.

Factor	Nivel	PMR
Resina	PE	298.77 ± 20.69 a
	PP	323.15 ± 17.01 a
	PPF	412.50 ± 102.32 a
	TCA	450.0 ± 72.90 a
FC	Blanco	329.38 ± 35.13 a
	Violeta	350.37 ± 33.38 a
	Azul	295.17 ± 20.75 a
	Mezcla	281.25 ± 16.07 a
	PPF	412.50 ± 102.32 a
CONC	0	329.38 ± 35.13 a
	0.5 %	339.32 ± 23.77 a
	1.25 %	273.88 ± 18.04 a
	2.0 %	310.83 ± 31.12 a

PE=Polietileno, PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes entre sí al nivel $\alpha=0.05$.

En los análisis de varianza de Kruskal-Wallis no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ($p>0.05$) entre los promedios de los factores, por lo cual todos ellos se clasificaron

como un grupo homogéneo (Cuadro 16). Ello a pesar de verificarse diferencias tan grandes como 150 g entre el testigo sin película y la película de polietileno. En general, los errores estándar para la media fueron altos, sobre todo para el testigo sin película y la película comercial PPF, y por tal razón no se demostraron diferencias estadísticamente significativas entre los promedios.

Después de probar las diferencias entre los promedios de los factores experimentales se verificaron las diferencias entre medias de cada película, estos datos se anotan en el Cuadro 17.

Cuadro 17. Peso promedio de repollo (PMR) y error estándar de la media para cada tratamiento.

PE+FC	PMR ± EE		PP+FC	PMR ± EE	
PE BCO	445.0 ± 61.43	ab	PP BCO	313.75 ± 42.70	bc
FCV 0.5%	475.0 ± 43.30	a	FCV 0.5%	348.5 ± 43.7	bc
FCV 1.25%	243.5 ± 38.34	c	FCV 1.25%	301.25 ± 42.99	bc
FCV 2.0%	317.5 ± 45.49	bc	FCV 2.0%	416.25 ± 79.5	ab
	(345.3)			(355.3)	
FCA 0.5%	252.8 ± 23.20	c	FCA 0.5%	377.75 ± 22.86	ab
FCA 1.25%	358.0 ± 31.67	b	FCA 1.25%	205.25 ± 24.80	c
FCA 2.0%	178.5 ± 43.43	c	FCA 2.0%	393.75 ± 25.77	ab
	(263.1)			(325.6)	
MFC 0.5%	247.8 ± 39.91	bc	MFC 0.5%	350.5 ± 21.3	b
MFC 1.25%	268.5 ± 40.20	bc	MFC 1.25%	266.75 ± 32.40	bc
MFC 2.0%	296.3 ± 27.99	bc	MFC 2.0%	257.75 ± 34.40	bc
	(270.9)			(291.7)	
TESTIGOS					
PPF	412.50 ± 102.32	ab			
TCA	450.0 ± 72.89	ab			

PE=Polietileno, PP=Polipropileno, PPF=Testigo comercial, TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Las unidades son gramos de biomasa fresca por repollo.

Los mejores tratamientos fueron el de polietileno con fotocromático violeta al 0.5%, con 475 g repollo⁻¹, seguido por el testigo sin película, con 450 g repollo⁻¹, el polipropileno con fotocromático azul al 2.0%, con 416.25 g repollo⁻¹, y la película comercial PPF con 412.5 g repollo⁻¹. De nuevo es notable que el testigo sin película, con una diferencia muy grande en cantidad de radiación y en el balance espectral de la misma, presente prácticamente los mismos valores promedio observados para los mejores tratamientos con películas.

Los principales factores ambientales que se relacionan con el peso promedio del repollo son la irradiancia y el fotoperíodo los cuales promueven mayor reparto de biomasa hacia esta estructura. La temperatura así como el balance entre las temperaturas diurna/nocturna son también importantes, encontrándose que las temperaturas diurnas arriba o abajo del rango de 20° a 27° C y las temperaturas nocturnas muy bajas combinadas con alta temperatura diurna presentan efectos negativos sobre la formación del repollo (comunicación personal Agrodynamics, Inc.).

Se sabe asimismo que existe relación inversa entre la densidad de plantación y la formación del repollo. El nivel de CO₂ también llega a ser una limitante y ocurre relación positiva entre el peso medio del repollo y la concentración de CO₂ en la atmósfera hasta llegar a un punto máximo de 1000 ppm de CO₂ (comunicación personal Agrodynamics, Inc.).

El fotoperíodo fue homogéneo para todos los tratamientos, no encontrándose en el presente estudio correlación significativa entre la irradiancia y el peso del repollo, o entre el balance espectral y este último. Aparentemente de nuevo la expresión del potencial de las plantas en los diferentes ambientes espectrales se vio entorpecida por otros factores, tal vez el nivel de CO₂ que debió ser mayor o probablemente los mismos factores nutricionales ya discutidos para la biomasa seca y la asimilación de CO₂. En cuanto al factor temperatura el registro de la estación climática cercana marcó diferencias grandes entre las temperaturas máximas promedio (29° C) y las mínimas promedio (14° C) durante el período de formación de repollo, por lo cual es probable que la ausencia de diferencias entre los tratamientos obedezca en parte a este factor.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Por otra parte, dada la relación inversa entre densidad de plantación y el peso promedio del repollo es de esperarse que este carácter se vea influido por el balance RRL o por otro índice de sesgo espectral como el A/R. Sin embargo, en el presente trabajo no se encontró relación significativa del peso del repollo con estas variables. Incluso sería de esperarse relación entre la biomasa del repollo y el índice de área foliar, ya que este último se correlaciona con las respuestas al nivel de RRL en los doseles de plantas, pero dicha relación no se observó. La única variable con que se encontró correlación significativa ($p=0.039$) para el peso promedio del repollo fue el grosor foliar ($R=0.42$) el cual, a excepción de un dato que no se ajustó al conjunto, parece ser determinante para el peso del repollo. Para el grosor de la lámina foliar no se encontró tampoco relación positiva

con las restantes variables de radiación o de la planta a excepción de relación positiva pero no significativa ($p > 0.05$) con las variables de sesgo espectral hacia el azul.

4.1.11. INDICE DE COSECHA.

Esta variable adimensional representa el resultado de la canalización selectiva de biomasa hacia el repollo, es la relación entre la biomasa fresca del repollo y la biomasa fresca aérea que agrupa el mismo repollo y las hojas laterales no envolventes.

En plantas como las gramíneas o las que forman frutos el índice de cosecha se define primero por los eventos del desarrollo que determinan la diferenciación floral, después por el éxito de la polinización y fecundación, y por último por los procesos de transporte de fotosintatos que determinan el llenado de las estructuras (Galston *et al.*, 1980). Para el caso de la lechuga la cosecha se realiza sobre una estructura vegetativa en donde el índice de cosecha se define primero por un evento morfogénético, la formación de las hojas envolventes, que es controlado por factores ambientales como la radiación y la temperatura (Maroto, 1983; Ito, 1989), y posteriormente por la tasa de crecimiento, mantenida con las estructuras foliares laterales y con las reservas de carbohidratos de los tallos, ya que las hojas que forman el repollo, al igual que una estructura reproductiva, no contribuyen de forma significativa a la actividad fotosintética de la planta (Maroto, 1983).

Lo que indica entonces el índice de cosecha, independientemente de si las plantas tuvieron mayor o menor biomasa o peso de repollo, es primero la habilidad del ambiente de crecimiento en inducir la formación de hojas envolventes y, segundo, la capacidad de la planta para mantener el crecimiento de la estructura, el repollo, que funciona como poza metabólica.

Los datos para IC fueron obtenidos en la cosecha final únicamente en una de las repeticiones del trabajo y por ello la verificación de diferencias se llevó a cabo con un análisis de varianza de Kruskal-Wallis con posterior separación de medias. El criterio para clasificar dos promedios como estadísticamente no diferentes fue el traslape del rango definido por dos veces la magnitud del error estandard de la media.

Para los diferentes tipos de resina y el testigo sin película los valores promedio del índice de cosecha se encontraron significativamente diferentes ($p=0.05$) de acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis con $H(3, n=88)=7.51$. Los valores promedio se anotan en la Cuadro 18.

Cuadro 18. Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha en las diferentes clases de resina utilizada en la fabricación de las películas.

Tratamiento	Índice de cosecha
Poliétileno	0.66 ± 0.03 b
Polipropileno	0.64 ± 0.02 b
PPF	0.83 ± 0.03 a
Testigo sin película	0.65 ± 0.03 b

Los tratamientos seguidos por la misma letra no son estadísticamente diferentes considerando dos veces la magnitud del error estándar de la media. Poliétileno y polipropileno incluyen en el promedio a las películas blanco y las tratadas con aditivos fotocromáticos.

En promedio el tipo de película que mostró mejor desempeño fue la de PPF, las restantes formaron un grupo homogéneo sin diferencias entre ellos considerando el criterio de dos veces la magnitud del error estándar de la media. Para el caso de las películas de poliétileno en ellas se encontró la mayor variación, incluyendo en esos tratamientos los promedios más alto y más bajo del experimento, por ello el valor medio global no fue muy diferente al de las películas de polipropileno, en donde se encontraron valores menos contrastantes y más agrupados alrededor de la media.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

El testigo sin película mostró la característica de ser el único tratamiento en donde se encontró la formación de repollo en el 100% de las plantas aunque este hecho no se tradujo en mayor índice de cosecha. Aparentemente este hecho indica que ambos procesos, la inducción de la formación del repollo y la acumulación de biomasa por parte del mismo, no dependen de los mismos factores para su regulación.

En el ANOVA de Kruskal-Wallis para el factor fotocromáticos también se detectaron diferencias significativas ($p=0.04$) entre los tratamientos con $H(5,n=84)=9.97$. Los resultados son anotados en la Cuadro 19.

Las dos clases de películas sin fotocromáticos, PPF y los tratamientos blanco, no mostraron diferencias entre ellas considerando dos veces la magnitud del error estándar. En cambio todas aquellas en donde se incluyeron los aditivos fueron estadísticamente diferentes a la de PPF. En general los promedios globales fueron bajos a causa de los valores bajos de las películas de polipropileno. De hecho, según se aprecia en la Cuadro 20 el valor medio de la película de polietileno blanco fabricada en el CIQA no fue muy diferente a la de PPF, siendo sin embargo distinta la respuesta en las plantas bajo la película de polipropileno. A pesar de la ausencia de diferencias entre ellas las películas con el aditivo fotocromático violeta mostraron mejor desempeño que las de aditivo azul o las de la mezcla de aditivos (ver Cuadro 19).

Cuadro 19. Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha en los diferentes tipos de fotocromático.

Treatmento	Índice de cosecha
Película Blanco	0.73 ± 0.04 ab
Violeta	0.68 ± 0.04 b
Azul	0.64 ± 0.04 b
Mezcla	0.62 ± 0.03 b
PPF	0.83 ± 0.03 a

Los tratamientos seguidos por la misma letra no son estadísticamente diferentes considerando dos veces la magnitud del error estándar de la media. No se incluye el testigo sin película y los promedios agrupan los datos de polietileno y polipropileno, excepto para el caso de la película comercial PPF

Para el factor concentraciones no se observaron diferencias significativas en el índice de cosecha. Sin embargo, el valor más alto para esta variable correspondió a las películas blanco, en el nivel 0 de fotocromático, mientras que el más bajo índice de cosecha se encontró en el 2.0%, la concentración más alta de aditivo.

Posterior al ANOVA de Kruskal-Wallis se llevó a cabo una prueba global de separación de medias utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973). Los

resultados de esta se anotan en la Cuadro 20 en donde se marcan los promedios estadísticamente homogéneos para cada tratamiento.

Cuadro 20. Valores promedio y error estándar para el índice de cosecha (IC) en los diferentes tratamientos. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno.

PE+FC	Índice de cosecha	PP+FC	Índice de cosecha
PE BCO	0.79±0.03 ab	PPBC	0.68±0.02 b
FCV 0.5%	0.90±0.02 a	FCV 0.5%	0.62±0.03 bc
FCV 1.25%	0.69±0.04 b	FCV 1.25%	0.70±0.03 b
FCV 2.0%	0.65±0.07 bc	FCV 2.0%	0.53±0.02 c
FCA 0.5%	0.59±0.02 bc	FCA 0.5%	0.62±0.03 bc
FCA 1.25%	0.72±0.04 ab	FCA 1.25%	0.74±0.03 ab
FCA 2.0%	0.45±0.07 c	FCA 2.0%	0.72±0.01 b
MFC 0.5%	0.67±0.04 b	MFC 0.5%	0.65±0.01 b
MFC 1.25%	0.50±0.05 c	MFC 1.25%	0.68±0.04 b
MFC 2.0%	0.72±0.02 ab	MFC 2.0%	0.50±0.05 bc
TESTIGOS			
PPF	0.83±0.02 ab		
TCA	0.65±0.03 bc		

PE=Polietileno, PP=Polipropileno, PPF=Testigo comercial; TCA= testigo en cielo abierto. FCV= Fotocromático violeta, FCA= Fotocromático azul, MFC= Mezcla de fotocromáticos. Aquellos promedios seguidos por la misma letra no muestran diferencias significativas según la prueba de Friedman.

El valor más alto correspondió a las plantas bajo la película de polietileno con fotocromático violeta al 0.5%, con un índice de cosecha de 0.90, en segundo lugar se ubicó la película comercial PPF con un promedio de 0.83. Como ya se mencionó el promedio para la película blanco de polietileno fue mayor, aunque no estadísticamente diferente del promedio obtenido en la película blanco de polipropileno (Cuadro 20). En cuanto al testigo sin película este presentó un índice de cosecha de 0.65, ubicándose en una situación intermedia entre los distintos tratamientos.

Los valores del índice de cosecha mostraron una correlación negativa y significativa ($p<0.01$) con la biomasa seca por planta ($R=-0.51$) mientras que con el peso promedio del repollo se correlacionaron de forma positiva ($R=0.68$) y significativa ($p<0.01$). Esta última correlación es predecible ya que es razonable suponer que los procesos que inducen mayor índice de cosecha se traducen efectivamente en mayor biomasa fresca en el repollo. Por otra parte la correlación negativa

con la biomasa seca no es de esperarse si el mantenimiento y crecimiento del repollo dependen de las reservas de carbohidratos del tallo o la raíz. Aunque no se tiene información acerca de la distribución selectiva de la materia seca en el tallo y hojas laterales y envolventes, ni de los niveles de azúcares en las mismas estructuras, tal parece que la determinación del índice de cosecha depende más bien de la efectividad del transporte de fotosintatos hacia el repollo, el cual funciona como una poza metabólica.

El índice de cosecha mostró correlaciones negativas pero no significativas con las variables de radiación. Excepciones fueron la densidad de flujo fotónico rojo ($R=-0.43$) y el índice de sesgo hacia las bandas más energéticas rojo/infrarrojo ($R=-0.50$) las cuales fueron significativas ($p<0.03$).

Lo anterior significa que el índice de cosecha en promedio se vio disminuido al aumentar la intensidad de la radiación o al aumentar el sesgo de la radiación hacia las longitudes de onda más energéticas.

Por otro lado, al separar los datos del índice de cosecha por clases de resina los correspondientes al polietileno tuvieron correlación significativa ($p=0.02$) solo con el peso promedio del repollo ($R=0.72$), mientras que para las variables de radiación las correlaciones fueron negativas y no significativas ($p>0.05$). En cuanto a las películas de polipropileno la única correlación significativa ($p=0.025$) correspondió al índice espectral rojo/infrarrojo ($R=-0.70$).

4.1.12. RENDIMIENTO.

El rendimiento de biomasa fresca aérea es el peso del repollo más el de las hojas laterales. Para calcularlo se consideró el peso total de las plantas cosechadas por tratamiento, en kg m^{-2} , y se proyectó a rendimiento por hectárea en unidades de toneladas ha^{-1} .

Se encontraron diferencias marcadas en el promedio de rendimiento por hectárea en los distintos tratamientos, pero la variación interna en los tratamiento fue también apreciable y las diferencias se capitalizaron solo en tres grupos homogéneos con bastante traslape entre ellos.

El valor medio de rendimiento para las plantas bajo las películas de polietileno (49.50 ton ha⁻¹) fue prácticamente igual al obtenido bajo las películas de polipropileno (49.62 ton ha⁻¹) y no se detectaron diferencias significativas ($p>0.05$) en el ANOVA para el factor tipo de resinas. En cuanto a los tipos de fotocromáticos y concentraciones de los mismos también ocurrió ausencia de diferencias significativas, siendo en promedio las películas con fotocromático azul los mejores tratamientos, encontrando mejor resultado al combinarse con la resina de polietileno (58.80 ton ha⁻¹) que con la de polipropileno (48.48 ton ha⁻¹).

Posterior al ANOVA se realizaron las pruebas de Duncan para separación de medias. Los resultados de estas se anotan en el Cuadro 21 en donde se marcan los promedios estadísticamente homogéneos para cada tratamiento. Cabe mencionar que las pruebas de comparación contra las películas blanco, la película PPF y el testigo sin película, que se montaron fuera del diseño experimental principal, se realizaron utilizando la prueba por rangos de Friedman descrita por Hollander y Wolfe (1973).

En los tratamientos con película de polietileno se separaron tres grupos homogéneos, correspondiendo los promedios más altos a las tres concentraciones de fotocromático azul. El valor más alto correspondió al fotocromático azul al 2.0% con un rendimiento promedio de 61.76 ton ha⁻¹ (Cuadro 21). En el otro extremo el fotocromático violeta al 2.0% presentó el rendimiento más bajo con 39.06 ton ha⁻¹. El rango de variación obtenido entre estos dos tratamientos fue de 22.70 ton ha⁻¹.

Por su parte el promedio de rendimiento para la película blanco de polietileno fue de 43.33 ton ha⁻¹, valor que lo separa de los valores medios del fotocromático azul y que lo ubica en el penúltimo lugar entre los tratamientos con PE. En cuanto a la película comercial PPF el promedio de rendimiento fue de 40.67 ton ha⁻¹, colocándose en el tercer grupo homogéneo de datos, el de promedios más bajos para las películas de polietileno.

Para la película de PP se separaron dos grupos de promedios teniendo el del fotocromático violeta al 0.5% un valor medio de 57.10 toneladas ha⁻¹ y el del fotocromático violeta al 1.25% un valor promedio de 40.68 toneladas ha⁻¹, los valores más alto y bajo del conjunto de los tratamientos de polipropileno. El rango de variación en este caso fue de 16.42 toneladas ha⁻¹. Por otro lado, el

promedio para la película blanco de polipropileno fue de 48.74 ton ha⁻¹, dicho valor lo ubica en el quinto lugar entre los tratamientos de polipropileno. El rango de variación para estos promedios fue de 16.43 toneladas ha⁻¹.

Cuadro 21. Valores promedio y error estándar para el rendimiento (repollo + hojas laterales) de *Lactuca sativa* L.

PE+FC	RENDIMIENTO	PP+FC	RENDIMIENTO
PE-BCO	43.33±6.15 bc	PP-BCO	48.75±3.83 b
FCV 0.5%	51.33±3.11 ab	FCV 0.5%	57.10±6.67 a
FCV 1.25%	44.90±1.25 bc	FCV 1.25%	40.68±1.71 c
FCV 2.0%	39.06±5.32 c (45.1)	FCV 2.0%	46.89±0.61 bc (48.2)
FCA 0.5%	60.14±2.60 a	FCA 0.5%	42.61±0.76 bc
FCA 1.25%	54.51±1.26 ab	FCA 1.25%	47.05±0.39 ab
FCA 2.0%	61.76±0.96 a (58.8)	FCA 2.0%	55.77±1.48 a (48.5)
MFC 0.5%	49.26±4.59 bc	MFC 0.5%	48.08±2.64 ab
MFC 1.25%	44.68±2.67 bc	MFC 1.25%	54.74±6.52 ab
MFC 2.0%	46.01±3.41 bc (46.7)	MFC 2.0%	54.52±3.06 ab (52.4)
TESTIGOS			
PPF	40.67±2.14 c		
TCA	44.44±1.32 bc		

PE=Polietileno, PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial, TCA= testigo sin película, FCV= Fotocromático violeta, FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ($\alpha=0.05$) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del lado izquierdo corresponden a polietileno y las del lado derecho corresponden a polipropileno. Los datos se expresan en toneladas ha⁻¹.

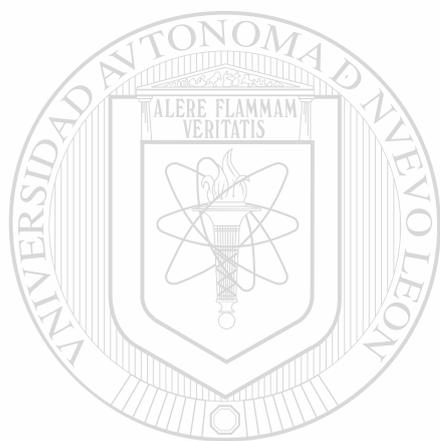
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

El testigo sin película presentó un lugar bajo entre los promedios de rendimiento con 44.44 toneladas hectárea⁻¹, siendo este valor parecido al reportado por Stephan (1979). Según este autor un rendimiento de 45 toneladas por hectárea es adecuado para un cultivo de lechugas sin repollo en invernadero con una densidad de 180,000 plantas por hectárea. En el presente trabajo el uso de las películas fotocromáticas elevó sustancialmente el rendimiento reportado incluso utilizando una densidad de plantación menor (110,000 por hectárea) lo cual indica el potencial para la aplicación de esta clase de aditivos en las películas de invernadero.

En el testigo sin película las plantas mostraron un hábito de crecimiento muy compacto, con hojas más pequeñas, repollo más compacto y porte más bajo que las plantas ubicadas bajo las

películas. Aparentemente esta respuesta en el crecimiento, al parecer dependiente de la irradiancia, fue la que determinó la menor acumulación de biomasa fresca.

No se observó correlación significativa ($p > 0.05$) entre el rendimiento y las variables de irradiancia o balance espectral, si bien los coeficientes de correlación marcaron signo positivo. Con los caracteres medidos en las plantas el rendimiento mostró correlación significativa ($p < 0.02$) con la biomasa seca por planta en la cosecha ($R = 0.59$, $p < 0.01$) y con el peso fresco promedio del repollo ($R = 0.51$, $p = 0.02$).



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN[®]
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

4.2. RESULTADOS DEL MODELO CAUSAL APLICADO AL EXPERIMENTO CON PLANTAS DE LECHUGA Y PELICULAS FOTOCROMATICAS.

Para los presentes datos experimentales el punto importante respecto a la radiación se refiere a los efectos de la densidad de flujo o irradiancia (cantidad de radiación) y del sesgo hacia el azul (calidad espectral). Un problema encontrado en los datos de radiación fue que, a pesar de la alta redundancia presente entre las variables de irradiancia y de balance espectral, ninguna de las variables de manera individual presentó un desempeño adecuado como predictor de las respuestas de la planta. De este hecho partió la construcción de las funciones canónicas de las variables de radiación generadas para los datos de asimilación de CO_2 las cuales se realizaron con doble propósito: (1) aprovechar la redundancia presente y obtener funciones lineales con buena capacidad predictiva y (2) utilizar dichos compuestos lineales en un modelo causal.

Un primer modelo causal fue construido utilizando las funciones lineales de radiación específicas de las correlaciones canónicas. Dicho modelo mostró un desempeño aceptable en las vías causales primarias y un desempeño muy pobre en las posteriores. Este hecho probablemente sea consecuencia de que las condiciones que promovieron la actividad de asimilación no aseguraron necesariamente la eficiencia de los procesos posteriores como la acumulación de biomasa y el rendimiento. En otras palabras, al parecer las variables de radiación que modifican positivamente la asimilación de CO_2 no impactan del mismo modo la productividad cuando no se tienen las condiciones adicionales que aseguren niveles adecuados en los procesos paralelos como el transporte de fotosintatos, absorción y transporte de minerales, etc

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

El primer modelo causal basado enteramente en la respuesta de la asimilación de CO_2 fue desechado y se construyó otro modelo causal alternativo utilizando las componentes principales de una serie de variables de radiación expresadas originalmente como densidad de flujo fotónico. La diferencia entre utilizar las funciones lineales de la correlación canónica y las componentes principales radica en que estas últimas engloban la variación del ambiente de radiación pero sin dirigirse a un grupo específico de variables de respuesta de la planta, es decir, simplemente se construye un compuesto lineal que describe eficientemente la variación y las correlaciones entre las variables de radiación sin tomar en cuenta las respuestas de las plantas. De esa forma se evitó el

problema de que algunas variables de respuesta de las plantas presentaron tendencias contrarias frente a la radiación y se impide además la excesiva complicación del modelo causal que ocurriría al incluir de manera individual todas las variables de radiación. El modelo causal que se conservó aparece descrito en la Figura 13 marcando las relaciones causales entre variables por medio de líneas y flechas.

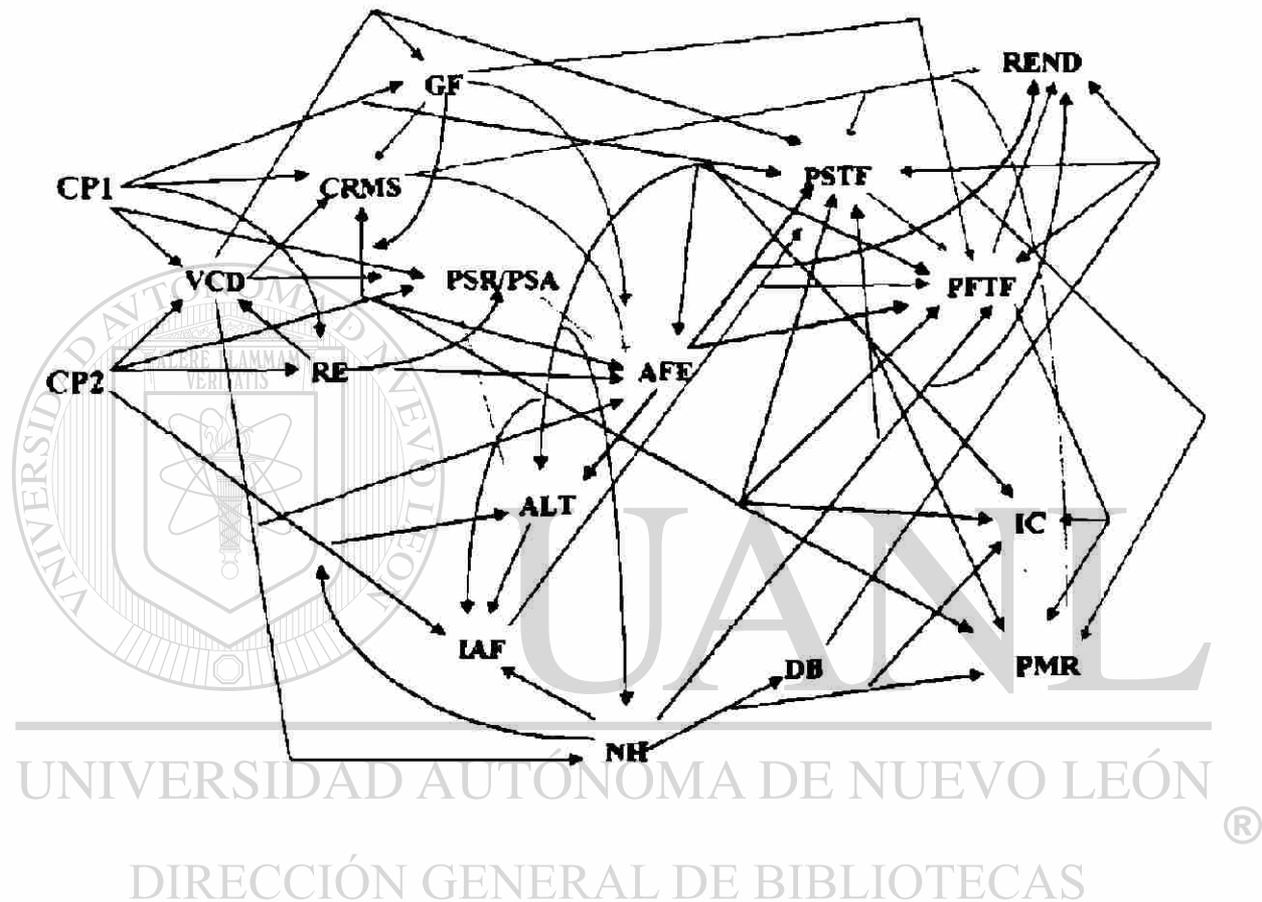


Figura 13. Conjunto de relaciones de las variables incluidas en el modelo causal. Las flechas unidireccionales (\rightarrow) indican un efecto causal directo. Las siglas que describen a cada variable se anotan en la Tabla 23.

El modelo causal se divide en tres niveles o submodelos. El nivel tres incluye variables endógenas de respuesta y depende causalmente del nivel dos y del nivel uno. El nivel dos incluye también variables endógenas pero estas son causales sobre las del nivel tres; las variables del nivel dos dependen causalmente únicamente de las variables del nivel uno, el cual incluye a las variables exógenas de radiación. El nivel uno es el agente causal primario, los *quanta* disponible para las

actividades de las plantas. El nivel dos agrupa a las estructuras de intercepción de la radiación en el dosel, equiparables a una antena, así como la capacidad de asimilación de CO₂ que es el sustrato final del potencial reductor y del ATP formado por el aparato de captación de luz. El nivel tres es la consecuencia final de los procesos metabólicos en forma de biomasa seca o fresca acumulada en forma de una planta completa o de una parte de ella que es el repollo.

4.2.1. DESCRIPCIÓN DE LOS NIVELES O SUBMODELOS DEL MODELO CAUSAL.

Nivel 1.

Variables de radiación para el modelo causal. Son las dos primeras componentes principales construidas con las siguientes variables de radiación con unidades originales de flujo fotónico: densidad de flujo fotónico total (DFFT), densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa (DFRA), densidad de flujo fotónico de radiación UV (DEFUV), densidad de flujo fotónico azul (DFFA), densidad de flujo fotónico rojo (DFFR), densidad de flujo fotónico infrarrojo (DFFIR), cociente rojo-rojo lejano (RRL) y el índice de sesgo azul/rojo (A/R). Los valores para los coeficientes de los dos primeros vectores característicos se anotan en el Cuadro 22.

Cuadro 22. Valores de los coeficientes de los dos primeros vectores característicos de las variables de radiación.

Variable	Coefficientes del primer vector característico	Coefficientes del segundo vector característico
DFFT	0.3753	-0.2847
DFRA	0.4019	-0.1147
DEFUV	0.3773	0.1859
DFFA	0.3998	0.1329
DFFR	0.3643	-0.3188
DFFIR	0.3188	-0.4548
RRL	0.3089	0.4697
A/R	0.2599	0.5698

El porcentaje de la varianza englobado por la primera componente principal fue de 75.30% mientras que para la segunda componente principal fue de 22.98%. En conjunto suman 97.98% de la varianza original lo cual es un valor alto. Un buen desempeño para las dos primeras componentes principales, como índice descriptor o resumen de la variación original, se ubica generalmente en valores de 70% ó más de la varianza originalmente presente.

El examen de los signos y magnitudes de los coeficientes de los vectores característicos se ajusta a la siguiente interpretación: el primer vector, con todos los coeficientes con signo positivo y los valores numéricos de dichos coeficientes, excepto el último, de magnitud muy parecida puede representar la cantidad molar incidente (densidad de flujo) de la radiación. El segundo vector puede representar el sesgo hacia el azul, esto es el enriquecimiento relativo del azul frente al rojo. En el segundo vector característico los coeficientes con signo positivo indican el sesgo hacia la parte más energética del espectro, lo contrario es cierto para los coeficientes con signo negativo. Como resultado se tiene que, para la primera componente principal los valores altos indican mayor cantidad de fotones incidentes por unidad de área y tiempo, y para la segunda componente principal los valores altos indican enriquecimiento relativo de azul frente al rojo, esto es, sesgo espectral hacia las bandas de menor longitud de onda.

Nivel 2.

a). Variables de asimilación de CO_2 y comportamiento estomático. Son variables endógenas que describen la actividad de asimilación de CO_2 promedio por unidad de área o de biomasa foliar, en la hora de máxima irradiancia, en forma de la función lineal obtenida en el análisis canónico (VCD) así como el comportamiento estomático (RE) asociado a esta actividad.

b). Variables de estructura del dosel y de morfología foliar. Describen la estructura de captación de la luz en las plantas en cuanto a estructura foliar y del dosel. Se incluyeron aquí el área foliar específica (AFE), el índice de área foliar (LAF), la altura de la planta (ALT), el número de hojas por planta (NH), el diámetro basal (DB) y el grosor foliar promedio en mm de la primera hoja envolvente (GF).

c). Contenido relativo de biomasa seca y reparto relativo de biomasa. Son variables que se refieren por una parte a la cantidad de materia seca en comparación con la cantidad de agua en los tejidos (CRMS), y por otro lado al cociente entre las biomásas subterránea y aérea que expresa la magnitud de la canalización selectiva de fotosintatos. Este último cociente es adimensional, mientras que el contenido relativo de materia seca tiene unidades de gramos de peso seco por cada gramo de agua en los tejidos de la planta.

Nivel 3.

Variables de acumulación de biomasa por planta, morfogénesis del repollo y de rendimiento por unidad de área. Son todas aquellas variables endógenas que describen la acumulación de biomasa fresca y seca y el reparto selectivo de la misma entre las partes cosechables y no cosechables de la planta. Aquí se incluyen el peso seco y peso fresco totales promedio por planta (PSTF y PFTF), el índice de cosecha (IC), el peso fresco promedio del repollo (PMR) y el rendimiento (REND).

4.2.2. ESTRUCTURA CAUSAL.

La suposición básica en el modelo es que la respuesta de la planta a la acción de la radiación se manifiesta de manera encadenada y jerárquica. Esto quiere decir que se tienen sistemas de causas que dependen de un sistema previo y que a su vez tienen impacto sobre otros sistemas causales.

El sistema inicial de causas (variables exógenas) son los dos compuestos lineales, las componentes principales, de las variables de radiación. Dicho sistema inicial de causas se ajustó muy bien a la estructura de los datos experimentales dentro del modelo causal. Este hecho se aprecia en lo que sigue del escrito al analizar por separado cada variable de respuesta. En dichos análisis es posible observar, para la mayoría de las variables, el buen ajuste encontrado entre los valores de las correlaciones reconstruidas a partir del modelo causal (que son los coeficientes de efecto, **EYX**) y las correlaciones experimentales realmente obtenidas.

Si bien puede parecer cuestionable utilizar dos funciones lineales de las variables de radiación en vez de una, el enfoque no carece de sentido ya que las respuestas a la calidad espectral y a la densidad de flujo de fotones son mediados por diferentes fotorreceptores que actúan de manera coordinada (Britz y Sager, 1990; Warpeha y Kaufman, 1990). Por otro lado, las mencionadas respuestas tienen diferentes umbrales de expresión en función de la calidad espectral de la radiación incidente y del estado de desarrollo de la planta que depende de la cantidad de radiación interceptada, de la temperatura y de otros factores ambientales (Frankland, 1991; Smith, 1986, 1995).

Al verificar el efecto relativo de las dos funciones lineales de las variables de radiación resaltan por un lado el hecho ya mencionado del buen ajuste entre las correlaciones experimentales y las reconstruidas por el modelo y, por otra parte, los altos valores de los residuales. Los residuales por definición son variables causales exógenas o endógenas que no fueron consideradas dentro del sistema experimental de control de variables, por lo tanto la magnitud de un residual describe la variación en las variables de respuesta no explicada por el sistema de causas propuesto que le precede.

En un modelo causal la magnitud de los residuales no es la cuestión medular, al contrario de lo que ocurre en un modelo estadístico de regresión o de correlación, en donde el enfoque se centra en la detección de las variables con mayor capacidad predictiva. En estos modelos estadísticos la magnitud relativa de los residuales se utiliza como una medida clave del desempeño del modelo, estando en segundo plano el sentido biológico causal de las relaciones entre las variables (Chanter, 1981). En cambio para un modelo causal el enfoque se centra en la proposición de una estructura causal con sentido biológico (Li, 1986) y cuya plausibilidad o carencia de ella, verificada con la reconstrucción de las correlaciones (Pedhazur, 1982), se utiliza como la medida del desempeño del modelo. En los modelos causales la magnitud de los residuales puede ser un indicativo de la presencia de una o más variables, hasta el momento no consideradas, potencialmente valiosas en el control de las variables de respuesta estudiadas.

Los residuales son altos tanto para las variables de estructura del dosel como para las de asimilación de CO₂, en el nivel 2 del sistema causal, como puede apreciarse en el Cuadro 24 para la variable canónica de asimilación de CO₂ y en el Cuadro 25 para el área foliar específica. Esto probablemente sea indicativo, dado el ajuste adecuado de la estructura del modelo causal, de la presencia de variables causales importantes que no fueron consideradas en el esquema experimental y de captura de datos. Es muy probable que a este nivel, además de las diferencias en irradiancia y calidad espectral de la radiación, hayan participado otros factores como la temperatura foliar y del suelo que pudieron resultar de los diferentes contenidos energéticos de la radiación filtrada, sobre todo considerando el infrarrojo (Frankland, 1986) o bien de diferencias en las necesidades de agua o nutrientes que se sabe resultan de las adaptaciones a distintos ambientes espectrales (Mitchell *et al.*, 1991).

Con respecto a las temperaturas foliares no se detectaron diferencias entre tratamientos pero si entre los valores promedio obtenidos a diferentes horas del día. Las temperaturas del suelo no se registraron pero es probable que hayan variado durante las primeras etapas del crecimiento, antes de que el dosel foliar alcanzara plena cobertura.

El segundo sistema causal (el nivel 2) fue propuesto como formado de dos subestructuras: (a) una de captura de CO₂ que involucra a los estomas y al sistema bioquímico de asimilación y (b) otra de captación de radiación y otros recursos ambientales de suelo y atmósfera (equiparable a una antena) que considera el reparto selectivo de la biomasa entre las partes subterráneas y el dosel aéreo así como la exploración del volumen disponible de dosel por la misma.

El hecho de considerar dos subestructuras o subsistemas separados se apoyó en la suposición de que dichas características, que representan la estructura física de exploración del volumen de dosel, por un lado, y por el otro la capacidad de captura de CO₂ por unidad de estructura activa en dicho dosel, responden de manera distinta a la radiación. De hecho la morfogénesis de los órganos de la planta y de los organelos celulares, así como la densidad y composición bioquímica de los sistemas moleculares de captura de radiación, dependen de la acción de diferentes fotoreceptores (Kasperbauer, 1988; Dedonder *et al.*, 1993) sensibles tanto a la irradiancia como a la calidad espectral. En uno y otro proceso la importancia relativa de los precursores y las moléculas activas de clorofila y carotenoides, de los fitocromos y de otros fotoreceptores, es diferente y separada en tiempo, espacio y sensibilidad relativa (Frankland, 1986; Smith, 1986, 1995).

Este segundo sistema causal está estructurado de tal manera que la forma y magnitud del sistema de captación de recursos del ambiente se encuentra supeditado al balance entre la cantidad y calidad de radiación y la actividad de asimilación de CO₂. La base para esta estructuración causal se encuentra en los estudios de Fichter *et al.* (1993) quienes demostraron que las modificaciones morfológicas y bioquímicas adaptativas asociadas a diferente cantidad o calidad espectral de la radiación son posibles de simular, incluso en ausencia de variaciones en la misma radiación, siguiendo el expediente de cambiar los niveles de expresión de RUBISCO en plantas de tabaco modificadas con secuencias antisentido de dicha proteína.

La subestructura de asimilación de CO₂ muestra una dirección causal de la resistencia estomática confluyendo hacia la variable canónica de asimilación de CO₂ (Figura 13). Si bien la teoría de la optimización (Farquhar y Sharkey, 1982) propone que la actividad estomática se encuentra supeditada a la actividad de asimilación de CO₂, en el sentido de maximizar el uso eficiente del agua por unidad de carbono asimilado, por otro lado en diferentes estudios fue demostrado que la actividad estomática puede ocurrir de manera independiente tanto de la actividad de asimilación de CO₂ del mesófilo como de la concentración interna de CO₂ en la cavidad subestomática (Zeiger y Field, 1982; Poffenroth *et al.*, 1992). Por ello, y dado que la asimilación de CO₂ no ocurre de manera independiente de la apertura estomática por la restricción física que esta impone, esta última se considera como precedente causal de la asimilación de CO₂.

El tercer sistema causal propuesto se constituyó con las variables de acumulación de biomasa y su reparto selectivo hacia el repollo. En este tercer sistema causal confluyeron los efectos causales de los sistemas de variables de radiación, de estructura del dosel y de asimilación de CO₂. El conjunto de variables incluidas en el modelo causal se anotan en el Cuadro 23.

4.2.3. MAGNITUDES DE LAS VIAS CAUSALES Y RECONSTRUCCION DE LAS CORRELACIONES.

La descripción acerca de la relación entre las diferentes variables incluidas en el modelo causal se realizó centrada en algunos caracteres clave que representan a cada uno de los subsistemas causales. A continuación se anota lo relativo a cada uno de ellos. En la descripción de los resultados tanto en el texto como en Tablas los coeficientes seguidos de un asterisco indican valores significativos al nivel $\alpha=0.05$.

4.2.3.1. VARIABLE CANONICA DE ASIMILACION DE CO₂ (VCD).

Es importante recordar que la variable canónica dependiente (VCD) construida en el análisis de correlación canónica se correlacionó negativamente con los datos originales de asimilación de CO₂. Tanto la componente principal 1 (la función lineal de irradiancia = CP1) como la componente principal 2 (la función lineal de balance espectral = CP2) se correlacionaron de manera negativa con

la actividad de asimilación de CO₂ (Figura 14). En el Cuadro 24 es apreciable que el efecto directo de la componente principal 2 ($b=0.67^*$) fue dos veces más grande que el de la componente principal 1 ($b=.3469$), es decir, al parecer fue más determinante el sesgo espectral hacia el azul que la irradiancia en definir la respuesta en asimilación de CO₂.

Cuadro 23. Variables incluidas en el modelo causal y abreviaturas de las mismas. Las subestructuras del modelo son descritas en el texto.

Subestructura	Variables	Abreviatura
Radiación	Primera y Segunda componentes principales	CP1 y CP2
Asimilación de CO ₂	Variable canónica de asimilación de CO ₂ Resistencia estomática	VCD RE
Estructura del dosel y reparto de biomasa	Cociente entre biomasa de raíz y aérea Grosor foliar Contenido relativo de materia seca Área foliar específica Altura de planta Índice de área foliar Número de hojas Diámetro basal	PSR/PSA GF CRMS AFE ALT LAF NH DB
Acumulación de biomasa	Peso seco por planta en la cosecha Peso fresco por planta en la cosecha Índice de cosecha Peso promedio del repollo Rendimiento	PSTF PFTF IC PMR REND

Por otro lado, para ambas variables se encontró un efecto positivo indirecto sobre la asimilación de CO₂ mediado probablemente por la menor resistencia estomática (RE) resultante al parecer de la mayor irradiancia y del sesgo espectral hacia el azul. En comparación con los efectos directos estos efectos indirectos tienen pequeña magnitud, siendo tres veces más grande el correspondiente a la vía causal CP2 RE VCD ($IYX=-0.1137$) que el obtenido para CP1 y RE ($IYX=-0.0342$). Este hecho se presentó como resultado de que la componente principal 2 mostró un efecto

directo negativo importante sobre RE ($b=-0.577^*$), en tanto que la componente principal mostró un efecto directo mucho menor ($b=-0.1735$).

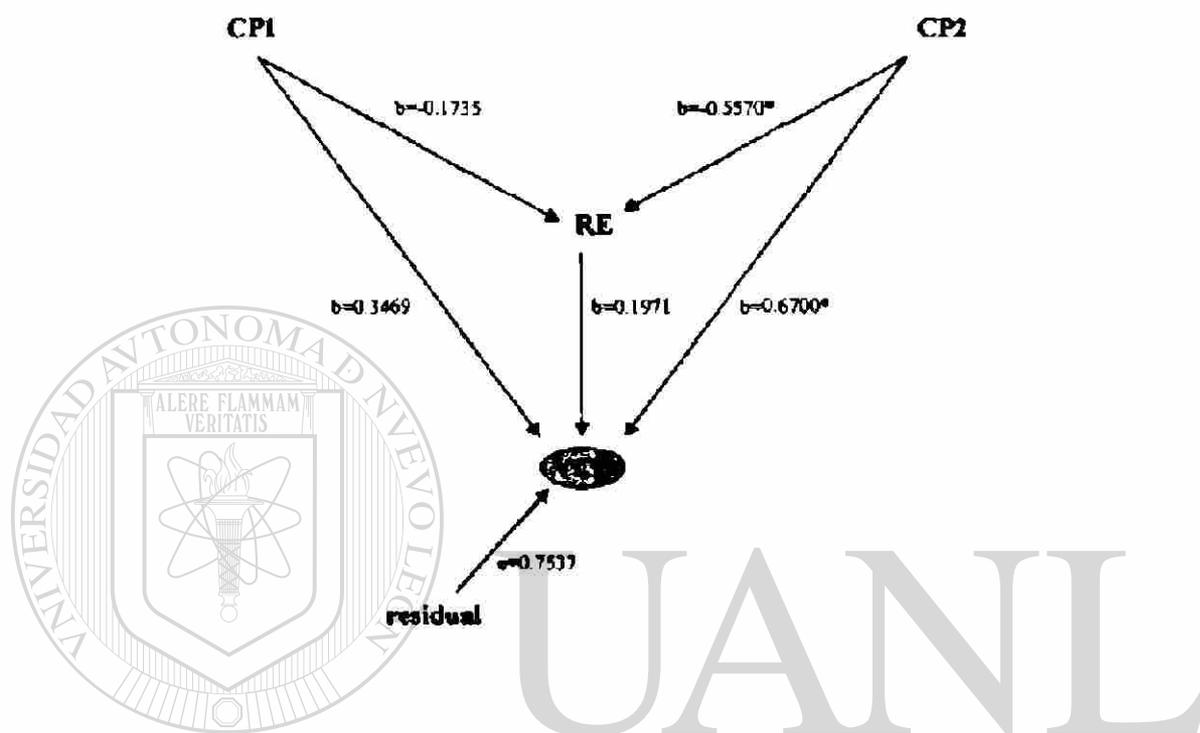


Figura 14. Diagrama causal para la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD) La resistencia estomática es RE y las componentes principales de la radiación son CPI y CP2.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Según estos resultados el efecto de la radiación sobre la asimilación de CO_2 en las plantas de lechuga tuvo una componente no estomática importante y una componente dependiente de la resistencia estomática de mucho menor magnitud. En ambos casos fue más determinante el balance espectral de la radiación que la densidad de flujo fotónico en la definición de las respuestas.

Con la información disponible es difícil explicar la relación negativa entre asimilación de CO_2 y las variables de radiación. La estructura de las relaciones entre las variables, con una correlación negativa de CPI y CP2 con el área foliar específica y la resistencia estomática pero con

una correlación positiva de la asimilación de CO₂ con el área foliar específica y negativa contra la resistencia estomática al parecer indica la presencia de alguna clase de restricción, tal vez de tipo bioquímico. Dado que el estudio se llevó a cabo en un suelo de tipo calcáreo dicha restricción probablemente se relacionó con deficiencia de algún elemento como el fósforo, el boro o el manganeso. Otra posibilidad es que la restricción proviniera de la presencia de niveles bajos de CO₂ lo cual pudo traducirse en aumento en la actividad de fotorespiración y la consecuente disminución en la actividad neta de asimilación de CO₂ frente a los niveles altos de irradiación fotosintética.

Cuadro 24. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable canónica de asimilación de CO₂.

	VCD			
	r	EYX	B	IYX
CP1	0.3127	0.3127	0.3469	-0.0342
CP2	0.5563*	0.5563	0.6700*	-0.1137
Residual			0.7537	
	r	EYY	B	IYY
RE	-0.2496	0.1971	0.1971	0

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo

IYX, IYY= efectos no directos

Las variables causales exógenas son CP1 y CP2 (las componentes principales de las variables de radiación) y la variable causal endógena es la resistencia estomática (RE).

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Los valores de los residuales fueron altos para ambas variables de respuesta. El valor residual para la variable canónica de asimilación de CO₂ fue e=0.7537 mientras que para la resistencia estomática fue e=0.7981. Dado que el modelo presentó un ajuste adecuado a los datos experimentales esta variación residual seguramente fue resultado de la acción de otras variables no controladas en el experimento.

La reconstrucción de las correlaciones (Cuadro 24) fue excelente para CP1 y CP2 versus la variable canónica de asimilación de CO₂. Para el caso de la misma variable canónica de asimilación de CO₂ versus la resistencia estomática no fue posible realizar dicha reconstrucción de manera adecuada, y por lo tanto no se comprobó numéricamente la verosimilitud de la vía causal propuesta, ya que el estimador del coeficiente del efecto directo mostró gran inestabilidad y un sesgo importante ($r=-0.2496$ contra la correlación reconstruida $EYY=0.1971$) como resultado de la presencia de casi-colinealidad en la matriz de las variables predictoras. Por otro lado, las estimaciones de los coeficientes para CP1 y CP2 versus la variable canónica de asimilación de CO₂ mostraron mucha mayor estabilidad y sesgo muy bajo según se desprende del examen de la traza de sesgo para el sistema de variables (Hoerl y Kennard, 1970).

La casi-colinealidad se presentó en diferentes sectores del modelo ocasionando estimaciones inestables en variables específicas. Una de las características de dicho problema es que puede afectar fuertemente a una o más variables mientras por otro lado perturba solo mínimamente otras variables de la misma base de datos (Stewart, 1987). Dado que es un problema endógeno a los datos su solución es difícil a menos que se incorpore más información al modelo en forma de nuevas variables o una cantidad importante de nuevos datos a las variables ya existentes. Un resultado negativo de este problema fue la imposibilidad, en el caso de las variables afectadas, de comparar la verosimilitud del modelo causal propuesto a través de la comparación entre las correlaciones experimentales y las reconstruidas.

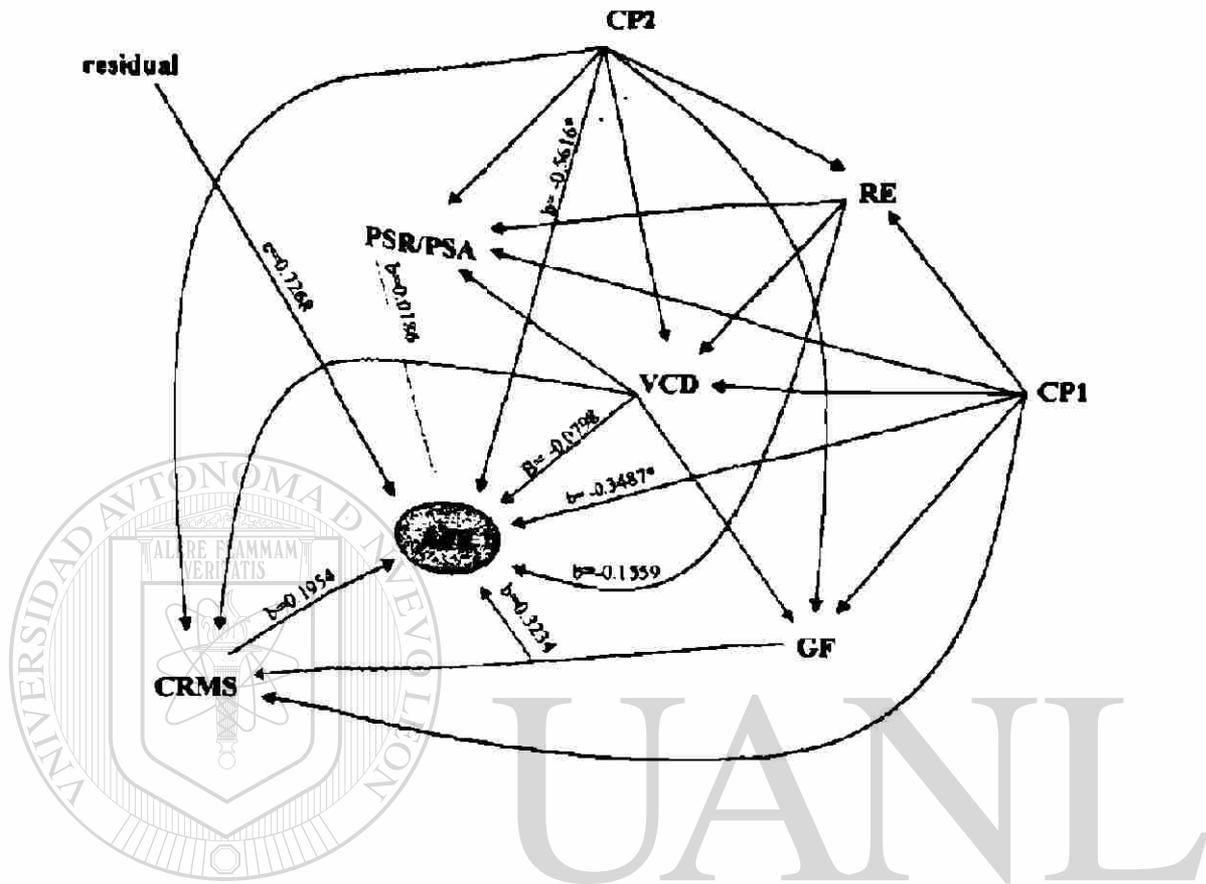
Una explicación alternativa a la presencia de estimaciones sesgadas en el sistema causal que incluye a la variable canónica de asimilación de CO₂ y a la resistencia estomática sería la ausencia de una variable intermediaria importante en la vía causal RE→VCD, situación que de hecho también puede determinar casi-colinealidad (Li, 1986). Esta situación es improbable dado el gran apoyo teórico existente respecto a la relación causal directa entre las dos variables (Zeiger, 1983). Una segunda opción es la inclusión errónea de una de las variables en la mencionada vía causal (Pedhazur, 1982; Li, 1986), es decir que no existiendo relación causal entre la resistencia estomática y la asimilación de CO₂ esta se presumiera y así se colocara en el modelo causal. Como se mencionó se dispone de mucha información que indica que si existe tal relación causal lo cual hace poco probable esta segunda opción.

4.2.3.2. AREA FOLIAR ESPECIFICA.

Las dos variables canónicas de la radiación, CP1 y CP2, se correlacionaron negativamente ($p < 0.05$) con el área foliar específica (Figura 15). Es decir, tanto la mayor irradiancia como el enriquecimiento relativo de azul respecto al rojo determinaron menor área foliar por unidad de biomasa seca siendo el efecto directo de CP2 ($b = -0.5616$) 1.6 veces mayor que el observado con CP1 ($b = -0.3487$). Por otra parte, para la variable canónica de irradiancia, CP1, se presentó un coeficiente positivo pero de escasa magnitud para el efecto indirecto; en cambio el efecto indirecto para CP2 fue positivo y de magnitud apreciable (Cuadro 25). Al parecer dicho efecto indirecto fue canalizado a través de la variable grosor foliar que presentó correlación baja pero positiva con el área foliar específica. El grosor foliar a su vez dependió positivamente de la variable canónica de balance espectral CP2.

El aumento en el área foliar como consecuencia de la disminución en la irradiancia (Allard *et al.*, 1991; Franco *et al.*, 1991), o frente al sesgo espectral hacia las bandas menos energéticas de la radiación (Kasperbauer, 1988; Bradburne *et al.*, 1989; Rajapakse *et al.*, 1992) se encuentra bien caracterizado. En el presente trabajo la respuesta de mayor magnitud correspondió al enriquecimiento relativo en azul y en segundo lugar quedó la asociada a la densidad de flujo de la radiación.

La partición de las correlaciones entre las variables endógenas causales y el área foliar específica así como la reconstrucción de dichas correlaciones se vio afectada de nuevo por la presencia de casi-colinealidad. Por ello no fue posible verificar la verosimilitud del modelo y se dispone tan solo de las magnitudes y signos de las correlaciones entre las variables. Las dos variables endógenas con mayor efecto sobre el área foliar específica fueron la variable canónica de asimilación de CO_2 ($r = -0.3763$) y el contenido relativo de materia seca ($r = 0.2701$), estas dos últimas variables por su parte presentaron un coeficiente de correlación muy cercano a cero. En otras palabras, de acuerdo al modelo causal, con mayor contenido relativo de materia seca y mayor asimilación de CO_2 se determinó una mayor área foliar por cada unidad de biomasa seca.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Figura 15. Diagrama causal para la variable área foliar específica (AFE). Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF) y el contenido relativo de materia seca (CRMS).

Cuadro 25. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable área foliar específica (AFE).

	AFE			
	R	EYX	B	ΓYX
CP1	-0.3290	-0.3290	-0.3487*	-0.0197
CP2	-0.4329*	-0.4330	-0.5616*	-0.1286
Residual			0.7268	
	R	EYY	B	ΓYY
VCD	-0.3763	-0.0233	-0.0798	0.0565
RE	0.2034	-0.1548	-0.1559	0.0011
PSR/PSA	0.2177	0.0186	0.0186	0
CRMS	-0.2701	0.1954	0.1954	0
GF	0.1815	0.3848	0.3234	0.0614

r=coeficiente de correlación (línea simple).

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

ΓYX, ΓYY= efectos indirectos.

Las variables causales exógenas son CP1 y CP2 (las componentes principales de las variables de radiación) y las variables causales endógenas son la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), la resistencia estomática (RE), el índice de reparto selectivo de biomasa entre la parte radical y el dosel aéreo (PSR/PSA), el contenido relativo de materia seca (CRMS) y el grosor foliar (GF).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

El valor del término residual asociado a la vía causal que confluye sobre el área foliar específica fue alto, con $\epsilon=0.7268$ (Cuadro 25). Por otro lado la reconstrucción de las correlaciones fue excelente para las variables canónicas de radiación CP1 y CP2. Para las restantes variables, a excepción del contenido relativo de materia seca en donde la reconstrucción fue aceptable, los resultados mostraron sesgos mayores a 0.15 unidades de correlación que fue el límite marcado como aceptable. El factor probablemente responsable de este problema fue la casi-colinealidad presente.

4.2.3.3. BIOMASA SECA POR PLANTA.

Para la biomasa seca por planta (PSTF) los efectos globales, los coeficientes de correlación de las variables canónicas de radiación presentaron signos opuestos. Fue positivo para la variable de

irradiancia, CP1, y negativo para la variable de sesgo espectral CP2 (Figura 16). A pesar de ello en ambos casos el efecto directo fue marcado como positivo (Cuadro 26), siendo tres veces mayor el de CP1 ($b=0.2778$) que el correspondiente a CP2 ($b=0.0850$). En este último caso se presentó un efecto indirecto negativo ($IYX=-0.1045$) mayor que el directo positivo que determinó el resultado global.

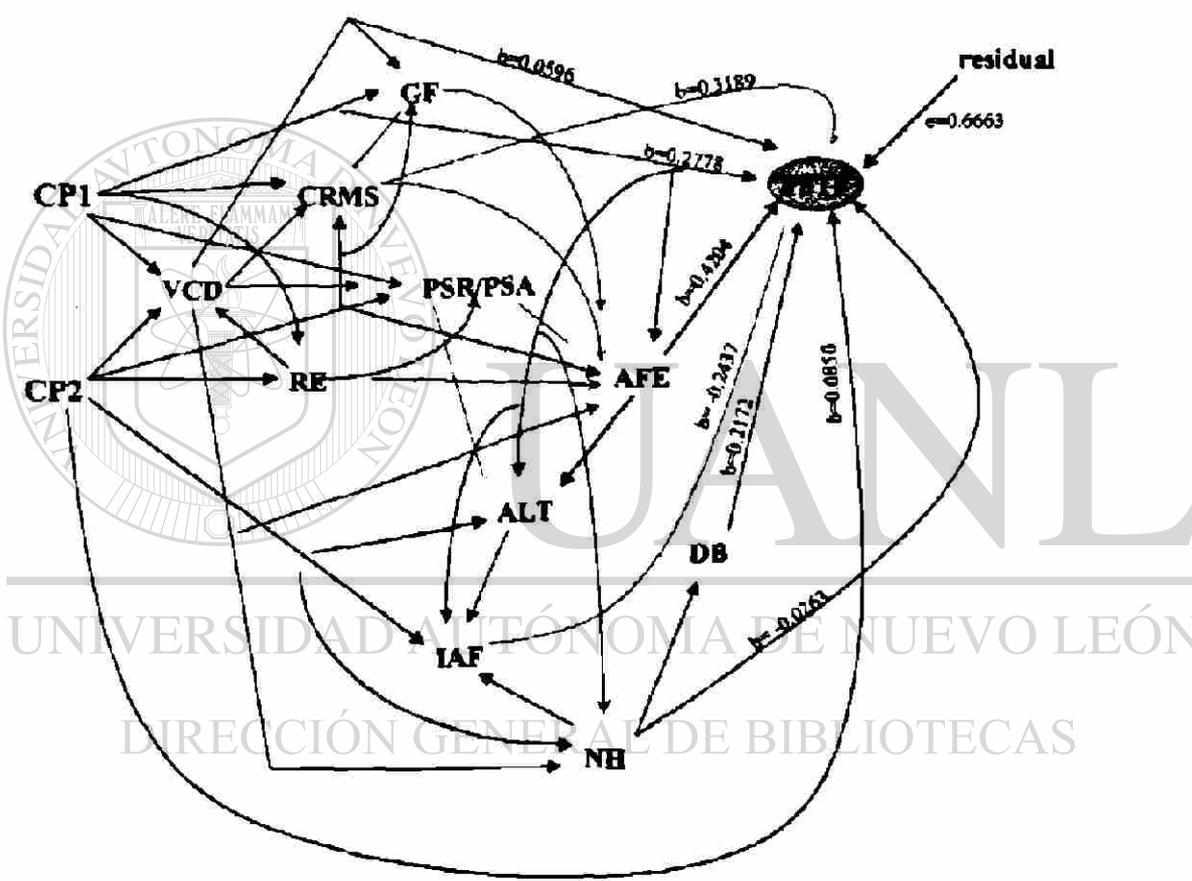


Figura 16. Diagrama causal para la variable de peso seco promedio total por planta en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF), la altura de planta (ALT), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal (DB) y el área foliar específica (AFE).

Probablemente el efecto negativo indirecto de la variable de sesgo espectral se manifestó a través del contenido relativo de materia seca que se asoció de forma negativa con el enriquecimiento en azul. Este efecto negativo tal vez tenga que ver con la habilidad de la luz azul en aumentar la tasa respiratoria (Kowallik, 1982) y la descomposición de reservas de carbohidratos no estructurales (Poffenroth, 1992) las cuales pueden determinar hasta un 40% de la biomasa seca de una hoja (Acock y Pasternak, 1986). Por otra parte, el contenido relativo de materia seca se correlacionó positivamente con CP1, la variable canónica de irradiancia.

Cuadro 26. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable biomasa seca total por planta (PSTF).

	PSTF			
	r	EYX	B	IYX
CP1	0.3150	0.2721	0.2778	-0.0057
CP2	-0.0487	-0.0192	0.0850	-0.1045
Residual			0.6663	
	r	EYY	B	IYY
VCD	0.0031	0.0220	0.0596	-0.0349
CRMS	0.6542*	0.3986	0.3189	0.0797
AFE	0.2653	0.4081	0.4204	-0.0123
IAF	-0.3360	-0.2437	-0.2437	0
NH	-0.1195	-0.0332	-0.0263	0.0595
DB	0.3104	0.2172	0.2172	0

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

Las variables causales exógenas son CP1 y CP2 (las componentes principales de las variables de radiación) y las variables causales endógenas son la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el área foliar específica (AFE), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas por planta (NH) y el diámetro basal de la corona (DB).

Si bien se carece de una evaluación completa al respecto, los efectos opuestos de la irradiancia y del sesgo espectral al azul sobre la biomasa seca pudieron relacionarse con modificaciones en la tasa respiratoria por un lado y, por otra parte con las restricciones ya descritas sobre la asimilación de CO₂ así como con cambios en la contribución relativa y la magnitud absoluta al total de la biomasa seca por parte de los carbohidratos no estructurales y los componentes minerales.

Al respecto, se ha encontrado que el área foliar específica se correlaciona negativamente con el contenido de almidones y azúcares en las hojas (Acock y Pasternak, 1986; Fichter *et al.*, 1993; Britz y Adamse, 1994; Wright *et al.*, 1994) y dado que tanto CP1 como CP2 promovieron la disminución en el área foliar específica, que en principio significa mayor cantidad de biomasa seca por unidad de área, con un efecto dominante del sesgo al azul, se esperaría entonces mayor contribución al contenido relativo de materia seca por parte de CP2 en relación con CP1. Sin embargo el efecto neto de CP2 fue negativo y el de CP1 fue positivo. Este hecho puede ser consecuencia por un lado de diferencias en el tamaño de las plantas, que disminuyó frente al sesgo al azul, y por otro lado de que el contenido relativo de materia seca, estimado en conjunto para todas las partes de la planta, no describa el comportamiento específico de la biomasa seca foliar. Un punto importante del cual se carece de información es si se presentaron diferencias en la dinámica de acumulación y uso de las reservas de carbohidratos no estructurales, dependientes de la cantidad de radiación, de la calidad espectral de la misma o de otros factores como la cantidad relativa de biomasa radical.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

El diámetro basal de la corona (DB) se asoció positivamente con la biomasa seca por planta (Cuadro 26), probablemente por la contribución del volumen del tallo al total de la biomasa seca. En cuanto al índice de área foliar (IAF), este presentó correlación negativa con la biomasa seca por planta a pesar de que, en principio, se esperaría mayor biomasa al tener mayor densidad de dosel o área foliar por unidad de área de suelo. Al parecer parte de la explicación de este hecho radica en que el índice de área foliar fue estimado utilizando un LAI-2000 de Li-cor, Inc. cuyo funcionamiento se basa en un método indirecto en donde se mide la cantidad y distribución espacial de huecos en el dosel. Para el caso de la lechuga dicho método no toma en cuenta el total de área foliar, ya que estima la cobertura de las hojas laterales y deja sin considerar la mayor parte del área

foliar presente en el repollo. Otra parte de la explicación probablemente radique en que tanto la mayor irradiancia como el mayor sesgo al azul determinaron menor altura en la planta y dicha respuesta por un lado impactó positivamente la cantidad acumulada de materia seca mientras que por el otro disminuyó el índice de área foliar.

La reconstrucción de las correlaciones entre PSTF y las variables de radiación fue adecuada, presentando una ligera tendencia a subestimar los valores de correlación. Para el caso de las restantes variables endógenas se presentó el mismo problema ya descrito anteriormente de inestabilidad en las estimaciones. A pesar de ello el resultado general fue mucho mejor que el obtenido para las anteriores variables VCD1 y AFE. El valor del residual fue alto pero no muy diferente a la contribución de la variable CRMS.

4.2.3.4. BIOMASA FRESCA POR PLANTA.

La reconstrucción de las correlaciones fue adecuada para las variables de densidad de flujo de radiación y de sesgo espectral (CP1 y CP2). Lo mismo ocurrió para el área foliar específica (AFE) y el número de hojas por planta (NH) por lo que la partición de las correlaciones para estas variables en efectos directos e indirectos es confiable (Cuadro 27). En cambio para el diámetro basal (DB) y la biomasa seca por planta (PSTF) se presentó sobreestimación de los efectos de dichas variables. Para el grosor foliar el coeficiente de efecto subestimó la magnitud de la correlación y para el índice de área foliar (IAF) se obtuvo una estimación muy sesgada. El valor observado para el residual fue bajo ($e=0.4443$).

El peso fresco total final se asoció de manera positiva con las dos variables de radiación (Figura 17), presentando la variable de sesgo espectral CP2 un coeficiente de correlación cercano a cero. Sin embargo los efectos directos e indirectos presentaron tendencias contrarias: CP1 influyó de manera directa negativamente sobre la biomasa fresca pero la pequeña magnitud del coeficiente del efecto directo ($b=-0.0954$) indica que la correlación positiva fue resultado de un efecto positivo indirecto ($IYX=0.3082$) canalizado a través de otras variables, seguramente por el efecto positivo de la variable de densidad de flujo de radiación sobre la biomasa seca. Para la variable de sesgo espectral la baja correlación positiva observada fue al parecer resultado del balance entre un efecto

directo positivo ($b=0.2224$) y uno indirecto negativo ($YX=-0.1188$). Dicho efecto indirecto negativo al parecer fue canalizado asimismo a través de la variable biomasa seca por planta y se tenga que ver también con la relación negativa entre el tamaño de las plantas y el sesgo espacial hacia el azul.

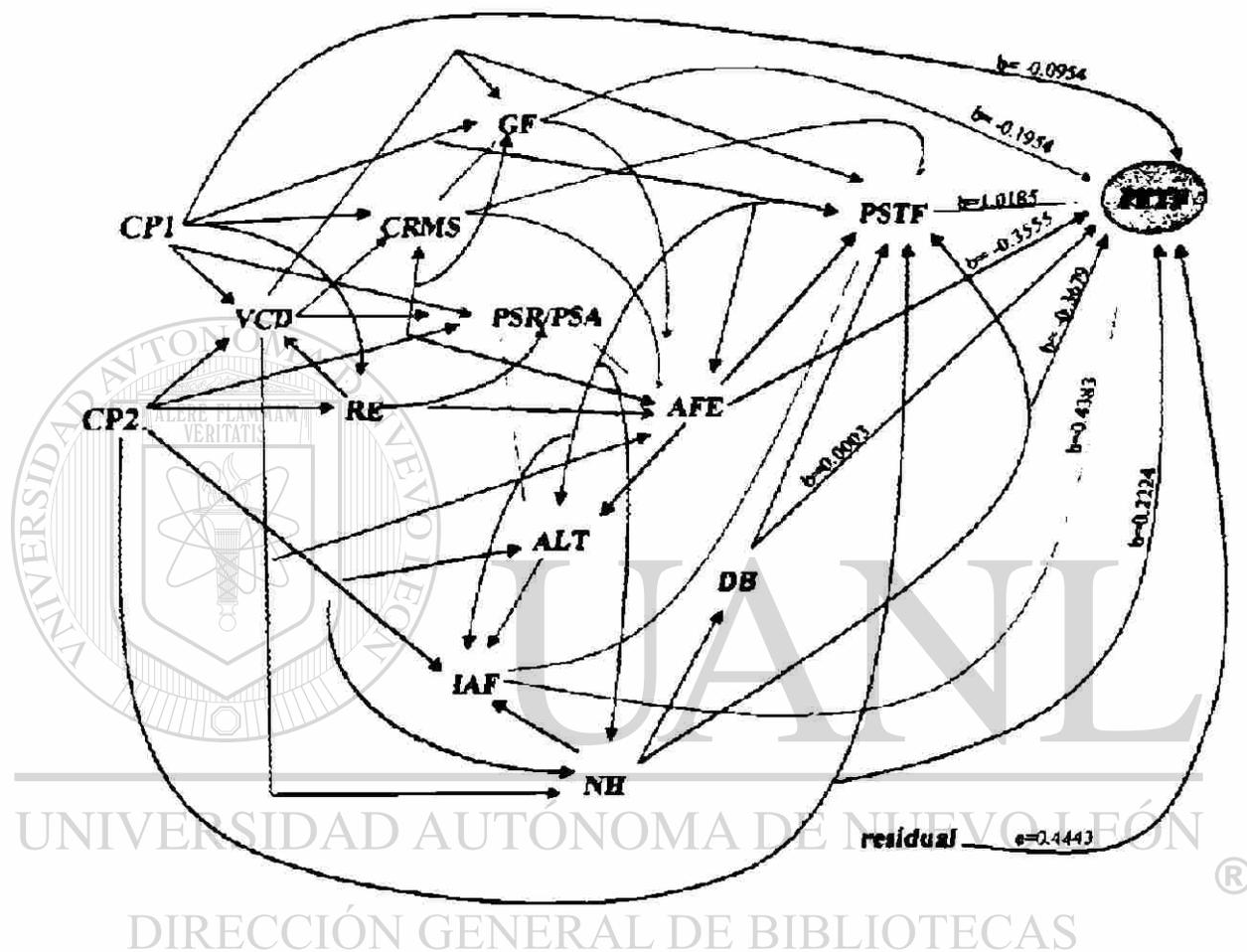


Figura 17. Diagrama causal para la variable peso fresco promedio por planta en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes terreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF), la altura de planta (ALT), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal (DB), el área foliar específica (AFE) y el peso seco total de la planta en la cosecha (PSTF).

La correlación entre la biomasa fresca y el área foliar específica fue de valor bajo y positivo (0.1011), formada por dos coeficientes con magnitud apreciable pero de signos opuestos (Cuadro 1). El área foliar específica presentó un efecto directo negativo alto ($b=-0.3555$) en combinación

con un efecto indirecto positivo y alto ($IYX=0.4378$). Al parecer el efecto directo negativo surge de la ya mencionada asociación negativa entre el área foliar específica y el tamaño de las plantas, mientras que el efecto indirecto positivo parece haber sido canalizado a través de la biomasa seca por planta así como de la mayor expansión de las hojas y de contenido de agua en los tejidos de las mismas que probablemente se obtuvo al aumentar el área foliar específica.

Cuadro 27. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable biomasa fresca total por planta (PFTF).

	PFTF			
	R	EYX	B	IYX
CP1	0.2565	0.2128	-0.0954	0.3082
CP2	0.0735	0.1036	0.2224	-0.1188
Residual			0.4443	
	R	EYY	B	IYY
AFE	0.1011	0.0823	-0.3555	0.4378
GF	-0.2306	-0.0616	-0.1954	0.1338
LAF	-0.1544	0.1901	0.4383	-0.2482
NH	-0.1549	-0.2042	-0.3679	0.1637
DB	0.1312	0.2215	0.0003	0.2212
PSTF	0.7961*	1.0185	1.0185	0

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

Las variables causales exógenas son CP1 y CP2 (las componentes principales de las variables de radiación) y las variables causales endógenas son el área foliar específica (AFE), el grosor foliar (GF), el índice de área foliar (LAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal de la corona (DB) y la biomasa seca por planta (PSTF).

La correlación entre la biomasa fresca y el número de hojas por planta fue de valor bajo y negativo ($r=-0.1549$) pero constituida de dos coeficientes de signo opuesto. El número de hojas tuvo un efecto negativo directo de valor alto ($b=-0.3679$) y un efecto indirecto positivo de valor

intermedio ($IYX=0.1637$). Este último al parecer se canalizó por medio del diámetro basal, con el cual se asoció de forma positiva.

4.2.3.5. PESO PROMEDIO DEL REPOLLO EN LA COSECHA.

La reconstrucción de las correlaciones fue adecuada para las variables exógenas de radiación (CP1 y CP2). Lo mismo ocurrió para el caso de las variables causales endógenas excepto para la biomasa fresca por planta en donde se presentó un sesgo importante en la estimación. Para las restantes variables, contenido relativo de materia seca (CRMS), grosor foliar (GF), número de hojas por planta (NH) e índice de cosecha (IC) la partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos es confiable (Cuadro 28). El valor del residual fue el más alto observado entre las variables discutidas ($e=0.8263$) lo que indica la acción importante de factores no considerados en el estudio.

El efecto global de la variable de densidad de flujo de radiación (CP1) fue negativo y cercano a cero (Figura 18). Esta variable presentó un efecto directo positivo ($b=0.0983$) que fue compensado por un efecto negativo indirecto ($IYX=-0.1264$) al parecer a través del contenido relativo de materia seca. Por otro lado el efecto de la variable de sesgo espectral ($r=0.2432$) fue positivo con ambos coeficientes, el directo y el indirecto, de signo positivo. El efecto indirecto fue casi tres veces mayor que el directo y se canalizó probablemente a través del grosor foliar y del índice de cosecha, este último fue mayor al disminuir la biomasa fresca total por planta. A su vez la biomasa fresca por planta disminuyó al aumentar el sesgo espectral hacia el azul.

Las variables endógenas dominantes fueron el índice de cosecha ($r=0.4509^*$) y el contenido relativo de materia seca ($r=-0.2635$), ambas con efectos directos importantes y efectos indirectos muy pequeños. La razón de que la correlación entre el índice de cosecha y el peso promedio del repollo no sea mayor probablemente estriba en la correlación negativa que se presentó entre la biomasa fresca por planta y el índice de cosecha. Por otro lado, el grosor foliar influyó positivamente sobre el peso promedio del repollo con un efecto directo positivo ($b=0.2189$) tres veces mayor que el indirecto negativo ($IYY=-0.0730$), este último al parecer fue dependiente de la acción negativa del grosor foliar sobre la biomasa por planta y de la acción positiva sobre el

contenido relativo de materia seca. El número de hojas por planta impactó positivamente el peso promedio del repollo con ambos efectos, el directo y el indirecto, de signo positivo. El efecto indirecto pudo ser mediado a través de la correlación positiva entre el índice de cosecha y la cantidad de estructuras foliares. Por último, el efecto negativo de la biomasa fresca por planta fue muy bajo y no particionable por problemas de estabilidad en la estimación del efecto directo.

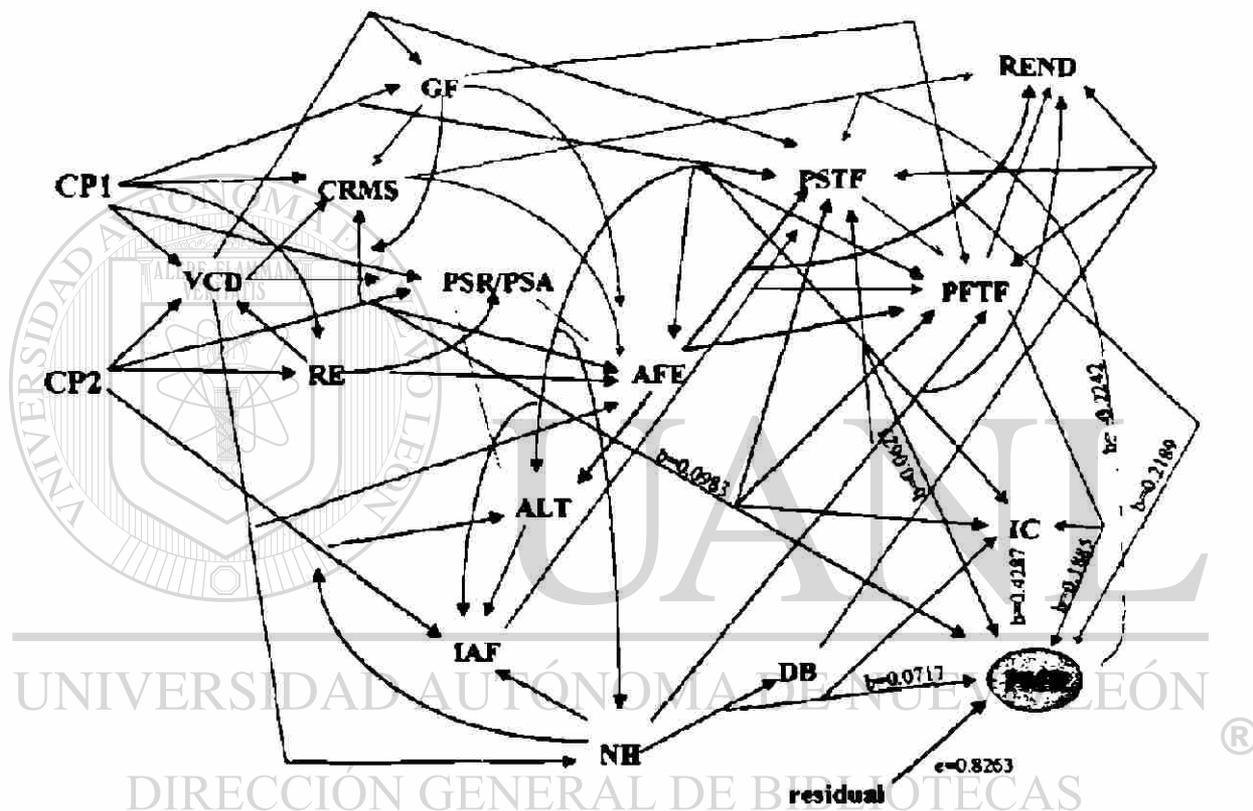


Figura 18. Diagrama causal para la variable peso fresco promedio del repollo en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF), la altura de planta (ALT), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal (DB), el área foliar específica (AFE), el peso seco total de la planta en la cosecha (PSTF), el índice de cosecha (IC) y el rendimiento (REND).

Cuadro 28. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable peso promedio del repollo en la cosecha (PMR).

PMR				
	r	EYX	B	IYX
PCA1	-0.0403	-0.0281	0.0983	-0.1264
PCA2	0.2432	0.2391	0.0625	0.1766
Residual			0.8263	
PMR				
	r	EYY	B	IYY
CRMS	-0.2635	-0.2101	-0.2242	0.0141
GF	0.1443	0.1459	0.2189	-0.0730
NH	0.1437	0.1648	0.0717	0.0931
PFTF	-0.0663	0.0414	0.1885	-0.1471
IC	0.4509*	0.4287	0.4287	0

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

Las variables causales exógenas son CP1 y CP2 (las componentes principales de las variables de radiación) y las variables causales endógenas son el contenido relativo de materia seca (CRMS), el grosor foliar (GF), el número de hojas por planta (NH), la biomasa fresca por planta (PFTF) y el índice de cosecha (IC).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

4.2.3.6. RENDIMIENTO.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

La reconstrucción de las correlaciones fue adecuada para las variables área foliar específica (AFE), número de hojas por planta (NH), diámetro basal (DB) y biomasa fresca por planta (PFTF) por lo que la partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos es confiable (Cuadro 29). Para la variable de contenido relativo de materia seca (CRMS) se obtuvo sobrestimación del coeficiente de correlación. El valor observado para el residual cayó en un rango intermedio ($e=0.6461$).

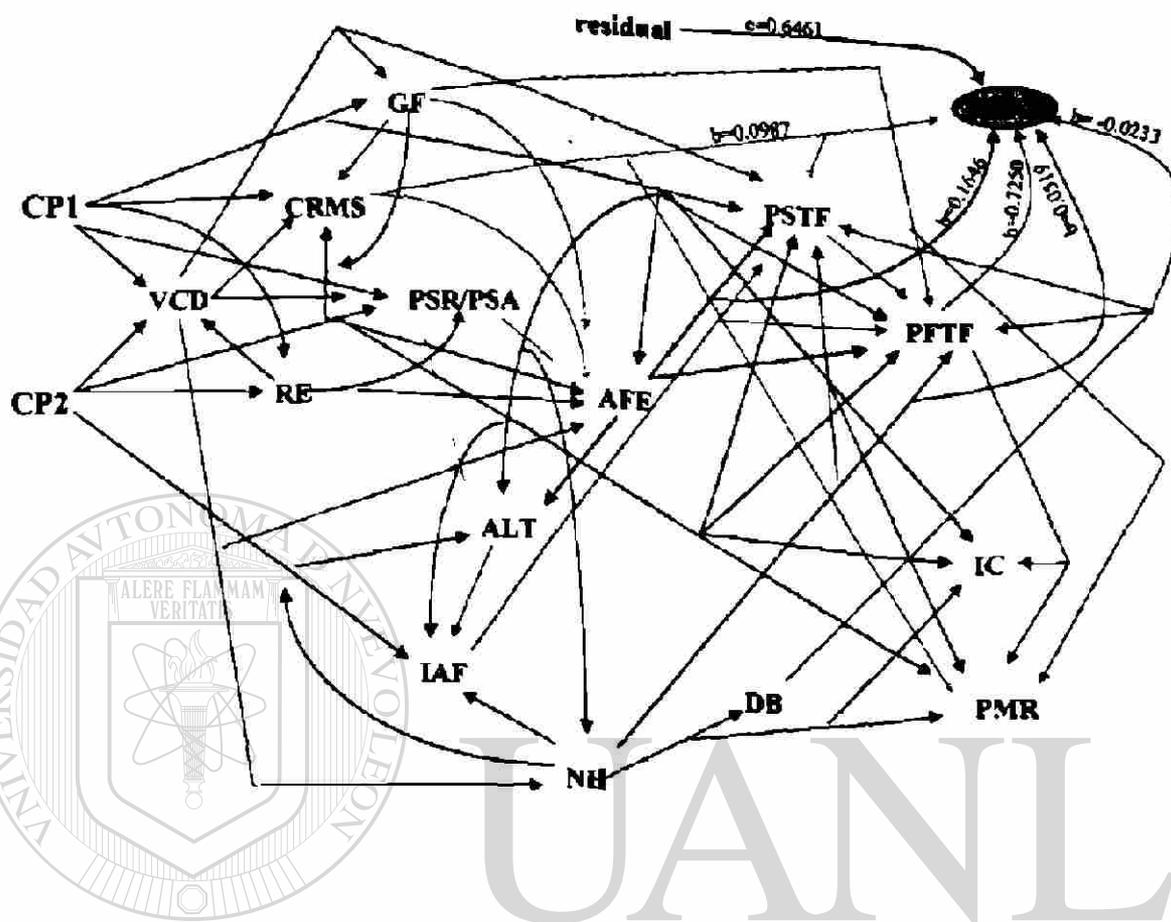


Figura 19. Diagrama causal para la variable rendimiento en toneladas por hectárea (REND). Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF), la altura de planta (ALT), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal (DB), el área foliar específica (AFE), el peso seco total de la planta en la cosecha (PSTF), el índice de cosecha (IC) y el peso promedio del repollo (PMR).

Se encontró un efecto positivo dominante ($r=0.7376^*$) del peso fresco promedio por planta sobre el rendimiento (Figura 19) lo cual es obvio ya que el rendimiento es una función del peso de las plantas, de la variación de la biomasa en la población de plantas y de la densidad de siembra. El área foliar específica mostró relación positiva, con ambas componentes (directa e indirecta) de signo positivo presentándose la primera tres veces mayor en magnitud que la segunda. El contenido

relativo de materia seca también se correlacionó positivamente con el rendimiento pero dicha correlación no fue posible particionarla dado el problema de inestabilidad en la estimación del coeficiente directo. Para el número de hojas por planta se observó correlación negativa resultante de un efecto directo positivo bajo ($b=0.0519$) y uno indirecto negativo mucho mayor ($iYY=-0.1622$). Este efecto indirecto negativo del número de hojas sobre el rendimiento fue resultado al parecer de la relación negativa de la cantidad de estructuras foliares con la biomasa fresca por planta. Por otra parte, el diámetro basal mostró correlación positiva muy baja con el rendimiento ($r=0.1092$), siendo dominante la componente indirecta ($IYY=0.1606$) que actuó aparentemente a través de la biomasa fresca promedio por planta.

Cuadro 29. Partición de las correlaciones en efectos directos e indirectos mediados por otras variables para la variable rendimiento por hectárea (REND).

REND				
	r	EYX	B	IYX
Residual			0.6461	
	r	EYY	B	IYY
CRMS	0.1845	0.3780	0.0987	0.2793
AFE	0.2446	0.2242	0.1646	0.0596
NH	-0.1549	-0.1103	0.0519	-0.1622
DB	0.1092	0.1373	-0.0233	0.1606
PFTF	0.7376*	0.7250	0.7250	0

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

Las variables causales endógenas son el contenido relativo de materia seca (CRMS), el área foliar específica (AFE), el número de hojas por planta (NH), el diámetro basal de la corona (DB) y la biomasa fresca por planta (PFTF).

4.3. EXPERIMENTO CON ESPINACA Y FILTROS DE RADIACION

En este estudio se realizaron lecturas durante fotoperiodos completos de tal forma que permitió resaltar la componente temporal de las respuestas además de las diferencias debidas a los distintos tratamientos.

4.3.1. CONCENTRACION DE MINERALES EN BASE SECA

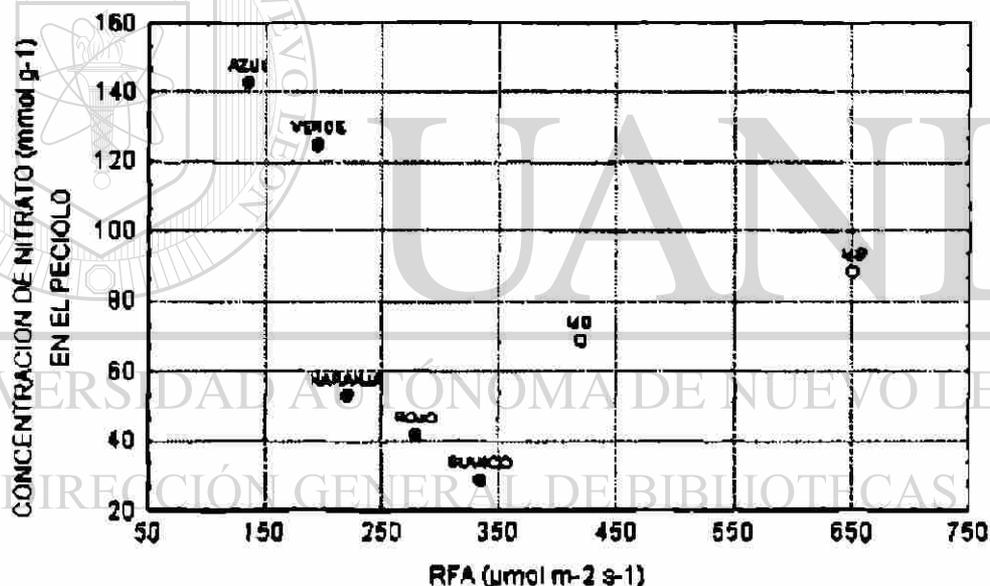
Se observaron grandes variaciones en la concentración de los diferentes elementos en los peciolos, foliolos y en el cociente de las concentraciones foliolo/pecíolo (F/P) que es un índice del reparto selectivo de cada elemento entre las dos estructuras de la hoja. No se obtuvieron correlaciones significativas ($p < 0.05$) entre los promedios o máximos de radiación fotosintéticamente activa y las concentraciones de los elementos en los foliolos, en los peciolos o con el índice F/P. Sin embargo, al separar los datos en dos grupos correspondientes a las dos clases de material utilizado (polietileno y malla sombra) se obtienen respuestas diferenciales en cada clase de material filtrante para el nitrógeno como nitrato, fósforo como fosfato, azufre, potasio y magnesio, no ocurriendo así para el caso del calcio y los microelementos. Este hecho indica que, además de la variación inducida por la irradiancia, alguna otra propiedad del ambiente de radiación como el balance espectral o la proporción de radiación difusa y radiación directa modificó las respuestas dadas por la irradiancia.

La temperatura promedio y la temperatura máxima en el dosel de las plantas bajo las películas mostró correlación baja y no significativa ($p > 0.05$) con la densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa. Lo que se observó fue el patrón normal de variación en la temperatura del aire dependiente de la hora del día (datos no mostrados), pero dicho cambio no se asoció al uso de los diferentes filtros espectrales.

Los datos para el contenido de elementos en base seca en los peciolos de las plantas de cada tratamiento se anotan en el Cuadro 30. Al separar los datos por clase de material se observó dependencia entre la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa y la concentración en los peciolos de nitrógeno, fósforo, azufre, potasio, magnesio y sodio. No se obtuvo relación con

la radiación para el calcio, hierro, cobre, zinc, manganeso y boro. Para el nitrógeno (Figura 20) la tendencia fué disminuir al incrementarse el promedio de radiación bajo los filtros de polietileno pero se observó la respuesta contraria en los filtros de malla sombra. En el caso del magnesio (Figura 21) la concentración de este elemento se asoció positivamente con el promedio de la densidad de flujo en los filtros de polietileno, siendo negativa la respuesta en los tratamientos con malla sombra. En contraparte los resultados para el fósforo, el azufre, el potasio y el sodio mostraron las mismas tendencias en los filtros de polietileno y en las mallas sombra. Para estos últimos elementos, a excepción del fósforo que mostró relación positiva con la densidad de flujo de radiación, la concentración en los peciolo disminuyó al aumentar la cantidad de radiación (ver Cuadro 30).

Figura 20. Concentración de nitrógeno (como NO_3^-) en los peciolo de las plantas de cada tratamiento. RFA es el promedio de la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas.

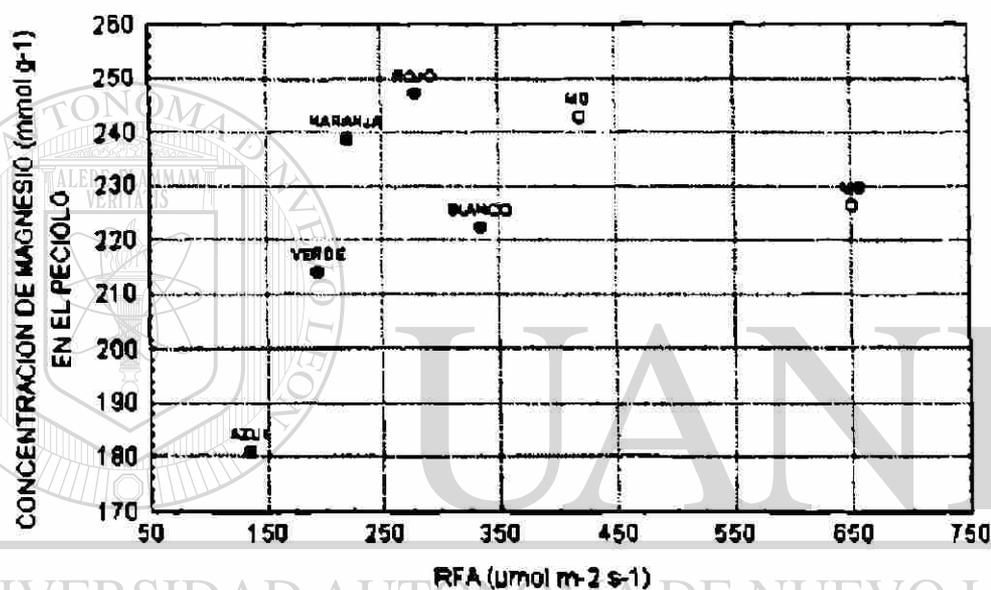


Los puntos marcados en negro (•) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (○) a los tratamientos de malla sombra.

En otras variables consideradas en el estudio también se detectó correlación con la concentración de elementos en los peciolo. La concentración de hierro en los peciolo se correlacionó negativamente ($r=-0.78$, $p=0.04$) con la temperatura promedio del dosel bajo las

películas. El nivel de cobre en los tejidos del peciolo se correlacionó positivamente ($r=0.80$, $p=0.03$) con la concentración promedio de CO_2 en el dosel al igual que con los máximos de la concentración calculada de CO_2 en el mesófilo ($r=0.83$, $p=0.02$). Estas respuestas pueden indicar un efecto negativo de la concentración del cobre sobre la asimilación de CO_2 como la reportada por Lidon y Henriques (1991) pero dicha relación no se observó directamente.

Figura 21. Concentración de magnesio en los peciolos de las plantas de cada tratamiento. RFA es el promedio de la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas.



Los puntos marcados en negro (•) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (○) a los tratamientos de malla sombra.

Se observó que la concentración de cobre afectó negativamente la acumulación de biomasa pero sin mostrar correlaciones significativas con la biomasa fresca o seca ($p>0.05$). En las variables morfológicas el diámetro del peciolo se correlacionó negativamente con la concentración de cobre en el mismo ($r=-0.79$, $p<0.05$) y esta última característica se correlacionó positivamente ($r=0.77$, $p<0.05$) con el pH promedio del extracto de los peciolos, el cual se asoció negativamente con la acumulación de biomasa y con la asimilación de CO_2 .

Cuadro 30. Concentración en milimoles por gramo de tejido seco de los diferentes elementos en los peciolos de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra.

Tratamiento	N(NO ₃ ⁻)	P	S
PE Azul	142.41	10.32	84.21
PE Verde	124.40	11.30	87.33
PE Naranja	52.51	13.96	93.36
PE Rojo	41.71	13.96	53.02
PE Blanco	28.63	16.33	43.66
MSD	68.56	12.72	77.97
MSS	88.23	13.96	68.61

Tratamiento	K	Ca	Mg
PE Azul	3094.471	74.85	180.98
PE Verde	2749.22	172.16	213.89
PE Naranja	2710.86	104.79	238.57
PE Rojo	2531.84	112.27	246.79
PE Blanco	2161.02	87.33	222.11
MSD	2723.65	84.83	242.68
MSS	2506.27	89.82	226.23

Tratamiento	Na	Fe	Cu
PE Azul	17.40	1.83	0.16
PE Verde	47.85	2.04	0.13
PE Naranja	39.15	1.22	0.14
PE Rojo	21.75	1.61	0.14
PE Blanco	4.35	1.58	0.13
MSD	47.85	2.22	0.16
MSS	34.80	1.34	0.14

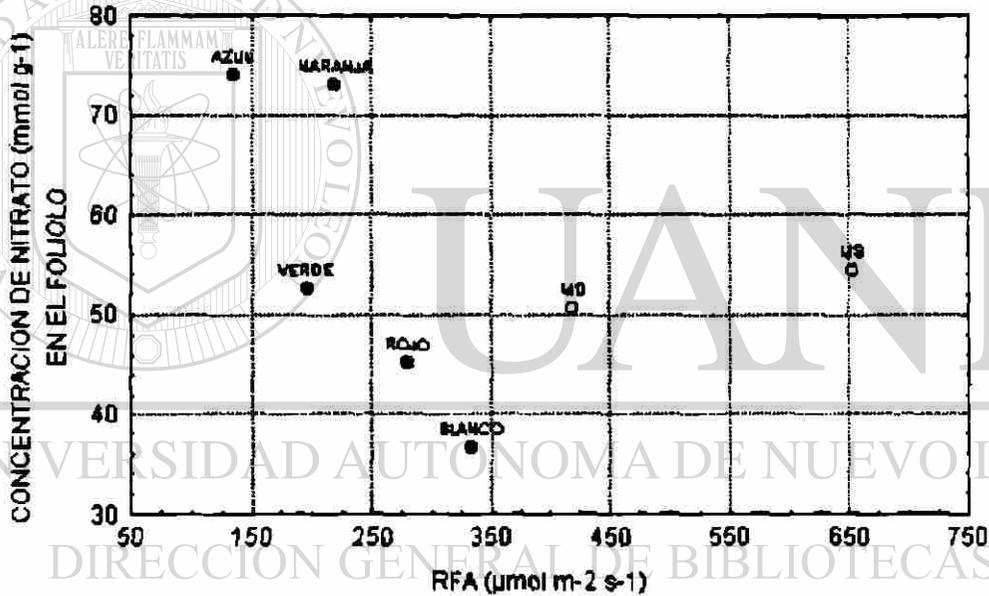
Tratamiento	Zn	Mn	B
PE Azul	0.78	0.49	3.23
PE Verde	0.69	0.71	2.59
PE Naranja	0.61	0.64	2.13
PE Rojo	0.92	0.69	4.35
PE Blanco	0.76	0.55	3.14
MSD	0.78	0.73	2.87
MSS	0.84	0.69	2.03

MSD es la malla sombra doble y MSS es la malla sombra simple. La cantidad reportada de nitrógeno es en forma de nitrato libre. Bajo cada símbolo de un elemento aparecen las concentraciones del mismo en los peciolos. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

Los datos para el contenido de elementos en base seca en los folíolos de las plantas de cada tratamiento se anotan en el Cuadro 31. Al separar los datos por clase de material se observó dependencia entre la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa y la concentración en los folíolos de nitrógeno como nitrato, fósforo como fosfato, azufre y magnesio. No se obtuvo

relación con la radiación para el potasio, calcio, sodio, hierro, cobre, zinc, manganeso y boro. Para el nitrógeno (Figura 22) la tendencia fué disminuir al incrementarse el promedio de radiación bajo los filtros de polietileno observándose sin embargo la respuesta contraria en los filtros de malla sombra. A este respecto Valenzuela *et al.* (1991) reportaron que la concentración de nitrógeno en las láminas foliares disminuyó conforme se aplicó menor densidad de flujo de radiación en plantas de *Xanthosoma sagittifolium*. Sin embargo estos autores reportaron nitrógeno total (que se correlaciona con la cantidad de proteína, sobre todo Rubisco) mientras que en el presente trabajo se reporta nitrógeno en forma de nitrato.

Figura 22. Concentración de nitrógeno (como NO_3^-) en los folíolos de las plantas de cada tratamiento. RFA es el promedio de la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas.



Los puntos marcados en negro (•) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (o) a los tratamientos de malla sombra.

En el caso del magnesio la concentración de este elemento en los folíolos se asoció negativamente con el promedio de la densidad de flujo de radiación (Figura 23) tanto en los filtros de polietileno como en los tratamientos con malla sombra. En cuanto a los resultados para el fósforo y el azufre estos mostraron las mismas tendencias en los filtros de polietileno y en las mallas

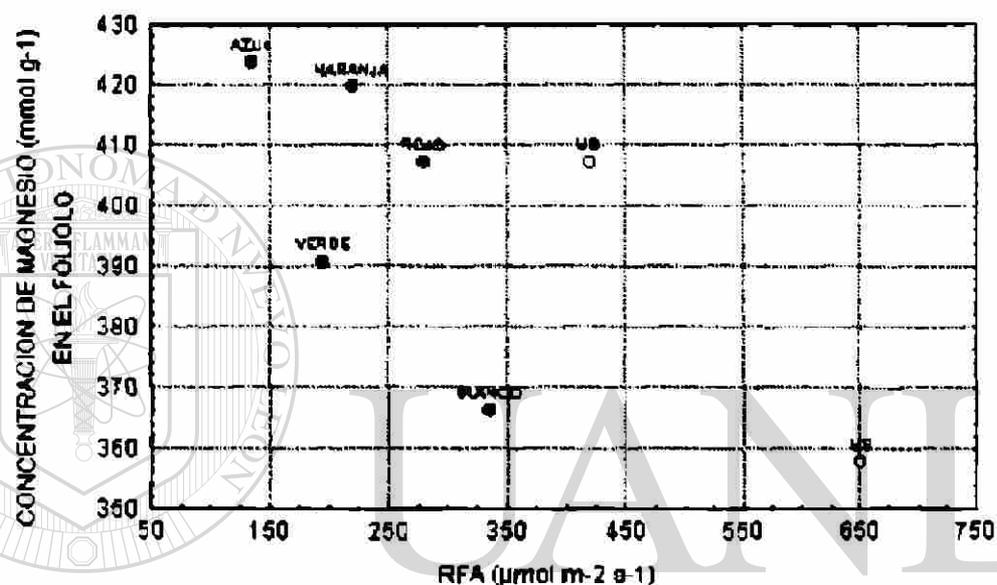
sombra. El fósforo, al contrario de lo observado en el peciolo, mostró relación negativa con la densidad de flujo de radiación. El mismo caso se presentó con la concentración de azufre en el foliolo, la cual resultó asociarse de manera positiva con la cantidad de radiación, mientras que para el peciolo la respuesta fue negativa (ver Cuadros 29 y 30).

Las concentraciones de fósforo y magnesio en los peciolos mostraron una distribución curvilínea con coeficiente de correlación múltiple de $R=0.89$ ($p<0.05$). Esta relación positiva entre fósforo y magnesio fue reportada también por Skinner y Matthews (1990) en *Vitis vinifera*. En dicha planta el transporte de magnesio hacia las estructuras foliares fue dependiente del aporte de fósforo a las raíces. En las espinacas bajo los filtros espectrales la concentración de fósforo como fosfato en los peciolos sugiere el resultado de un proceso de transporte correlacionado lineal y positivamente con la irradiancia, en cambio para el magnesio la respuesta a la irradiancia es curvilínea (Figura 21) lo cual probablemente indica una menor dependencia de la cantidad de radiación. En los foliolos, por otra parte, el fósforo y el magnesio mostraron relación negativa con la irradiancia y es probable, de acuerdo a lo reportado por Skinner y Matthews (1990), que las diferentes concentraciones del magnesio sean dependientes de las del fósforo. Es improbable que la menor cantidad de fosfato en los foliolos sea resultado de disminución en la absorción o transporte de fósforo ya que ello se reflejaría en menor asimilación de CO_2 (Brooks, 1986; Salisbury y Ross, 1992), más bien la relación negativa entre el fosfato en los foliolos y la irradiancia puede resultar de la incorporación del mismo en compuestos orgánicos como ésteres. Esta actividad se lleva a cabo con la mayor parte del fósforo transportado hacia las hojas (Salisbury y Ross, 1992) y los resultados de este estudio sugieren que dicha actividad se vea incrementada al aumentar la irradiancia.

En otras variables consideradas en el estudio también se detectó correlación con la concentración de elementos en los foliolos. El contenido de potasio mostró correlación negativa con la concentración calculada de CO_2 en el mesófilo ($r=-0.79$, $p<0.05$) lo cual indica un efecto positivo sobre la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa, sin embargo dicho efecto no fue demostrable directamente. Dicha relación positiva del potasio con la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa fue reportado por Patil *et al.* (1987) en *Nicotiana tabacum*. Por otra parte, la concentración de magnesio en los foliolos se correlacionó negativamente con la biomasa de la raíz ($r=-0.86$, $p<0.05$), con el reparto selectivo de biomasa hacia la raíz ($r=-0.93$, $p<0.01$) y con el

diámetro del peciolo ($r=-0.80$, $p<0.05$), dichas respuestas fueron contrarias respecto a lo observado para la concentración de magnesio en los peciolos. Para el caso del cobre las correlaciones con las variables de acumulación de biomasa tuvieron signo negativo, al igual que para los peciolos, pero todas ellas fueron no significativas ($p>0.05$).

Figura 23. Concentración de magnesio en los folíolos de las plantas de cada tratamiento. RFA es el promedio de la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas.



Los puntos marcados en negro (■) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (○) a los tratamientos de malla sombra.

Otros casos de respuestas de signo opuesto entre folíolos y peciolos se presentaron para el fósforo y el azufre. En el caso del fósforo la concentración de este elemento en el peciolo se correlacionó positivamente con la asimilación de CO_2 y la biomasa de las plantas, la correlación en cambio fue negativa para la concentración de fósforo en el folíolo. En el azufre la concentración en el folíolo se correlacionó positivamente con la biomasa y la asimilación de CO_2 , pero dicha correlación fue negativa para la concentración en el peciolo.

Los datos para el cociente de concentraciones foliolo/peciolo en las plantas bajo las películas se anotan en el Cuadro 32. Al separar los datos por clase de material se observó dependencia entre la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa y el valor del cociente foliolo/peciolo para el fósforo, el azufre, el potasio, el magnesio y el zinc. No se obtuvo respuesta respecto a los niveles de radiación para el nitrógeno, calcio, sodio, hierro, cobre, manganeso y boro.

Cuadro 31. Concentración en milimoles por gramo de tejido seco de diferentes elementos en los foliolos de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra.

Tratamiento	N(NO ₃ ⁻)	P	S
PE Azul	74.03	14.91	99.80
PE Verde	52.51	11.50	130.99
PE Naranja	72.91	13.64	106.04
PE Rojo	45.20	13.95	137.25
PE Blanco	36.64	12.14	121.63
MSD	50.65	18.89	102.91
MSS	34.41	14.59	121.63

Tratamiento	K	Ca	Mg
PE Azul	2531.84	284.43	423.66
PE Verde	2416.76	281.94	390.73
PE Naranja	2582.99	314.37	419.55
PE Rojo	2762.01	289.42	407.21
PE Blanco	2519.05	274.45	366.07
MSD	2634.14	264.47	407.21
MSS	2621.35	281.94	357.83

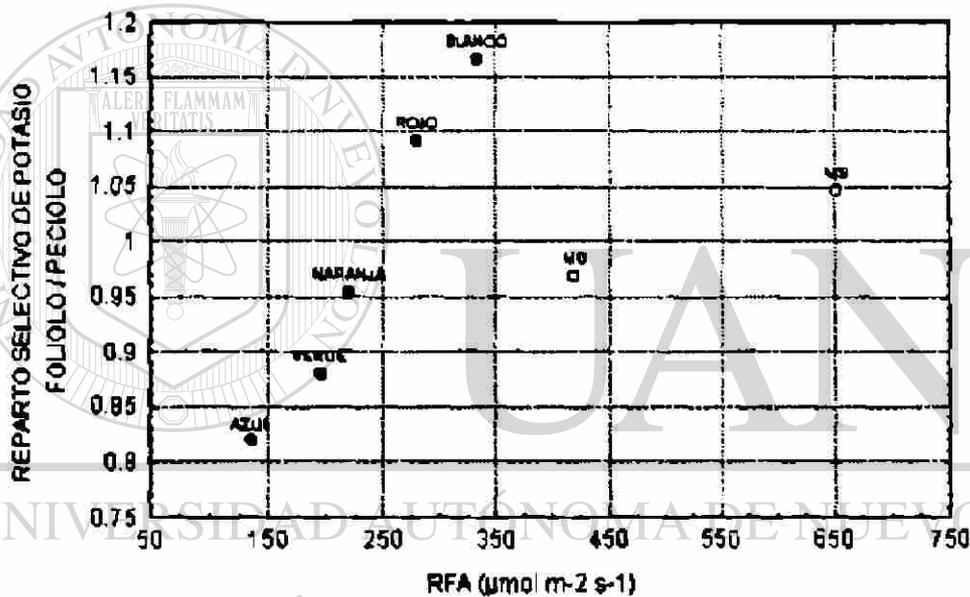
Tratamiento	Na	Fe	Cu
PE Azul	121.79	4.48	0.27
PE Verde	78.30	3.04	0.27
PE Naranja	69.60	3.22	0.24
PE Rojo	86.99	2.65	0.25
PE Blanco	82.65	3.94	0.24
MSD	100.04	3.47	0.24
MSS	82.65	3.10	0.25

Tratamiento	Zn	Mn	B
PE Azul	1.25	2.00	4.81
PE Verde	1.01	2.33	5.18
PE Naranja	1.12	2.40	5.18
PE Rojo	1.73	2.49	6.57
PE Blanco	1.65	2.11	3.51
MSD	1.32	2.53	3.61
MSS	1.41	2.26	4.07

MSD es la malla sombra doble y MSS es la malla sombra simple. La cantidad reportada de nitrógeno es en forma de nitrato libre. Bajo cada símbolo de un elemento aparecen las concentraciones del mismo en los folíolos. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menos (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

Para el azufre, el potasio (Figura 24) y el zinc la tendencia fué aumentar el índice foliolo/peciolo al incrementarse el promedio de radiación bajo los filtros espectrales. Se observó la tendencia contraria para el fósforo y el magnesio en donde el índice del contenido relativo del elemento foliolo/peciolo disminuyó al aumentar la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa. En todos los casos la tendencia de la respuesta observada en los filtros de polietileno fue la misma obtenida en las mallas sombra.

Figura 24. Valores del índice de las concentraciones de potasio en el foliolo y peciolo en las plantas de cada tratamiento. RFA es el promedio de la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas.



Los puntos marcados en negro (●) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (○) a los tratamientos de malla sombra.

En otras variables consideradas en el estudio también se detectó correlación con el índice foliolo/peciolo. Los valores de este índice para el fósforo y el magnesio resultaron correlacionados negativamente con todas las variables de productividad. La correlación para el caso del índice del magnesio fue de $r=-0.76$ ($p<0.05$) con la biomasa seca total y de $r=-0.85$ ($p<0.05$) con la asimilación de CO_2 . Por otro lado, el índice foliolo/peciolo para los elementos azufre ($r=0.76$, $p<0.05$) y potasio

($r=0.82$, $p<0.05$) se correlacionó positivamente con el reparto selectivo de biomasa entre la raíz y las partes aéreas. Adicionalmente el índice foliolo/peciolo para el azufre se correlacionó positivamente con el diámetro del peciolo ($r=0.76$, $p<0.05$).

Cuadro 32. Cociente de las concentraciones en milimoles por gramo de tejido seco de diferentes elementos en los peciolo y foliolo (foliolo/peciolo) de las plantas de espinaca bajo las películas de polietileno y malla sombra.

Tratamiento	N(NO ₃ ⁻)	P	S
PE Azul	0.52	1.45	1.19
PE Verde	0.42	1.38	1.50
PE Naranja	1.39	0.98	1.13
PE Rojo	1.08	1.00	2.59
PE Blanco	1.28	0.73	2.79
MSD	0.74	1.25	1.32
MSS	0.62	1.05	1.77

Tratamiento	K	Ca	Mg
PE Azul	0.82	3.80	2.34
PE Verde	0.88	1.64	1.83
PE Naranja	0.95	3.00	1.76
PE Rojo	1.09	2.58	1.65
PE Blanco	1.17	3.14	1.65
MSD	0.97	3.12	1.68
MSS	1.05	3.14	1.58

Tratamiento	Na	Fe	Cu
PE Azul	7.00	2.45	1.70
PE Verde	1.64	1.49	2.13
PE Naranja	1.78	2.65	1.67
PE Rojo	4.00	1.64	1.78
PE Blanco	19.00	2.50	1.88
MSD	2.09	1.57	1.50
MSS	2.38	2.31	1.78

Tratamiento	Zn	Mn	B
PE Azul	1.61	4.07	1.49
PE Verde	1.47	3.28	2.00
PE Naranja	1.83	3.77	2.44
PE Rojo	1.88	3.61	1.51
PE Blanco	2.16	3.87	1.12
MSD	1.69	3.48	1.26
MSS	1.67	3.26	2.00

MSD es la malla sombra doble y MSS es la malla sombra simple. La cantidad reportada de nitrógeno es en forma de nitrato libre. Bajo cada símbolo de un elemento aparece el cociente de las concentraciones (foliolo/peciolo). El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

Para el caso del cobre se detectó correlación alta y significativa ($p < 0.05$) con la longitud del peciolo ($r = 0.81$) y con el área foliar individual ($r = 0.82$), es decir la mayor acumulación relativa de cobre en los folíolos respecto a los peciolos se asoció con las variables morfológicas inversamente correlacionadas con la irradiancia, la asimilación de CO_2 y la productividad. En diferentes estudios como el de Lidon y Henriques (1991), Uzunova (1990) y Gaina y Silli (1973) se reporta la presencia de óptimos de concentración de cobre en los tejidos de las plantas. De acuerdo a los resultados del presente trabajo las diferentes condiciones ambientales no solo influyen sobre la concentración en la planta de un cierto elemento como el cobre o el magnesio, también se modifica la concentración relativa de dichos elementos entre diferentes tejidos. Esta tendencia se observa también en plantas a campo abierto en diferentes tipos de suelo o distintos niveles de fertilización (datos del autor no publicados) y fue reportada para el caso del calcio por Chiu y Bould (1976) pero no se tienen antecedentes de que se vea modificada en diferentes ambientes de radiación.

4.3.2. RELACION ENTRE LA DINAMICA TEMPORAL DE LA RADIACION Y ASIMILACION DE CO_2 Y LAS DE LOS CARACTERES MEDIDOS EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO

Los valores registrados para los caracteres bioquímicos de los extractos de peciolos mostraron variación dinámica que se correlacionó asimismo con la dinámica de asimilación de CO_2 y con la dinámica de la densidad de flujo fónico de la radiación fotosintéticamente activa bajo las películas. Para el total de datos obtenidos en el fotoperíodo completo se calcularon los promedios y su error estándar y se marcaron los valores máximo y mínimo observados. Estos datos se correlacionaron con la biomasa de las plantas y con la morfología foliar de las mismas.

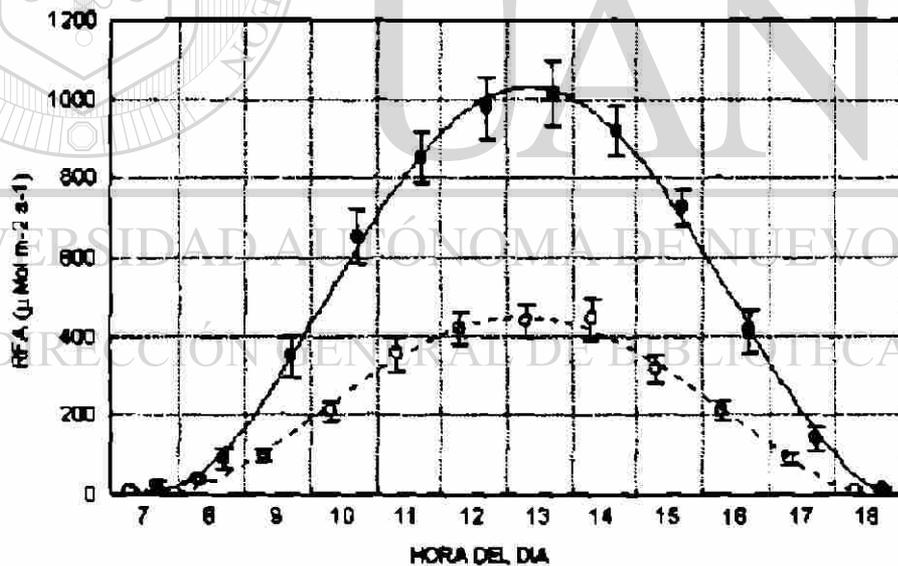
Por otro lado, las características de transmisión así como la cantidad de radiación transmitida fueron diferentes para cada material. En las películas de polietileno la radiación transmitida tuvo una componente difusa muy importante y la cantidad de radiación transmitida fue menor en comparación con las mallas sombra. Para estas últimas la componente difusa de la radiación fue menor. Considerando este hecho, y para propósitos de comparación gráfica, se promediaron los datos para los cinco tratamientos de películas de polietileno (PE) y se contrastaron contra los promedios de los dos tratamientos con malla sombra (MS). En cuanto a las análisis de

varianza y presentación de los promedios numéricos se mantuvo la separación entre todos los tratamientos.

4.3.2.1. RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA

A lo largo del día la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) mostró un comportamiento sinusoidal. Los valores promedio de densidad de flujo de la radiación observados para los filtros de malta sombra fueron mucho mayores que los promedios observados para los filtros de PE de color (Figura 25). Los valores máximos de radiación fotosintéticamente activa que pueden verse en dicha Figura y en el Cuadro 33 son bajos en comparación con los valores de la radiación incidente antes de ser filtrada, que alcanzan niveles de $2100 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de RFA.

Figura 25. Variación en la densidad de flujo fotónico total de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) bajo las películas.



Los datos se encuentran expresados en unidades de $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malta sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

Se observaron diferencias importantes entre los valores promedio y máximos de la radiación fotosintéticamente activa en los diferentes tratamientos (Cuadro 33). El rango de variación fue amplio, entre 241.70 y 1238.5 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondiendo el mínimo al polietileno azul y el máximo a la malla sombra simple. Dicha variación mostró correlaciones significativas ($p < 0.05$) con las respuestas de asimilación de CO_2 , con los caracteres bioquímicos del extracto del peciolo, con la biomasa de las plantas pero no con la concentración de minerales en base seca. Para estos últimos, sin embargo, se encontró que el nivel de hierro en los peciolos disminuyó al aumentar la temperatura diurna promedio del dosel ($r = -0.78$, $p < 0.05$) si bien no se detectó relación consistente entre la temperatura promedio y la irradiancia. En el caso del contenido de hierro en folíolos o peciolos no se encontró correlación significativa ($p > 0.05$) con ninguno de los parámetros estudiados en las plantas a excepción del hierro en folíolos con la concentración de manganeso en los folíolos ($r = -0.79$, $p < 0.05$) y con la de magnesio en los peciolos ($r = -0.76$, $p < 0.05$) (ver Figura 21).

Cuadro 33. Valores promedio y máximos de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y de asimilación de CO_2 (A) para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	RFA _a	RFA _{max}	A_o	A_{max}
PE azul	135.59	241.70	3.92	7.17
PE verde	195.56	434.05	6.46	13.92
PE naranja	220.30	423.95	6.93	12.24
PE rojo	280.40	529.50	8.49	15.85
PE blanco	334.32	684.10	8.65	13.43
MSD	419.98	815.45	9.80	19.28
MSS	651.85	1238.5	12.28	23.26

Las unidades para RFA son $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fotones y para A son $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO_2 . RFA_a y RFA_{max} son la radiación fotosintéticamente activa promedio y máxima, respectivamente. A_o y A_{max} por su parte son los valores de asimilación de CO_2 promedio y máximo, respectivamente.

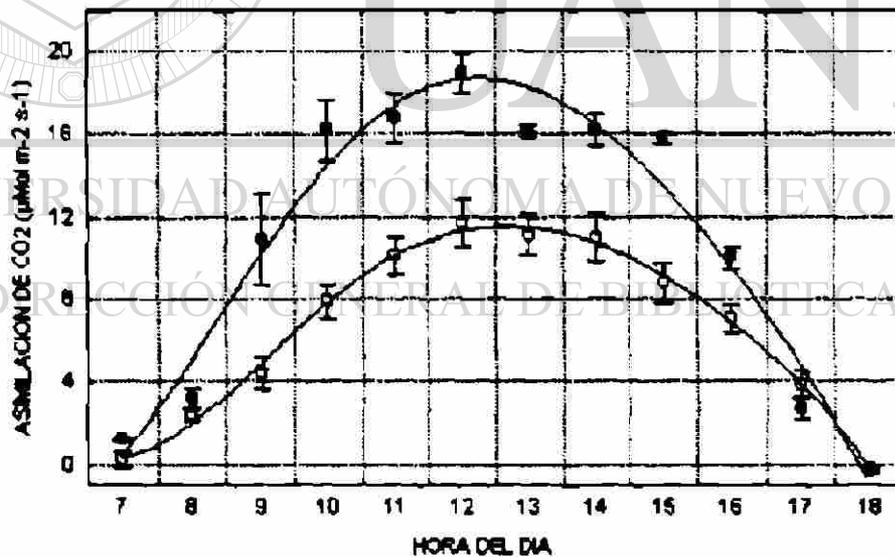
4.3.2.2. ASIMILACION DE CO_2 .

La dinámica de la asimilación de CO_2 (A) se relacionó estrechamente con la de la radiación. Para ambas clases de material filtrante, polietileno y malla sombra, los máximos de A durante el día se presentaron en presencia de los máximos de radiación entre las 10:00 y las 12:00 hrs. A partir de esa hora se observa, sobre todo para los tratamientos de malla sombra, la presencia de una meseta

en los datos que se mantiene hasta las 15:00 hrs para después iniciar una caída en los valores que se relaciona con la disminución en los niveles de radiación (Figura 26).

Para los datos obtenidos llaman la atención dos cuestiones, la primera es que la distribución de los datos promedio de asimilación no es simétrica. Durante la mañana, antes de tener los valores máximos de radiación, se alcanzan muy rápidamente niveles altos de asimilación de CO_2 , dicha tendencia cambia entre las 10:00 y las 11:00, punto en que comienza una estabilización y posterior pequeña disminución cuando se alcanzan los niveles máximos de radiación. Una explicación probable es que se relacione con la acumulación de almidón foliar que alcanza su nivel máximo entre las 12.00 y las 14:00 horas, según se revela por medio de tinción de cortes de tejido foliar con solución de yodo. Esta misma respuesta fue descrita por Servaites *et al.* (1989) en *Beta vulgaris* creciendo bajo condiciones controladas.

Figura 26. Distribución a lo largo del día de los promedios de asimilación de CO_2 en hojas individuales de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los puntos marcados en negro (*) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (o) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

La segunda cuestión a referirse, independiente de las diferencias entre los valores de asimilación de CO_2 entre las películas de polietileno y las mallas sombra, es la presencia en ambas de la asimetría descrita en el párrafo anterior y la diferencia en la magnitud de la misma. Se observa tanto para los tratamientos de polietileno, con niveles bajos de densidad de flujo de radiación, y se observa en los tratamientos de malla sombra con mayor irradiancia. La magnitud de la asimetría depende del nivel de radiación, como se aprecia para los datos presentados en la Figura 26, ya que además dicha respuesta se observa con mayor magnitud en otras especies de plantas en campo abierto con radiación solar natural (datos del autor no publicados).

Los valores promedio y máximos de la asimilación de CO_2 (A_a y A_{max} , respectivamente) registrados a lo largo del día para cada uno de los tratamientos se anotan en el Cuadro 33. La asimilación de CO_2 se correlacionó positivamente con la cantidad de radiación filtrada por las películas ($r=0.95$, $p<0.01$), con un rango de variación muy alto entre tratamientos, correspondiendo la menor respuesta al polietileno azul, con A_a de $3.92 \mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y la mayor a la malla sombra simple con A_a de $12.28 \mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

No se encontraron correlaciones lineales significativas la asimilación de CO_2 y los contenidos de minerales en base seca. Se detectó tan solo correlación negativa cercana a la significancia entre la asimilación de CO_2 y la concentración de magnesio en los folíolos ($r=-0.70$, $p=0.079$). Dicha relación negativa fue al parecer causalmente dependiente de la irradiancia bajo las películas ya que la correlación entre los valores máximos de la densidad de flujo fotónico de la radiación y el nivel de magnesio foliar fue negativa y significativa ($r=-0.76$, $p=0.048$). Por otro lado el mismo contenido de magnesio en los folíolos se correlacionó de manera negativa con el peso fresco de la raíz ($r=-0.83$, $p=0.02$), con el peso seco de la misma ($r=-0.86$, $p=0.013$) y con el diámetro de los pecíolos ($r=-0.80$, $p=0.03$). Con el peso fresco y seco aéreo la concentración de magnesio en los folíolos mostró correlaciones solo cercanas a la significancia.

En relación al cociente de las concentraciones de magnesio en folíolo/pecíolo se encontró correlación negativa y significativa con la asimilación de CO_2 ($r=-0.85$, $p<0.05$). Esto significa que la mayor asimilación de CO_2 se presentó asociada con un contenido relativo más alto de magnesio en los pecíolos en comparación con el de los folíolos.

En cuanto a la concentración de nitrato en base seca en los folíolos se detectó correlación negativa ($r=-0.55$) pero no significativa ($p>0.05$) con la asimilación de CO_2 . Dicha relación negativa fue reportada como altamente significativa en tres cultivares de lechuga bajo condiciones de baja temperatura (6° a 14° C) por Behr y Wieve (1992). En el estudio aquí reportado la correlación del contenido de nitrato con la temperatura promedio del dosel bajo las películas fue positiva pero de valor muy bajo. Al parecer la menor concentración de nitrato libre asociada a la mayor actividad de asimilación de CO_2 resulta del incremento en la disponibilidad de esqueletos de carbono para la reducción de aquel (Van Quy *et al.*, 1991).

4.3.2.3. CONCENTRACION DE CO_2 EN EL MESOFILO.

Los valores calculados de CO_2 en el mesófilo (C_i) en partes por millón mostraron un comportamiento dinámico parecido entre los tratamientos de polietileno y de malla sombra. Se observó una diferencia pequeña en el valor observado antes de la salida del sol para polietileno, con un C_i promedio de 380 ppm, frente al promedio de las mallas sombra que fue de 400 ppm. Igualmente los valores mínimos al mediodía fueron ligeramente distintos con un C_i de 250 ppm para las plantas bajo las películas de polietileno y C_i de 240 ppm para las de malla sombra.

El valor mínimo de C_i se mantuvo estable de las 11:00 hasta las 16:00 hrs. en los tratamientos de malla sombra, mientras que para las plantas bajo el polietileno se mantiene estable de las 12:00 a las 14:00 hrs. Este hecho, además del promedio menor de C_i en las mallas sombra, puede indicar una mayor restricción en el aporte de CO_2 al mesófilo en presencia de mayor irradiancia. Esta disminución en C_i al mediodía es una respuesta normal que se observa en invernaderos o campo abierto en diferentes especies de plantas (datos del autor no publicados), o incluso bajo condiciones controladas (Servaites *et al.*, 1989).

Una explicación alternativa a la presencia de diferentes respuestas en la magnitud y estabilidad de los valores de C_i es que la dinámica del equilibrio entre el CO_2 y su ión bicarbonato (HCO_3^-), relacionado con la constitución del complejo de oxidación del agua en el fotosistema II

(Allakhverdiev *et al.*, 1997), sea distinta en los diferentes niveles de irradiancia. Si esto es así probablemente se relacione con el hecho de que las plantas sometidas a mayor irradiancia mostraron concentración más alta de manganeso en base seca, tanto en los peciolo como en los folíolos, en comparación con las plantas de los tratamientos con menor irradiancia (Cuadros 29 y 30). Se sabe que el manganeso es un constituyente esencial del complejo de oxidación del agua aunque también funciona como activador de otras enzimas (Salisbury y Ross, 1992).

Los valores promedio, máximos y mínimos de la concentración calculada de CO₂ en el mesófilo (C_i, C_{i_{max}} y C_{i_{min}} respectivamente) registrados a lo largo del día para cada uno de los tratamientos se anota en el Cuadro 34. La variación en los valores promedio (C_i) y mínimos (C_{i_{min}}) de C_i mostró relación con los niveles de radiación bajo las películas, correspondiendo los niveles más bajos de CO₂ en el mesófilo a los tratamientos con mayor irradiancia. Sin embargo, los coeficientes de correlación aunque de valor alto fueron no significativos para el valor promedio de CO₂ en el mesófilo a lo largo del día (r=-0.63, p=0.12) así como para el valor mínimo de CO₂ en el mesófilo (r=-0.60, p=0.15) frente a la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa.

Por otro lado en cuanto a las concentraciones de minerales en base seca en folíolos y peciolo se encontró correlación negativa y significativa entre los valores promedio de la concentración calculada de CO₂ en el mesófilo y la concentración de potasio en los folíolos (r=-0.79, p=0.034). Esta respuesta al potasio indica un efecto positivo sobre la asimilación de CO₂ la cual sin embargo no fue demostrable directamente ya que la correlación entre estas dos variables fue no significativa (p>0.05). A este respecto Cao y Tibbits (1991) reportaron también ausencia de respuesta en la asimilación de CO₂ y en C_i frente a diferentes niveles de potasio en el tejido foliar de plantas de papa.

4.3.2.4. PUNTO DE COMPENSACION PARA LA ASIMILACION DE CO₂.

Este se define como la concentración de CO₂ en el aire en donde la asimilación iguala a la respiración y por lo tanto el valor neto de asimilación de CO₂ es cero (Salisbury y Ross, 1992). Dado que las mediciones se llevaron a cabo en un sistema cerrado de volumen finito, los niveles de

concentración de CO_2 en el mesófilo y en la cámara que encierra a la hoja tienden a igualarse con el tiempo y al alcanzar este estado estacionario no ocurre intercambio neto de CO_2 . En realidad dicho estado estacionario se define para el CO_2 en la atmósfera exterior, en la atmósfera de la cavidad subestomática y el CO_2 disuelto en el agua (CO_2 y HCO_3^-).

El valor del punto de compensación para el CO_2 (A_c) es dependiente de la irradiancia y de aquellos otros factores, como la temperatura, el nivel hídrico, la concentración de CO_2 y los balances de nutrientes minerales, que impacten la composición de la maquinaria bioquímica de la planta relacionada con la captura de radiación y de CO_2 de la atmósfera (Brooks y Farquhar, 1985; Brooks, 1986). Es interesante que los menores valores de A_c correspondan a los tratamientos con mayor irradiancia (Cuadro 34), al igual que ocurre con los valores mínimos de la concentración calculada de CO_2 en el mesófilo.

Cuadro 34. Valores promedio, máximo y mínimo de la concentración calculada de CO_2 en el mesófilo (C_i) y valor del punto de compensación para la asimilación de CO_2 (A_c) para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	C_i	$C_{i_{\max}}$	$C_{i_{\min}}$	A_c
PE azul	319.88	402.75	256.60	76.63
PE verde	311.77	382.70	242.90	65.05
PE naranja	306.50	412.00	245.25	65.67
PE rojo	276.66	392.40	197.55	65.98
PE blanco	301.82	379.63	244.10	67.35
MSD	301.54	426.10	233.05	60.73
MSS	283.85	403.50	207.50	52.82

Las unidades son partes por millón (ppm) de CO_2 . Las abreviaturas C_i , $C_{i_{\max}}$ y $C_{i_{\min}}$ corresponden al promedio, el máximo y el mínimo de C_i respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

De nuevo son al menos dos las opciones para tratar de explicar este hecho. La primera se refiere a que la adaptación a las condiciones de bajo flujo de radiación, y por ende menor temperatura foliar y menor respiración, al parecer involucró cambios en la eficiencia bioquímica de la planta en la captura del CO_2 (Anderson *et al.*, 1995). En otras palabras, el bajo potencial de radiación del ambiente daría lugar a una mayor densidad de pigmentos foliares por unidad de área (Demmig-Adams y Adams, 1996), en detrimento de la cantidad de Rubisco por unidad de área foliar, y el resultado de esta modificación sería una alta eficiencia en la captación de la radiación disponible pero menor habilidad para capturar el CO_2 cuando este se volviese limitante.

La segunda interpretación ya fue descrita para el caso de la concentración de CO₂ en el mesófilo. Se refiere a que la cantidad de CO₂ en equilibrio estacionario entre la hoja y la atmósfera exterior depende no tanto de la habilidad de la estructura foliar para fijar el CO₂, sino que representa el nivel mínimo que debe mantenerse para las condiciones ambientales en que se encuentra la planta (Heath, 1941). En este caso probablemente el punto de control sería establecido por la cantidad necesaria de CO₂ para conseguir cierta cantidad de ión bicarbonato (HCO₃⁻) necesario para el mantenimiento del complejo de oxidación del agua en el fotosistema II (Allakhverdiev *et al.*, 1997). El punto es muy interesante pero la distinción de la acción entre una u otra alternativa no es posible realizarla con los presentes datos.

Los valores promedio del punto de compensación para la asimilación de CO₂ (A_c) en la hora de máxima irradiancia para cada uno de los tratamientos se anotan en el Cuadro 34. Los valores anotados son el promedio de dos repeticiones realizadas en la hoja más reciente totalmente expandida de dos plantas diferentes seleccionando hojas con orientación norte-sur. Las lecturas correspondientes a cada tratamiento se llevaron a cabo en días diferentes a pesar de lo cual los resultados fueron bastante parecidos mostrando una variación máxima de 8 ppm entre una repetición y otra.

Respecto a la relación con otras variables, el punto de compensación para la asimilación de CO₂ se correlacionó negativamente con las variables de productividad de la planta como la asimilación de CO₂ ($r=-0.93$, $p<0.01$) y la biomasa seca total ($r=-0.91$, $p=0.004$).

Por otro lado los valores del punto de compensación para la asimilación de CO₂ mostraron ausencia de correlaciones significativas con los contenidos de minerales en base seca. La correlación de mayor magnitud se encontró con la concentración de manganeso en los peciolos ($r=-0.73$, $p=0.061$), la cual también presentó correlación alta pero no significativa con el diferencial redox del extracto de los peciolos (RED) ($r=0.71$, $p=0.072$) que es una variable que se correlaciona significativamente con asimilación de CO₂ y con la acumulación de biomasa. Por otra parte el contenido de manganeso en los peciolos se relacionó de manera significativa con la concentración de sodio en los peciolos en base seca ($r=0.77$, $p=0.04$), y con la concentración en los folíolos de

hierro ($r=-0.85$, $p=0.015$) y de manganeso ($r=0.87$, $p=0.01$). El contenido relativo de materia seca en los tejidos radicales se relacionó de manera negativa con la concentración de manganeso en los peciolo ($r=-0.89$, $p<0.01$) y dicha correlación se observó también para la concentración de manganeso en los folíolos ($r=-0.91$, $p<0.01$).

4.3.2.5. INDICE REFRACTOMETRICO DEL EXTRACTO DEL PECIOLO.

El índice refractométrico (brix) del extracto del peciolo es un indicativo de la cantidad de sólidos disueltos en el extracto del peciolo. Dado el diseño del equipo de refracción, en donde se obtiene *interferencia mínima por otras sustancias*, el resultado se expresa como gramos de sacarosa en 100 gramos de solución, es decir, en porcentaje de sacarosa.

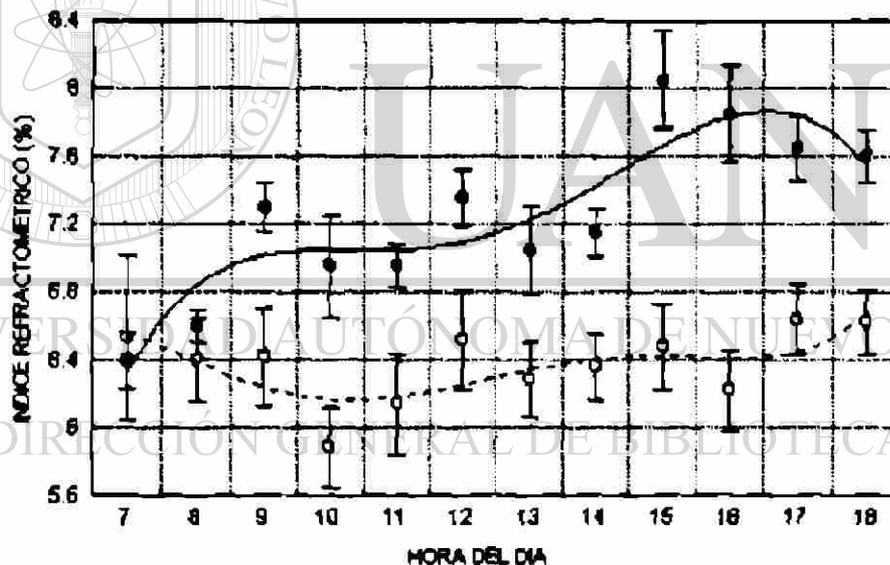
Los resultados observados en las plantas bajo las películas de polietileno fueron muy diferentes a los obtenidos en las mallas sombra (Figura 27). Para el caso de los tratamientos con película de polietileno la variación a lo largo del día fue mínima, obteniéndose un valor de brix al final del día prácticamente igual al inicial. Se observó una caída en la curva de los valores de brix entre las 9:00 y 11:00 hrs., para posteriormente subir y retornar al valor inicial a las 12:00 hrs. coincidiendo con el máximo de asimilación de CO_2 . El rango de variación para los tratamientos de polietileno fue bajo, ubicado prácticamente entre 5.6 y 6.8 brix. Por otro lado, los tratamientos con malla sombra mostraron una clara tendencia a incrementar los valores de brix con respecto al promedio observado previo a la salida del Sol que fue de 6.4 brix. Para las plantas bajo las mallas sombra el valor promedio máximo (8.0 brix) se registró a las 15:00 hrs coincidiendo con el inicio en la caída de los valores de asimilación de CO_2 .

Se encontró alta correlación entre los valores promedio del índice refractométrico con los promedios de asimilación de CO_2 ($r=0.83$, $p=0.02$) así como con la biomasa fresca de las plantas ($r=0.87$, $p=0.01$). La relación entre asimilación de CO_2 y los valores de brix es de esperarse ya que en plantas como la espinaca la sacarosa es el compuesto de carbono más abundante en el floema y se transporta desde las hojas hasta las restantes partes de la planta en donde se incorpora en el metabolismo, ya sea directamente en la respiración o bien se canaliza hacia las reservas de carbohidratos no estructurales como los almidones. Adicionalmente la sacarosa al parecer puede

acumularse en las células de la corteza de los peciolos, así como en las células que rodean a los haces vasculares de los mismos.

Por otra parte, la cuestión acerca de la relación entre el índice refractométrico y la biomasa de las plantas merece mayor atención. Además de la acumulación de sacarosa en los peciolos ocurre también acumulación transitoria de almidón. Dicho almacén de almidón, que rodea especialmente al floema, se encuentra aparentemente en continuo recambio ya que la cantidad de almidón, cuantificada tiñendo con solución de yodo y examinando al microscopio una serie de cortes transversales de los peciolos, es mínima durante la mañana, aumenta al mediodía y alcanza su nivel máximo en las primeras horas de la tarde, siguiendo una dinámica muy parecida a la que siguen los valores de brix.

Figura 27. Variación dinámica del índice refractométrico en los extractos de peciolos de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son % de sacarosa. Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

Referente a lo anterior, según sabemos a partir de observaciones en otras especies de cultivo, la magnitud del diferencial entre la cantidad de almidones acumulado en la tarde respecto al inicial

durante la mañana se relaciona positivamente con la productividad potencial de las plantas (datos del autor no publicados). Este patrón se repitió para el caso de la espinaca bajo las películas plásticas. Para el polietileno azul, con bajo valor promedio de asimilación de CO_2 y de brix en el extracto del pecíolo, se observó la menor cantidad de almidón acumulado en la corteza de los pecíolos al mediodía. Lo contrario fue cierto para el tratamiento de malla sombra simple, con mucha mayor acumulación de almidón al mediodía y valores mucho más altos de asimilación de CO_2 y de brix en los extractos de pecíolo.

Esta acumulación transitoria de almidón que parece seguir un ciclo circadiano de carga/descarga se observa asimismo en otras partes de la planta como los folíolos, en las células parenquimáticas de la corteza de la corona y en la raíz siempre asociándose con los tejidos vasculares. En un estudio realizado en *Prunus persica* se encontró correlación entre la cantidad y tasa de movilización de almidón foliar y la presencia de frutos (Nii, 1997), sin embargo no ha sido reportada la presencia de almidones en prácticamente todas los órganos de la planta como un aparente almacén dinámico de carbohidratos.

Los valores promedio, máximo y mínimo del índice refractométrico registrado en el extracto de los pecíolos a lo largo del día para cada uno de los tratamientos de polietileno y malla sombra se anotan en el Cuadro 35. El rango de variación en brix, es decir la diferencia entre el máximo y el mínimo, así como los valores promedio y máximo mostraron dependencia de los niveles de densidad de flujo fotónico de la radiación ($r=0.85$, $p=0.015$) y son buenos indicadores de la actividad de asimilación de CO_2 que lleva a cabo la planta. El coeficiente de correlación entre los promedios del índice refractométrico y el promedio de asimilación de CO_2 fue de $r=0.83$ ($p=0.02$). Respecto a la concentración de minerales en base seca en folíolos y pecíolos no se detectaron correlaciones significativas con los valores del índice refractométrico.

Cuadro 35. Valores promedio, máximo y mínimo del índice refractométrico (brix) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	Brix _g	Brix _{max}	Brix _{min}
PE azul	5.94	6.60	5.00
PE verde	5.63	7.00	4.60
PE naranja	6.73	7.80	5.80
PE rojo	6.30	7.40	5.00
PE blanco	7.15	8.20	6.00
MSD	6.88	7.80	5.60
MSS	7.66	9.00	6.20

Las abreviaturas Brix_g, Brix_{max} y Brix_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

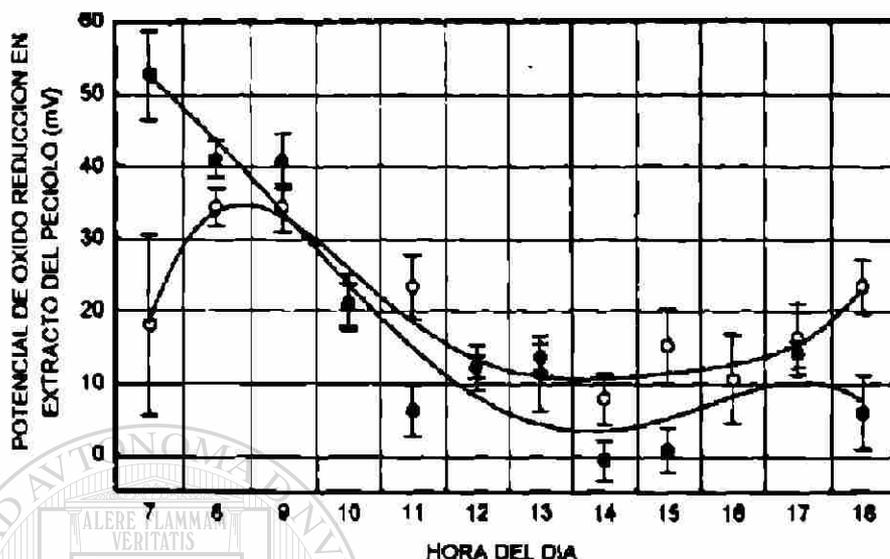
4.3.2.6. POTENCIALES DE OXIDO-REDUCCION EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO.

Los potenciales de electrodo en escala de hidrógeno, o potenciales de óxido-reducción (redox), registrados en los extractos de los peciolo son indicadores de la afinidad por electrones del conglomerado de sustancias que se encuentran en solución en dicho extracto. Bajo la convención de la escala de hidrógeno un número negativo en el potencial de electrodo indica menor afinidad por los electrones que un electrodo estandar de hidrógeno, es decir indicaría un estado reducido o con exceso relativo de electrones. Por otro lado un número positivo en el potencial de electrodo indica mayor afinidad por los electrones en comparación con un electrodo estandar de hidrógeno, es decir indicaría un estado oxidado o con carencia relativa de electrones (Allen y Holmes, 1986).

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Tanto para los tratamientos de malla sombra como para los de polietileno los valores de redox mostraron un comportamiento dinámico apareado con el de la densidad de flujo fotónico de la radiación (Figura 28). Por un lado durante la mañana los potenciales redox en los peciolo (en unidades de mVolt) fueron altos, lo que indica mayor afinidad por electrones o un estado relativo oxidado respecto a un electrodo de hidrógeno en el extracto de los peciolo. Al avanzar el día e incrementarse la cantidad de radiación y, de manera concomitante, la asimilación de CO₂ y los niveles de brix, se presentaron niveles más bajos de redox lo que indica menor afinidad por electrones en el extracto de los peciolo.

Figura 28. Variación dinámica en el potencial de óxido-reducción (relativo a un electrodo de hidrógeno) del extracto de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son mVolt. Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

Los potenciales redox más bajos en el extracto de los peciolo se presentaron entre las 14:00 y las 16:00 hrs siendo menores los promedios correspondientes a los tratamientos con malla sombra en comparación con los tratamientos con películas de polietileno. Este hecho es indicativo de la dependencia entre el potencial redox del extracto y la densidad de flujo fotónico de la radiación. Después de las 15:00 horas los potenciales redox muestran incremento hasta alcanzar a las 18:00 horas el valor que presentaron aproximadamente a las 11:00 horas.

Cuales son los factores que pueden modificar los potenciales redox en una solución? Por un lado los niveles redox son dependientes de la temperatura y por ello el equipo utilizado cuenta con factores de compensación para las variaciones de temperatura en el rango de 10°C a 100°C. Dicho rango de temperaturas no fue rebasado hacia un lado u otro a excepción de las lecturas previas a las 8:00 hrs, en donde se registraron temperaturas entre 5° y 7° C. Después de este periodo, y hasta la

puesta del Sol, la temperatura del aire se mantuvo dentro del rango operativo del equipo de medición.

Los niveles redox registrados en una solución son también dependientes de la composición química, de la actividad y concentraciones de los solutos y del pH de la solución (Allen y Holmes, 1986). Dado que el pH cambia durante el día solo en unas pocas décimas de unidad entonces las variaciones observadas en los potenciales de electrodo pueden achacarse a modificaciones en la composición química de los extractos de peciolo.

La actividad fotosintética, con la oxidación del agua como fuente primaria de poder reductor, genera como productos finales de exportación hacia otras partes de la planta carbohidratos y aminoácidos que son formas químicas reducidas respecto a los sustratos iniciales O_2 , NO_3^- y SO_4^{2-} (Salisbury y Ross, 1992). Es muy probable que la disminución en los potenciales redox observados en las horas de máxima irradiación correspondan en parte con picos de actividad en el transporte o acumulación de dichos compuestos en los peciolos.

Sin embargo no son al parecer solo los productos de la fotosíntesis los involucrados en la definición del potencial redox, se sabe que la actividad y concentración de los iones en la solución modifican los potenciales de óxido-reducción (Allen y Holmes, 1986) y en el presente estudio se encontró correlación positiva entre estos últimos y la concentración de potasio en los extractos de peciolos ($r=0.80$, $p=0.03$). Respecto a la concentración de minerales en base seca únicamente el contenido de sodio en los folíolos mostró correlación significativa con el valor promedio de redox en los peciolos ($r=-0.79$, $p=0.035$), por su parte la concentración de cobre en los peciolos se correlacionó también de forma negativa con redox, pero no fue significativa ($r=-0.74$, $p=0.056$).

Respecto a la relación de los valores de potencial redox con las variables de productividad y morfología de la planta, las correlaciones más altas no se detectaron con los valores promedio o mínimos de redox, que era lo que se esperaba al planearse el experimento y de acuerdo a los resultados de un trabajo anterior con plantas de fresa (Benavides, 1997), más bien las correlaciones más altas se obtuvieron con el diferencial entre el valor máximo y mínimo de los potenciales redox durante el día (REd). Este diferencial REd se correlacionó positivamente con la asimilación de CO_2 ($r=0.87$, $p=0.01$) y con la biomasa seca total ($r=0.81$, $p=0.026$) y se correlacionó negativamente con

la concentración promedio de sodio en el extracto de los peciolo ($r=-0.78$, $p=0.037$) y con la conductividad eléctrica promedio del mismo extracto ($r=-0.90$, $p<0.01$).

Los valores promedio, máximo y mínimo de los potenciales redox (RE_{av} , RE_{max} y RE_{min} , respectivamente) a lo largo del día para cada uno de los tratamientos, así como el diferencial redox definido a continuación:

$$RE_d = RE_{max} - RE_{min}$$

se anotan en el Cuadro 36.

Cuadro 36. Valores promedio, máximo y mínimo de los potenciales de óxido-reducción en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	RE_{av}	RE_{max}	RE_{min}	RE_d
PE azul	6.74	37.00	-12.00	49
PE verde	25.92	47.00	-9.00	56
PE naranja	24.38	57.00	-6.00	63
PE rojo	12.78	45.00	-16.00	61
PE blanco	25.38	47.00	-7.00	54
MSD	18.08	57.00	-14.00	71
MSS	15.13	60.00	-17.00	77

(RE_d) es el diferencial redox en los extractos de los peciolo. Las abreviaturas RE_{av} , RE_{max} y RE_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente con unidades de mV. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

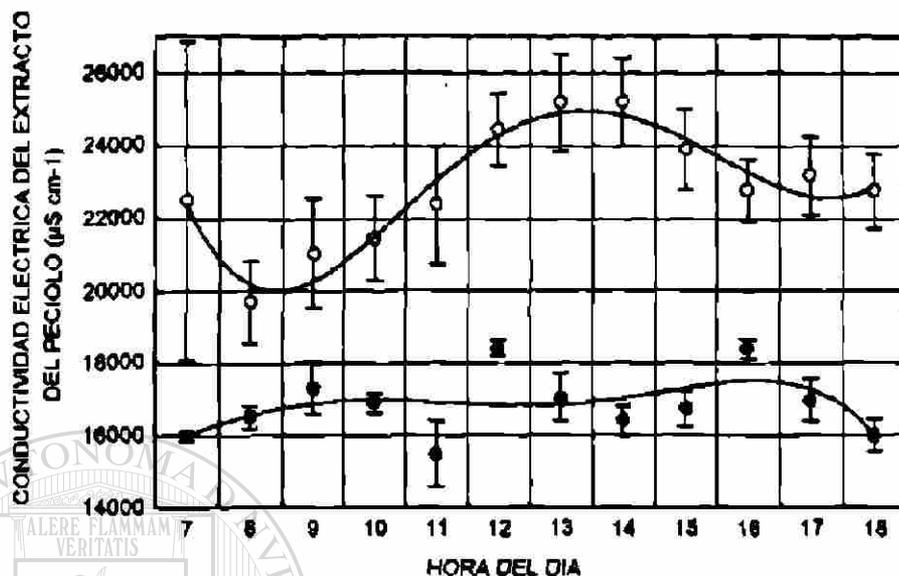
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



4.3.2.7. CONDUCTIVIDAD ELÉCTRICA DEL EXTRACTO DEL PECIOLLO CAS

La conductividad eléctrica de los extractos mide indirectamente la cantidad de sustancias ionizadas en la solución obtenida del peciolo. Para esta variable se presentó una diferencia marcada tanto en el comportamiento dinámico como en la magnitud de los valores de conductividad eléctrica (CE) de los extractos de peciolo (Figura 29). El rango de variación para los promedios observado en las plantas bajo las mallas sombra se ubicó entre 15500 y 18300 $\mu\text{S cm}^{-1}$, mientras que en los tratamientos de película de polietileno fue entre 19600 y 25200 $\mu\text{S cm}^{-1}$. Esto es, los tratamientos con mayor densidad de flujo fotónico de radiación presentaron los extractos de peciolo con menor conductividad eléctrica.

Figura 29. Distribución a lo largo del día de los promedios de conductividad eléctrica del extracto de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son $\mu\text{Siemens cm}^{-1}$. Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

En los tratamientos de polietileno los valores de la conductividad eléctrica de los extractos de peciolo a lo largo del día muestran una tendencia sinusoidal muy clara que sigue cercanamente el curso de la radiación. En cambio para las mallas sombra la conductividad eléctrica mostró variaciones de menor amplitud temporal y que reflejan solo ligeramente el curso de la radiación a lo largo del día.

La conductividad eléctrica promedio del extracto de los peciolo mostró correlaciones negativas pero no significativas con las variables de productividad como la asimilación de CO_2 y la biomasa seca. Sin embargo, con la longitud de los peciolo (LP) la correlación fue positiva y significativa ($r=0.87$, $p=0.01$). La longitud de los peciolo es una variable que se asocia negativamente con la irradiancia y, en el presente estudio también el promedio de la conductividad eléctrica en los peciolo se correlacionó negativamente con la densidad de flujo de la radiación ($r=-0.83$, $p=0.02$) y con la temperatura en el dosel de las plantas bajo las películas ($r=-0.83$, $p=0.02$). Por otro lado los valores mínimos de conductividad eléctrica observados durante el día se

correlacionaron positivamente con el área foliar promedio por hoja ($r=0.79$, $p=0.03$) la cual, sin embargo, mostró correlación muy baja con la biomasa de las plantas y con la asimilación de CO_2 .

Respecto a las otras variables medidas en el extracto de los peciolos la conductividad eléctrica mostró correlación positiva con la concentración de sodio ($r=0.95$, $p<0.01$) y un coeficiente de correlación positivo pero muy bajo con la concentración de nitrato en el extracto de los peciolos y asimismo con todos los valores de concentración de minerales en base seca tanto en peciolos como en foliolos. Por otro lado, se detectó correlación negativa con los valores del índice refractométrico ($r=-0.79$, $p=0.036$) y con el diferencial redox (REd) en los extractos de peciolos ($r=-0.90$, $p<0.01$).

Los valores promedio, máximos y mínimos de la conductividad eléctrica (CE_a , CE_{max} y CE_{min} , respectivamente) a lo largo del día para cada uno de los tratamientos se anotan en el Cuadro 37.

Cuadro 37. Valores promedio, máximo y mínimo de la conductividad eléctrica (en unidades de $\mu\text{Siemens cm}^{-1}$) en el extracto de los peciolos para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	CE_a	CE_{max}	CE_{min}
PE azul	24346	29080	15160
PE verde	25714	31000	19040
PE naranja	17919	24760	14930
PE rojo	21993	26480	16050
PE blanco	23133	28280	16910
MSD	17544	19610	14930
MSS	16137	18850	12550

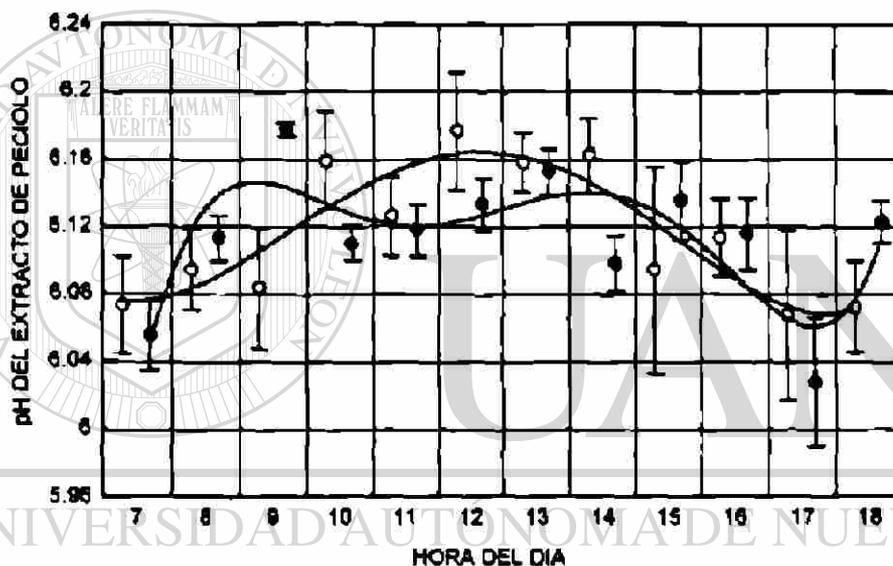
Las abreviaturas CE_a , CE_{max} y CE_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

4.3.2.8. pH DEL EXTRACTO DEL PECIOLO.

La distribución de los valores de pH en el extracto de los peciolos fue parecida a la observada para la densidad de flujo de la radiación y siguió cercanamente la distribución de la asimilación de CO_2 tanto para los tratamientos de malla sombra como para los de películas de

polietileno. En ambos casos los valores más bajos de pH en el extracto de los peciolo se registraron durante las horas de menor irradiancia (Figura 30). Para las plantas bajo las mallas sombra los valores de pH del extracto de los peciolo a lo largo del día forman una curva que presenta mayor simetría que la de los valores observados para las películas de polietileno, encontrándose los valores máximos temprano en la mañana, entre las 8:00 y las 9:00 hrs, y presentando una meseta en la curva entre las 10:00 y las 13:00 hrs. En cambio para las plantas bajo las películas de polietileno se observó una distribución sinusoidal más simétrica coincidiendo los valores máximos con la presencia de la misma meseta entre las 10:00 y las 13:00 hrs.

Figura 30. Dinámica temporal de los valores promedio de pH en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

El pH promedio del extracto de los peciolo mostró correlaciones negativas pero no significativas con las variables de productividad como la asimilación de CO_2 y la biomasa seca. Con la longitud de los peciolo (LP) la correlación fue también negativa pero significativa ($r=-0.90$, $p<0.01$). Con los valores del índice refractométrico el pH del extracto de los peciolo se asoció de forma negativa pero no significativa.

Para los contenidos de minerales en base seca en los peciolo y los foliolos se encontró correlación positiva y significativa del promedio de pH en los extractos de los peciolo con la concentración de magnesio en los foliolos ($r=0.80$, $p=0.35$) y con la de cobre en los peciolo ($r=0.77$, $p=0.04$). Con los restantes elementos no se detectaron correlaciones significativas. Por otra parte, para los valores máximos de pH durante el día (Cuadro 38) se detectaron correlaciones positivas la concentración de nitrato libre en los foliolos ($r=0.76$, $p=0.046$), con el de magnesio en los foliolos ($r=0.89$, $p<0.01$) y con el de potasio en los peciolo ($r=0.91$, $p<0.01$). En cuanto a la concentración de fósforo en los peciolo se encontró correlación negativa con los valores máximos de pH ($r=0.83$, $p=0.02$).

Los valores promedio, máximo y mínimo de pH (pH_e , pH_{max} y pH_{min} , respectivamente) a lo largo del día para cada uno de los tratamientos se anotan en el Cuadro 38.

Cuadro 38. Valores promedio, máximo y mínimo de pH (en unidades de $\log(H^+)^{-1}$) en el extracto de los peciolo para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	pH_e	pH_{max}	pH_{min}
PE azul	6.17	6.32	6.05
PE verde	6.07	6.27	5.75
PE naranja	6.14	6.28	5.96
PE rojo	6.17	6.26	5.96
PE blanco	6.03	6.16	5.57
MSD	6.13	6.24	5.96
MSS	6.10	6.19	5.85

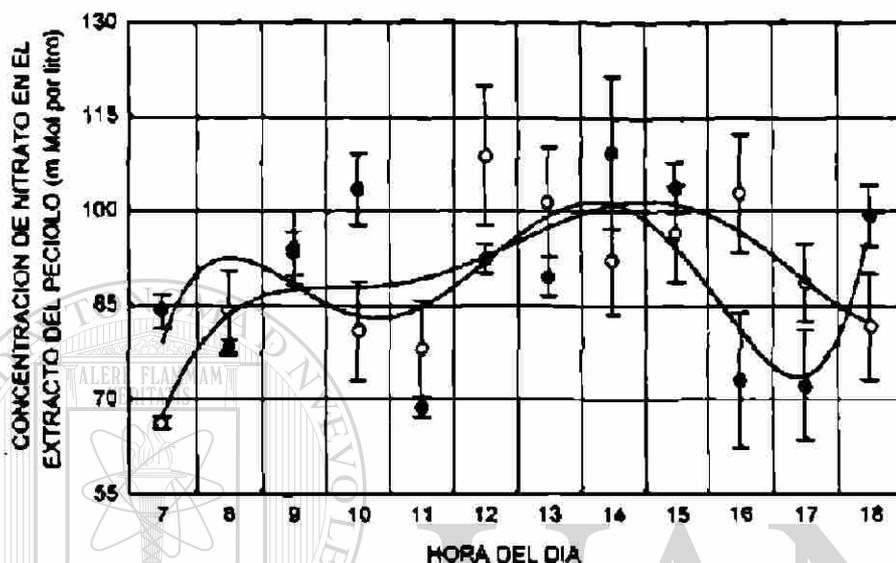
Las abreviaturas pH_e , pH_{max} y pH_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

4.3.2.9. CONCENTRACION DE LOS IONES NITRATO, POTASIO Y SODIO EN EL EXTRACTO DEL PECIOLO.

Para el nitrato (NO_3^-) la distribución temporal de los datos muestra correspondencia aproximada entre los tratamientos de polietileno y los de malla sombra (Figura 31). En ambos casos se observan varios ciclos de incremento y disminución en tiempos aproximados de 3 a 4

horas, observándose una diferencia positiva entre los niveles iniciales obtenidos durante la mañana temprano y los finales de las últimas horas de la tarde.

Figura 31. Variación a lo largo del día de los promedios de concentración del ión nitrato en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son mMol l^{-1} . Los puntos marcados en negro (●) sobre la curva continua corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) sobre la curva discontinua al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

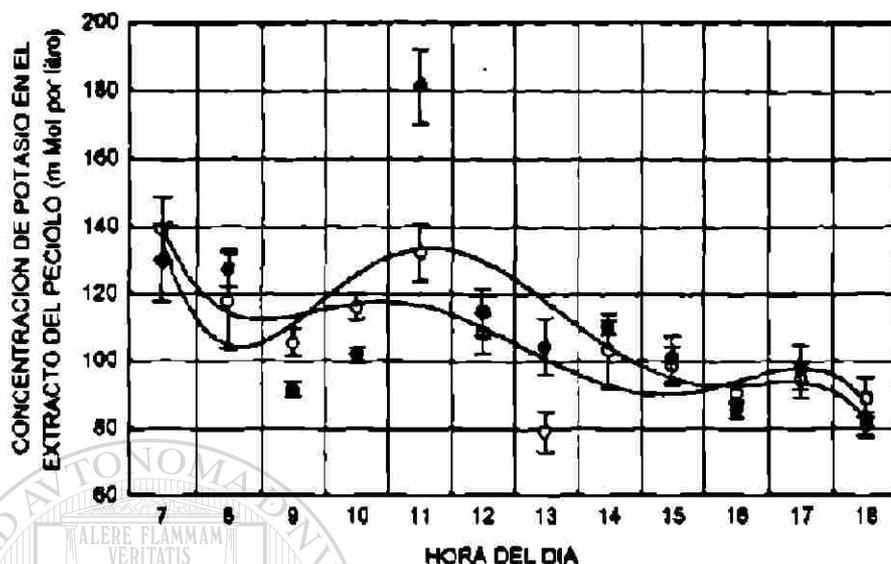
Tanto para los extractos de peciolo de las mallas sombra (MS) como para los de películas de polietileno (PE) la tendencia fue parecida. Partiendo de un nivel inicial bajo durante la mañana (más bajo para PE que para MS) ocurre un incremento, con un pico ubicado a las 9:00 hrs para PE y a las 10:00 hrs para MS, y una posterior caída con un mínimo a las 11:00 hrs para ambas clases de película. Posterior a ello vuelve a aumentar el nivel de nitratos en el extracto presentando un pico a las 12:00 hrs en polietileno y a las 14:00 hrs para las mallas sombra. Después de este aumento al mediodía ocurre de nuevo una disminución en ambos casos dos horas después del pico máximo (a las 14:00 hrs en PE y a las 16:00 hrs en MS) terminando al final de la tarde en un valor bajo cercano pero mayor al previo a la salida del sol.

La dinámica de la concentración de nitratos y la actividad de las enzimas involucradas en la reducción de este compuesto, la nitrato y nitrato-reductasas, se han estudiado extensamente en las células de las láminas foliares de diferentes especies de plantas (Salisbury y Ross, 1992). En cuanto a los peciolo no se dispone de antecedentes sobre esta clase de estudio pero los resultados indican que la concentración de nitrato en el extracto de los peciolo no se correlacionó de forma significativa ($p > 0.05$) con los niveles de radiación. A pesar de ello la concentración de nitrato fue en promedio más baja al aumentar el promedio de irradiancia (ver Cuadro 39) lo cual sugiere una mayor demanda de este ión en las estructuras foliares, probablemente por un aumento en la actividad de nitrato reductasa, o bien disminución del nitrato transportado por los tallos. Se sabe que la nitrato reductasa es activada por la radiación y que muestra mayor actividad conforme se incrementa la irradiancia (Salisbury y Ross, 1992). Por otro lado, la absorción y el transporte del nitrato por raíces y en los tallos también muestran un marcado incremento al aumentar la cantidad de radiación incidente sobre las estructuras foliares (Delhon *et al.*, 1995), lo cual hace menos plausible una disminución en el flujo de este ión si ello depende únicamente de la irradiancia.

En plantas de lechuga en invernadero la actividad de nitrato reductasa muestra un ciclo de actividad que marca un pico al mediodía con menor actividad durante las horas de baja densidad de flujo de radiación en la mañana y tarde de acuerdo a Rozek y Wojciechowska (1990). Sin embargo los resultados aquí obtenidos para los extractos de peciolo no muestran correspondencia con los reportados por Rozek y Wojciechowska (1990), ya que la concentración de nitrato en los peciolo de las espinacas muestra varios picos que no siguen el patrón de aumento en la radiación bajo los filtros espectrales. Probablemente la variación en la concentración de este ión fue dependiente de la disponibilidad de esqueletos de carbonos para la incorporación de nitrógeno. A este respecto se encontró una correlación negativa ($r = -0.78$) y significativa ($p < 0.05$) entre los valores en los extractos del índice refractométrico y los de concentración de nitrato. Tal parece que esta relación negativa se presenta al competir las actividades de síntesis de carbohidratos y de asimilación del nitrato en los cloroplastos por un almacén limitado de esqueletos de carbono (Van Quy *et al.*, 1991).

El comportamiento dinámico descrito para la concentración de nitrato, así como la relación negativa con el índice refractométrico se presenta en otras especies de plantas de cultivo como el trigo, la fresa, la frambuesa y la cebolla entre otras (datos del autor no publicados).

Figura 32. Comportamiento dinámico de los promedios de concentración del ión potasio en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son mMol l⁻¹. Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

Para el potasio (K⁺) se observaron comportamientos dinámicos parecidas en los extractos de peciolo de las plantas bajo las mallas sombra (MS) y bajo las películas de polietileno (Figura 32). Partiendo de valores parecidos a las 7:00 hrs ocurre una disminución, con el punto más bajo a las 9:00 hrs, y posterior incremento con el valor más alto ubicado a las 11:00 hrs. Este valor de las 11:00 hrs fue muy alto en los tratamientos de malla sombra, mientras que para los tratamientos de polietileno no rebasó el valor inicial de las 7:00 hrs. Después de este pico en la concentración de potasio en los extractos de peciolo se observó, tanto en los tratamientos de malla sombra como en los de polietileno, una disminución más o menos constante hasta terminar a las 18:00 hrs en concentraciones abajo de las observadas durante la mañana.

Para la cantidad promedio de potasio en los extractos de peciolo no se detectó asociación significativa con los valores de densidad de flujo de la radiación, si bien los valores máximos registrados durante el día mostraron tendencia positiva frente a la densidad de flujo de la radiación.

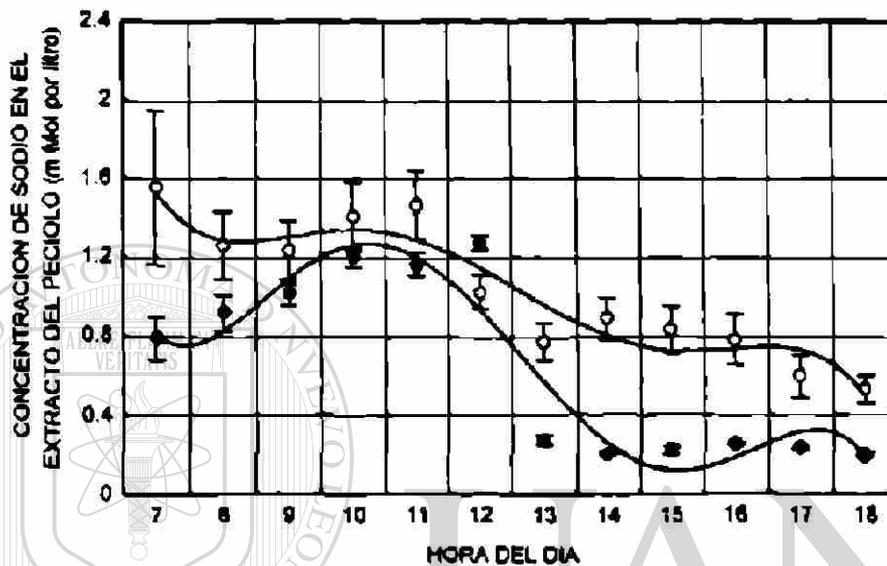
($r=0.79$, $p=0.03$). Los valores máximos de potasio en el extracto de peciolas en los tratamientos con menor régimen de radiación (PE azul) vs. el de mayor régimen (MSS) abarcaron un rango de diferencia muy amplio (143.22 vs. 212.27 mMol K⁺), situación no observada para la concentración de nitratos en donde los valores fueron muy parecidos (Cuadro 39). Los niveles de potasio en el extracto de los peciolas mostraron, contrario a lo observado para el nitrato, correlaciones positivas pero no significativas con las variables de biomasa fresca o seca de las plantas.

La concentración promedio de potasio en los extractos de los peciolas mostró una relación inversa significativa con la resistencia estomática al CO₂ ($r=-0.88$, $p<0.01$) mientras que con la temperatura máxima del dosel se correlacionó de forma positiva ($r=0.76$, $p=0.049$). Esta relación, por un lado con la respuesta estomática, y por el otro con la temperatura al parecer surge de la asociación entre la velocidad de absorción y transporte de potasio del suelo con la tasa de absorción y transporte de agua en el xilema y con la actividad de transpiración (Le Bot y Kirkby, 1992). Por otro lado, además de que el potasio es un activador enzimático importante, juega un papel clave en la osmoregulación. Dicho proceso, en cual el potasio es clave, se ha demostrado que es la base para el control de la apertura estomática (Zeiger *et al.*, 1978; Salisbury y Ross, 1992). A este respecto tal parece que la tasa de absorción de potasio del suelo se encuentra sujeta a regulación alostérica dependiente de la concentración de potasio en los tejidos (Siddiqi y Glass, 1986). Esto último pudiera explicar tanto el patrón variable de concentración de potasio en los peciolas como el pico de concentración del mismo ión que se observó con la mayor irradiancia (Figura 32). Por otra parte, la concentración de potasio varió en proporción inversa a la de nitrato y a la de sodio, pero las correlaciones no fueron significativas.

Para el caso del sodio (Na⁺) se observó cierto parecido en el comportamiento dinámico de los extractos de peciolas en las mallas sombra y en las películas de polietileno (Figura 33). Sin embargo los cambios se presentaron con mayor magnitud en los tratamientos de malla sombra. El valor inicial (7:00 hrs) para el extracto de peciolas en las mallas sombra fue mucho menor que el obtenido en polietileno. En los tratamientos de malla sombra ocurre un incremento constante hasta las 12:00 hrs presentando después una disminución abrupta hasta una concentración mucho menor a la inicial y que se mantiene de las 13:00 a las 18:00 hrs. En cambio para polietileno después de las 7:00 hrs se presentó una disminución ligera, con el punto más bajo a las 9:00 hrs, y un aumento

posterior hasta las 11:00 hrs presentando entonces la misma disminución, no tan abrupta en comparación con la de malla sombra, entre las 12:00 y 13:00 horas manteniéndose asimismo hasta las 18:00 hrs. hasta llegar a un valor bastante más bajo que el inicial.

Figura 33. Variación dinámica de los promedios de concentración del ión sodio en los extractos de peciolo de plantas de espinaca bajo películas de polietileno y mallas sombra.



Las unidades son mmol l^{-1} . Los puntos marcados en negro (●) corresponden al promedio y el error estándar de los tratamientos con malla sombra. Los círculos (○) al promedio y el error estándar de los tratamientos con película de polietileno.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

La concentración promedio de sodio en los extractos de peciolo presentó una correlación negativa pero no significativa con la cantidad de radiación bajo las películas. Al igual que el nitrato mostró correlaciones negativas pero no significativas con las variables de biomasa de las plantas y, por otro lado, se correlacionó de forma positiva con la longitud del peciolo (LP) ($r=0.87$, $p=0.01$) y con el área foliar promedio por hoja ($r=0.76$, $p=0.046$). La conductividad eléctrica (CE) del extracto de los peciolo aumentó de manera significativa frente a los mayores niveles de sodio ($r=0.95$, $p<0.01$) pero no se vió modificada por el nitrato o el potasio. Por otra parte, la conductancia estomática al vapor de agua se correlacionó negativamente ($r=-0.86$, $p<0.05$) con los niveles de sodio en los extractos de los peciolo.

Los valores promedio, máximos y mínimos para la concentración de los iones nitrato, potasio y sodio en los extractos de peciolos a lo largo del día en cada tratamiento se anotan en el Cuadro 39.

Cuadro 39. Valores promedio, máximo y mínimo de concentración (en mMol l⁻¹) de los iones nitrato (NO₃⁻), potasio (K⁺) y sodio (Na⁺) en el extracto de los peciolos para los diferentes tratamientos con película de polietileno (PE) y malla sombra simple (MSS) o doble (MSD).

TRATAMIENTO	NO ₃ ⁻ _a	NO ₃ ⁻ _{max}	NO ₃ ⁻ _{min}
PE azul	97.61	148.37	37.09
PE verde	101.94	149.99	51.61
PE naranja	79.36	119.34	38.71
PE rojo	97.73	156.44	37.09
PE blanco	82.59	129.02	45.16
MSD	90.99	124.18	48.38
MSS	86.28	156.41	37.09

TRATAMIENTO	K ⁺ _a	K ⁺ _{max}	K ⁺ _{min}
PE azul	91.84	143.22	58.82
PE verde	109.63	166.23	74.17
PE naranja	116.26	184.13	66.49
PE rojo	89.31	150.89	61.38
PE blanco	112.42	199.48	76.72
MSD	113.70	209.71	71.61
MSS	108.90	212.27	71.61

TRATAMIENTO	Na ⁺ _a	Na ⁺ _{max}	Na ⁺ _{min}
PE azul	0.99	1.48	0.39
PE verde	1.31	2.78	0.61
PE naranja	0.67	1.26	0.17
PE rojo	0.97	1.44	0.30
PE blanco	1.16	2.35	0.48
MSD	0.71	1.44	0.17
MSS	0.58	1.39	0.13

El subíndice *a* indica el valor promedio, el subíndice *max* el valor máximo y el subíndice *min* el valor mínimo. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

En cuanto al contenido de sodio en los folíolos (en base seca) este se correlacionó negativamente con el potencial redox de los extractos de tejido fresco. Esto es, mayores niveles de sodio en los folíolos se relacionaron con potenciales redox más bajos. Las respuestas al sodio son variables dependiendo de la especie de planta de que se trate. Generalmente las plantas C4

(Salisbury y Ross, 1992), aquellas plantas C3 que forman infrutescencias carnosas como la fresa (datos del autor no publicados), el pimiento o el tomate (Cornish, 1992) o las plantas que realizan acumulación masiva de carbohidratos en estructuras especializadas como la remolacha azucarera (Shumilova y Magomedov, 1989) requieren cantidades de sodio en los tejidos mayores al promedio de la mayoría de las plantas C3 y la concentración de este elemento se correlaciona positivamente con la productividad. Sin embargo para el caso de la espinaca en los diferentes ambientes espectrales no ocurrió de esa forma.

La concentración de los iones nitrato, potasio y sodio en el extracto de los peciolo *no* mostró correlaciones significativas con la concentración de minerales en base seca a excepción de la relación entre la cantidad de nitrato en los extractos y el contenido de cobre en base seca en los foliolos ($r=0.81$, $p=0.03$) y la asociación entre la concentración de potasio del extracto y el nivel de boro tanto en peciolo ($r=-0.76$, $p=0.046$) como en foliolos ($r=-0.77$, $p=0.04$). Para el nivel de sodio en los extractos de peciolo se encontró una correlación positiva con el cociente foliolo/peciolo ($r=0.77$, $p=0.045$) para la concentración en base seca de cobre. Es decir, al ser mayor la acumulación preferencial del cobre en los foliolos mayor cantidad de sodio se detectó en los extractos frescos de los peciolo.

4.3.3. ACUMULACION DE BIOMASA Y MORFOLOGIA.

Entre los diferentes tratamientos se observaron grandes diferencias en la morfología de las plantas. Al igual que se observó en el estudio con las plantas de lechuga y películas fotocromáticas la altura de las plantas se correlacionó negativamente con la cantidad de radiación transmitida. Adicionalmente se presentaron otras variantes cualitativas importantes como la forma de las láminas foliares que se observó lobulada o lisa. La presencia de hojas con lámina foliar lisa y delgada, con peciolo largos y frágiles pero no necesariamente delgados, se observó asociada a los tratamientos con menor cantidad de radiación transmitida. En cambio en los tratamientos con mayor irradiancia se presentaron plantas con hojas con láminas foliares lobuladas en toda su superficie, lo cual le daba un aspecto arrugado. En este caso los peciolo fueron más cortos y con mayor resistencia a quebrarse. Todas estas diferencias, sin embargo, son difíciles de caracterizar numéricamente a no ser que se realizara un estudio anatómico detallado. Por ello no se incluyeron

como variables en el análisis. Es a pesar de todo interesante la enorme capacidad de variación fenotípica que se manifestó al cambiar el ambiente de radiación en que se desarrollaron las plantas.

Respecto a las variables de biomasa y morfológicas de las cuales se registraron valores numéricos, en ellas se realizaron análisis de varianza y separación de medias con la prueba de Duncan para las variables peso fresco aéreo (PFA), peso fresco de la raíz (PFR), peso fresco total (PFT), longitud de peciolo en centímetros (LP), diámetro del peciolo en milímetros en la parte central del mismo (DP) y área foliar en centímetros cuadrados de la quinta hoja (AF). Dada la alta correlación entre los datos de peso seco aéreo (PSA), peso seco de la raíz (PSR) y peso seco total (PST) con los respectivos de peso fresco, los resultados de los análisis de varianza marcaron prácticamente las mismas tendencias y los mismos grupos de tratamientos agrupados en grupos homogéneos. En la presentación que sigue se conservaron los datos de ambas variables ya que se verificaron las correlaciones tanto con los datos de radiación y asimilación de CO₂ como con los datos de los extractos obtenidos del tejido fresco.

4.3.3.1. PESO FRESCO Y SECO DE LAS PLANTAS.

Los valores promedio de la biomasa por planta mostraron un rango de variación muy alto con el tratamiento de *malla sombra simple* siempre con el mayor promedio, tanto para peso fresco como peso seco aéreo, de la raíz y total. Por otra parte, en todos los casos la película de polietileno azul fue la que mostró el menor desempeño (Cuadro 40). A pesar de esta variación los análisis de varianza indicaron ausencia de diferencias significativas en el factor tratamientos para el peso fresco y seco aéreos, para el peso de la raíz y para el peso fresco y seco total. Las pruebas de separación de medias, por otro lado, indicaron la presencia de diferencias significativas y estos resultados se marcan en el mismo Cuadro 40. Dado que se encontró dependencia entre la desviación estándar y la media de los tratamientos para las tres variables de biomasa, se utilizaron los valores log para los análisis.

Para el peso fresco aéreo (PFA) el promedio del tratamiento de *malla sombra simple* fue de 120.77 ± 1.15 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente a los obtenidos en los tratamientos de *polietileno verde* (35.41 ± 1.22 g planta⁻¹) y *polietileno azul* (25.20 ± 1.20 g planta⁻¹).

Los datos de peso seco aéreo (PSA) mostraron una alta correlación con los de peso fresco aéreo ($r=0.94$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

Cuadro 40. Valores medios y error estándar (E.E.) de la media para las variables de biomasa fresca y seca de las plantas.

VARIABLE	TRATAMIENTO	PROMEDIOS DE BIOMASA		
		FRESCA	(SECA)	
PESO AEREO (g)		PFA	(PSA)	
	AZUL	25.20±1.20	(3.45±0.16)	b*
	VERDE	35.41±1.22	(6.85±0.27)	b
	NARANJA	58.43±1.12	(5.75±0.25)	ab
	MSD	62.07±1.18	(8.35±0.20)	ab
	ROJO	72.26±1.20	(7.60±0.12)	ab
	BLANCO	73.76±1.15	(8.00±0.14)	ab
	MSS	120.77±1.15	(17.90±0.16)	a
PESO DE LA RAIZ (g)		PFR	(PSR)	
	AZUL	0.46±0.44	(0.10±0.08)	b
	VERDE	1.48±1.33	(0.40±0.31)	ab
	MSD	2.22±1.23	(0.30±0.15)	ab
	NARANJA	2.37±1.20	(0.50±0.24)	ab
	ROJO	3.44±1.17	(0.65±0.22)	a
	BLANCO	3.92±1.15	(0.35±0.10)	a
	MSS	6.45±1.15	(1.40±0.23)	a
PESO TOTAL (g)		PFT	(PST)	
	AZUL	25.76±1.20	(3.55±0.16)	a
	VERDE	36.95±1.23	(7.25±0.26)	bc
	NARANJA	60.85±1.12	(7.05±0.25)	abc
	MSD	64.34±1.18	(8.85±0.20)	abc
	ROJO	75.76±1.18	(8.25±0.13)	ab
	BLANCO	77.76±1.16	(8.35±0.14)	ab
	MSS	127.29±1.15	(19.30±0.15)	a

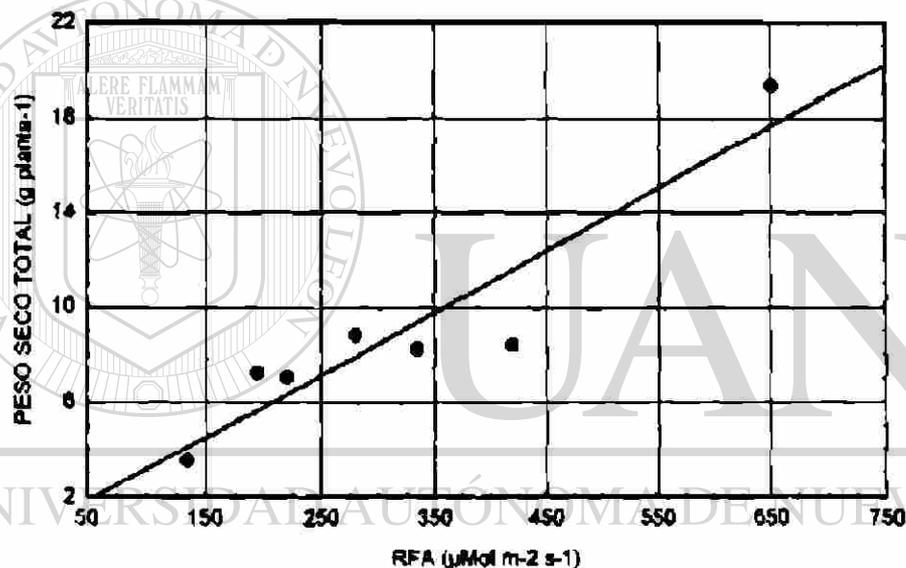
* Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre sí de acuerdo a una prueba de Duncan.

Los valores anotados entre paréntesis son los de peso seco. PFA y PSA son el peso fresco y seco de las partes aéreas de la planta. PFR y PSR son el peso fresco y seco de la raíz y PFT y PST son el peso fresco y seco totales. MSD es el tratamiento de malla sombra doble y MSS es el tratamiento de malla sombra simple. Previo al ANOVA los datos se transformaron a log por lo que los promedios anotados son antilog.

En relación a las correlaciones entre la biomasa aérea y las restantes variables de asimilación de CO₂ y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la asimilación promedio de CO₂ y la biomasa fresca aérea ($r=0.93$, $p<0.01$), entre la cantidad de radiación y la biomasa seca aérea ($r=0.93$, $p<0.01$), como se aprecia en la Figura 34, así como entre el punto de compensación para la

asimilación de CO₂ y la biomasa seca aérea ($r=-0.92$, $p<0.01$). También entre esta última y el diferencial redox (REd) en los extractos de pecíolos se encontró asociación significativa ($r=0.82$, $p=0.022$) y lo mismo fue para los valores promedio del índice refractométrico y la biomasa fresca aérea ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otro lado el punto de compensación para la asimilación de CO₂ mostró correlación negativa con la biomasa seca aérea ($r=-0.92$, $p<0.01$) y con la biomasa fresca aérea ($r=-0.84$, $p=0.017$), esta última igualmente se asoció de manera inversa con la concentración calculada promedio de CO₂ en el mesófilo ($r=-0.80$, $p=0.03$).

Figura 34. Respuesta de la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (RFA).



La ecuación de la curva que aparece en la gráfica se anota a continuación:

$$PST = 0.34 + 0.026 (RFA) \quad R^2 = 0.85$$

Para el peso fresco de la raíz (PFR) el promedio del tratamiento de malla sombra simple fue de 6.45 ± 1.15 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente solo respecto al obtenido en el tratamiento de polietileno azul (0.46 ± 0.44 g planta⁻¹). Los datos de peso seco de la raíz (PSR)

mostraron una alta correlación con los del peso fresco de la raíz ($r=0.96$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

En cuanto a las correlaciones entre la biomasa de la raíz y las restantes variables de asimilación de CO_2 y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la biomasa seca de la raíz y la cantidad de radiación bajo las películas ($r=0.89$, $p<0.01$) así como con la asimilación de CO_2 ($r=0.85$, $p=0.017$). La biomasa fresca de la raíz se asoció positivamente con los valores promedio del índice refractométrico ($r=0.84$, $p=0.019$) y de forma negativa con los valores máximos de pH en el extracto de los peciolo ($r=-0.82$, $p=0.025$). Por otra parte se encontró correlación negativa entre el punto de compensación para la asimilación de CO_2 y la biomasa fresca de la raíz ($r=-0.79$, $p=0.03$) y lo mismo ocurrió con la concentración calculada promedio de CO_2 en el mesófilo ($r=-0.76$, $p=0.048$).

En relación al peso fresco total (PFT) el promedio del tratamiento de malla sombra simple fue de 127.29 ± 1.20 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente al obtenido en los tratamientos de polietileno verde (36.95 ± 1.23 g planta⁻¹) y de polietileno azul (25.76 ± 1.20 g planta⁻¹). Los datos de peso seco total (PST) mostraron una alta correlación con los del peso fresco total ($r=0.94$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

En cuanto a las correlaciones entre la biomasa total y las restantes variables de asimilación de CO_2 y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la biomasa seca total y la densidad de flujo fotónico de la radiación ($r=0.93$, $p<0.01$) al igual que con el diferencial redox (REd) en los extractos de peciolo ($r=0.81$, $p=0.026$). La biomasa fresca y seca totales se correlacionaron positivamente con la actividad de asimilación de CO_2 ($r=0.88$, $p<0.01$) (Figura 35) y con los valores promedio del índice refractométrico ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otro lado el punto de compensación para la asimilación de CO_2 mostró correlación negativa con la biomasa fresca aérea ($r=-0.84$, $p=0.017$) y lo mismo ocurrió con la concentración calculada promedio de CO_2 en el mesófilo ($r=-0.80$, $p=0.03$).

Con los datos de peso seco y fresco se obtuvieron los contenidos relativos de materia seca en las plantas y el cociente de la biomasa seca de la raíz y la biomasa aérea, dichos datos se anotan en el Cuadro 41.

Para el contenido relativo de materia seca en las partes aéreas se observó correlación positiva pero no significativa con los datos de densidad de flujo fotónico de la radiación. Sin embargo, los promedios más alto y más bajo correspondieron con los promedios más alto y bajo de cantidad de radiación. Respecto al contenido relativo de materia seca total este mostró una distribución muy parecida al observado para las partes aéreas.

Cuadro 41. Valores promedio por tratamiento para las variables cantidad relativa de materia seca y el cociente de la biomasa seca de la raíz y la biomasa seca aérea.

TRATAMIENTO	CRMSA	CRMSR	CRMST	PSR/PSA
PE azul	0.120	0.238	0.122	0.029
PE verde	0.154	0.196	0.156	0.058
PE naranja	0.153	0.182	0.134	0.044
PE rojo	0.133	0.196	0.135	0.060
PE blanco	0.136	0.239	0.141	0.086
MSD	0.138	0.175	0.140	0.044
MSS	0.151	0.195	0.154	0.078

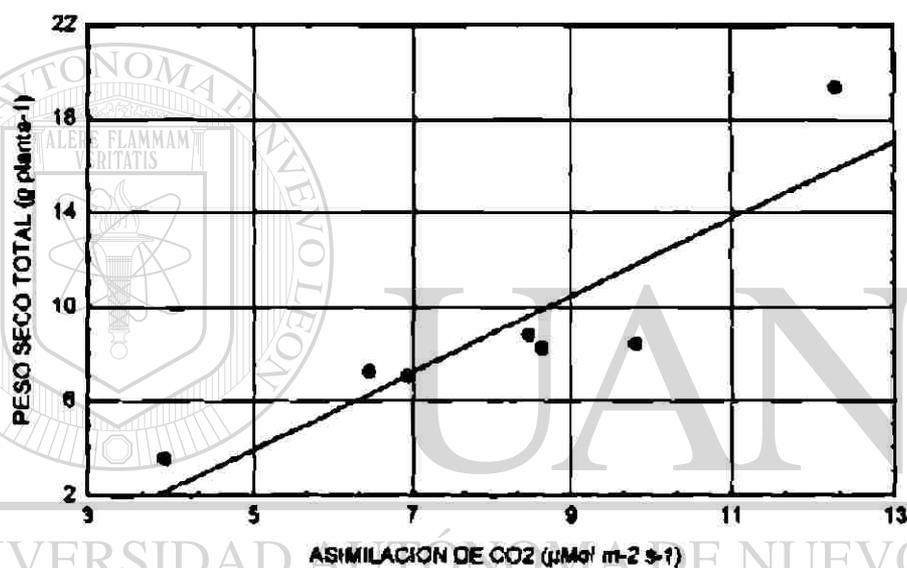
El contenido relativo de materia seca (CRMS) expresa la cantidad en gramos de biomasa seca por cada gramo de agua en los tejidos. CRMSA es el contenido relativo de materia seca en las estructuras aéreas, CRMSR es la cantidad relativa de materia seca en la raíz y CRMST es el contenido relativo de materia seca total. PSR/PSA es el cociente de las biomasa de la raíz y aérea. MSD es la abreviatura de malla sombra doble y MSS es la de malla sombra simple.

Al contrario que para el contenido relativo de materia seca aérea el de la raíz (CRMSR) presentó correlación negativa pero igualmente no significativa con la cantidad de radiación. En el Cuadro 41 puede verse que el tratamiento de polietileno azul tiene el segundo valor más alto de CRMSR, mientras que el de la malla sombra simple tiene el segundo más bajo.

Las variables de cantidad relativa de materia seca no mostraron relación significativa con otras variables a excepción de los niveles de minerales en base seca. El contenido relativo de biomasa seca aérea se correlacionó negativamente con el sodio en los folíolos ($r=-0.85$, $p=0.016$). Por otra parte el contenido relativo de materia seca en la raíz mostró relación positiva pero no significativa con la concentración de hierro en los folíolos ($r=0.74$, $p=0.059$), negativa con la de

manganeso en folíolos ($r=-0.91$, $p<0.01$) y de manganeso en los pecíolos ($r=-0.89$, $p<0.01$) y asimismo el contenido relativo de materia seca en la raíz se asoció negativamente con el contenido de sodio en los pecíolos ($r=-0.85$, $p=0.015$). Para esta última correlación se tuvo la contraparte de un efecto positivo del sodio cuando este se acumuló preferencialmente en los folíolos ($r=0.80$, $p=0.03$), es decir cuando el cociente foliolo/pecíolo fue alto se encontró mayor acumulación relativa de biomasa seca en la raíz, una respuesta análoga a la descrita para la remolacha azucarera (Shumilova y Magomedov, 1989).

Figura 35. Respuesta de la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a los valores promedio de asimilación de CO_2 en hojas individuales de plantas de espinaca.



La ecuación de la curva que aparece en la gráfica se anota a continuación:

$$\text{PST} = -4.2837 + 1.64 (\text{Aa})$$

$$R^2 = 0.75$$

En cuanto a las variables medidas en el extracto de los pecíolos el contenido relativo de materia seca en las partes aéreas mostró relación lineal cercana a la significancia con el contenido promedio de potasio en el extracto fresco de los pecíolos ($r=0.71$, $p=0.08$). Para el contenido relativo de materia seca en la raíz se encontró relación lineal negativa pero también no significativa

con el diferencial redox (REd) calculado para los datos de los extractos de peciolo ($r=-0.72$, $p=0.067$).

El cociente de la biomasa seca de la raíz y la parte aérea (PSR/PSA) no mostró correlación significativa ($p>0.05$) con la densidad de flujo de la radiación bajo las películas, si bien dicha correlación fue positiva ($r=0.59$) tal como fue reportado por Allard et al. (1991) y Barnes y Bugbee (1991).

Se encontraron correlaciones significativas del PSR/PSA con otras variables como el diámetro de los peciolo ($r=0.88$, $p<0.01$) y el pH del extracto de los peciolo ($r=-0.77$, $p<0.05$). Con la concentración de minerales en base seca en los folíolos y peciolo se obtuvieron varios coeficientes de correlación significativos que fueron negativos para el nitrato en los folíolos ($r=-0.77$, $p<0.05$), el magnesio en los folíolos ($r=-0.93$, $p<0.01$) y el potasio en los peciolo ($r=-0.92$, $p<0.01$), es decir, con aquellos elementos cuya concentración mostró correlación negativa con la irradiancia y la productividad de las plantas. Por otra parte, con la concentración de fósforo como fosfato en los peciolo el PSR/PSA se correlacionó positivamente ($r=0.78$, $p<0.05$) y lo mismo ocurrió con los cocientes de las concentraciones folíolo/peciolo para el azufre ($r=0.76$, $p<0.05$) y el potasio ($r=0.82$, $p<0.05$). Esto significa que la mayor acumulación relativa de azufre y potasio en los folíolos respecto a los peciolo se asoció con un mayor reparto relativo de biomasa hacia la raíz.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN 4.3.3.2. LONGITUD Y DIAMETRO DE LOS PECIOLOS Y AREA DE LA LAMINA FOLIAR. [®] DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Para estos tres caracteres se detectaron diferencias significativas al nivel $\alpha=0.01$ en los análisis de varianza para el factor tratamientos. Los valores promedio por tratamiento para estas variables se anotan en el Cuadro 42.

El promedio más bajo para la longitud del peciolo (LP) correspondió al tratamiento de la malla sombra simple 8.91 ± 0.70 cm. El más alto, con casi el doble de la longitud promedio, fue el de polietileno verde con 16.00 ± 0.66 cm. Es decir, la longitud del peciolo se relacionó de manera aproximadamente inversa con los valores promedio de densidad de flujo fotónico de la radiación.

Sin embargo las mayores longitudes, observadas en el polietileno verde y en el rojo, no correspondieron precisamente a los tratamientos con menor radiación. Correspondiendo con esto la correlación entre la longitud del peciolo y la densidad de flujo de la radiación fue negativa pero no significativa ($r=-0.64$, $p=0.11$). La longitud del peciolo es una respuesta que depende tanto de la irradiancia como del balance espectral a través de la acción de diferentes fotorreceptores (Smith, 1982), es probable que por ello la respuesta a la irradiancia no se ajustara a una tendencia lineal.

Cuadro 42. Valores medios y error estándar (E.E.) de la media para las variables longitud del peciolo (LP) en centímetros, diámetro del peciolo (DP) en milímetros y área foliar (AF) en centímetros cuadrados.

VARIABLE	TRATAMIENTO	PROMEDIO ± E.E.	
LONGITUD DEL PECIOLLO (cm)	MSS	8.91±0.70	d*
	MSD	9.17±0.58	d
	NARANJA	10.06±0.31	cd
	BLANCO	10.95±0.63	bcd
	AZUL	11.95±0.56	bc
	ROJO	12.26±0.21	b
	VERDE	16.00±0.66	a
DIAMETRO DEL PECIOLLO (mm)	AZUL	3.96±0.11	d
	NARANJA	4.13±0.13	cd
	MSD	4.43±0.15	bcd
	ROJO	4.37±0.16	bcd
	MSS	4.72±0.18	bc
	VERDE	4.89±0.15	b
	BLANCO	5.65±0.10	a
AREA FOLIAR PROMEDIO (cm ²)	NARANJA	69.31±3.48	b
	AZUL	74.14±3.68	b
	MSS	75.93±4.00	b
	MSD	79.11±1.73	b
	ROJO	81.06±4.04	b
	BLANCO	83.46±4.30	b
	VERDE	113.91±8.07	a

* Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre si de acuerdo a una prueba de Duncan. MSD es el tratamiento de malla sombra doble y MSS es el tratamiento de malla sombra simple.

En cuanto a las correlaciones con otras variables la longitud del peciolo se asoció positivamente con aquellas variables que se correlacionaron negativamente con la densidad de flujo de la radiación, como la concentración de calcio en base seca en los peciolos ($r=0.82$, $p=0.025$), el

nivel de sodio en el extracto de los peciolo ($r=0.87$, $p=0.01$) y la conductividad eléctrica en el mismo extracto de los peciolo ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otra parte, con los valores promedio del índice refractométrico la correlación fue negativa ($r=-0.85$, $p=0.015$).

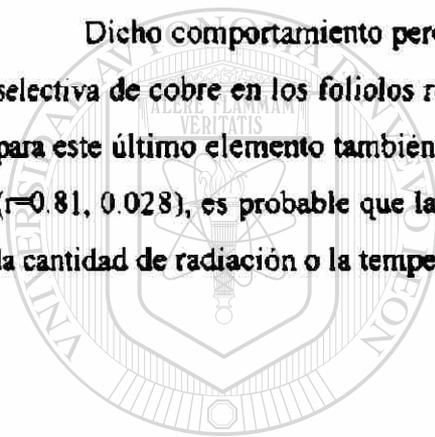
En cuanto al diámetro del peciolo (DP) este carácter morfológico mostró también gran variación entre los tratamientos, correspondiendo el promedio más bajo al polietileno azul, con 3.96 ± 0.11 mm), y el promedio más alto al polietileno blanco con 5.65 ± 0.10 mm. No se detectó correlación significativa entre la cantidad de radiación bajo las películas y el diámetro del peciolo, si bien la asociación entre ambas variables fue positiva

El diámetro del peciolo no mostró relación significativa con la asimilación de CO_2 pero si en cambio se correlacionó de forma negativa con la concentración promedio de CO_2 en el dosel de las plantas ($r=-0.80$, $p=0.03$) y con el pH del extracto de los peciolo ($r=-0.90$, $p<0.01$). Con las concentraciones de minerales en base seca el diámetro del peciolo se correlacionó negativamente con la concentración de potasio en los peciolo ($r=-0.86$, $p=0.01$), con el contenido de cobre en los peciolo ($r=-0.79$, $p=0.035$), con la concentración de nitrato en los folíolos ($r=-0.86$, $p=0.01$) y con el contenido de magnesio en los folíolos ($r=-0.80$, $p=0.03$). En cambio, el diámetro del peciolo se asoció positivamente con el cociente de las concentraciones de azufre folíolo/peciolo ($r=0.76$, $p=0.047$), es decir se presentó mayor diámetro de los peciolo al aumentar la concentración de azufre en los folíolos respecto a los peciolo. De hecho la concentración de azufre en los peciolo se correlacionó de forma negativa aunque no significativa con el diámetro de los peciolo. El mismo efecto positivo se encontró con respecto al cociente folíolo/peciolo para la concentración de cobre ($r=0.80$, $p=0.028$).

El área foliar promedio por hoja (AF) mostró un rango de variación muy alto, de 69.31 ± 3.48 cm^2 para el polietileno naranja hasta 113.91 ± 8.07 cm^2 para el polietileno verde. Sin embargo, las diferencias entre los valores promedio del tratamiento de polietileno naranja con los restantes tratamientos fueron relativamente pequeñas y por ello formaron un grupo homogéneo en donde el único tratamiento estadísticamente diferente fue el polietileno verde. Por otra parte no se detectó correlación significativa entre los datos de área foliar y los de asimilación de CO_2 o densidad de flujo fotónico de la radiación.

Al igual que la longitud del peciolo el área foliar promedio por hoja mostró correlación positiva con el contenido de sodio del extracto de los peciolos ($r=0.86$, $p=0.046$) y con los valores mínimos de la conductividad eléctrica del mencionado extracto ($r=0.79$, $p=0.03$). También se presentó correlación positiva entre el área foliar y la concentración de calcio en los peciolos en base seca ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otra parte los valores del área foliar promedio se correlacionaron significativamente con el cociente de la concentración en base seca de foliolo/peciolo en el caso del calcio ($r=0.85$, $p=0.015$) al igual que en el caso del cobre ($r=0.82$, $p=0.02$). Es interesante que el nivel de calcio en los peciolos modifique positivamente el área foliar siempre y cuando el mismo nivel de calcio en los peciolos se presente en cierta relación respecto a la concentración en los foliolos.

Dicho comportamiento pero a la inversa se presentó para el cobre, en donde la acumulación selectiva de cobre en los foliolos respecto a los peciolos se asoció con mayor área foliar. Dado que para este último elemento también se encontró dicha respuesta positiva para la longitud del peciolo ($r=0.81$, $p=0.028$), es probable que la respuesta de acumulación diferencial del cobre se relacione con la cantidad de radiación o la temperatura a la cual se vieron sometidas las plantas.



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

V. DISCUSION GENERAL

El uso de los filtros espectrales, bien sea las películas fotocromáticas de polietileno y polipropileno o las películas de polietileno y las mallas sombra, permitió modificar extensamente las características de la radiación transmitida por los mismos. Estas modificaciones se tradujeron a su vez en cambio en las actividades fisiológicas, en la morfología y en la acumulación de biomasa de las plantas.

En el primer trabajo experimental con las plantas de lechuga y películas fotocromáticas se encontró alta correlación entre los caracteres de la radiación y la respuesta de la planta en cuanto a la asimilación de CO_2 . Sin embargo dicha respuesta no se observó en la acumulación de biomasa y el rendimiento. Tanto la radiación como la actividad de asimilación de CO_2 fueron predictores pobres de la biomasa acumulada por las plantas en la cosecha.

Por otra parte los caracteres morfológicos de las plantas de lechuga, como la altura o longitud de las hojas así como la cantidad promedio de estructuras foliares, mostraron las respuestas esperadas de acuerdo a las diferencias en las variables de radiación bajo las películas. De acuerdo a estos resultados es probable que la ausencia de la respuesta esperada en la biomasa fuera debida a factores originalmente no considerados en el estudio, y no tanto a una falla intrínseca del sistema experimental en la obtención de las mencionadas respuestas. Aparentemente la limitación fue de tipo nutricional ya que, en el segundo trabajo experimental con *S. oleracea*, en donde se controlaron aquellos factores que se sospechaba fueron restrictivos, se obtuvieron las respuestas esperadas, en forma de correlaciones altas de la radiación con la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa por las plantas.

Aparentemente los resultados anteriores indican la separación de los sistemas de regulación de la morfología y de las estrategias adaptativas orientadas a optimizar la explotación del dosel respecto del conjunto de actividades de modulación y regulación relacionadas con la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa.

5.1. CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE ESPECTRAL.

La máxima densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa registrada bajo las películas fotocromáticas se ubicó entre 1100 y 1300 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En cambio bajo las películas coloreadas de polietileno y las mallas sombra, a excepción de estos últimos tratamientos que alcanzaron niveles comparables de densidad de flujo de la radiación, los valores estuvieron abajo de los niveles de saturación lumínica que se han observado para diferentes especies C_3 y que se encuentran entre 800 y 1000 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación en el rango de 400 a 700 nm (Sanchez *et al.*, 1989 y datos del autor no publicados). Sin embargo, incluso dichos valores bajos de densidad de radiación fotosintéticamente activa fueron comparables a los óptimos reportados para el crecimiento de hortalizas de hoja bajo condiciones de iluminación artificial (Ito, 1989).

En el experimento con plantas de lechuga se llevó a cabo el registro del balance espectral utilizando un espectroradiómetro y por ello se cuenta con los datos sobre las densidades de flujo fotónico en cada banda espectral. Para el experimento con plantas de espinaca se contó únicamente con los datos de la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa. Dado que los estudios se llevaron a cabo a campo abierto en diferentes regiones geográficas se presentaron necesariamente diferencias en el tipo de suelo y en los regímenes de temperatura. Sin embargo, más que una desventaja, dicha variación fue importante ya que permitió la comparación de los resultados y obligó a meditar más profundamente acerca de la manera en que las plantas se adaptan y responden a la radiación bajo diversas condiciones.

Para el experimento de la lechuga con películas fotocromáticas la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) para el testigo sin película 801.30 MJ m^{-2} , con un promedio de 11.45 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$, por otro lado el promedio global de IRFA bajo las películas experimentales fue de 596.83 MJ m^{-2} , con un promedio de 8.53 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$, dando un diferencial en el período de crecimiento de 204.48 MJ m^{-2} a favor del testigo sin película. Por otro lado, el valor mínimo reportado de irradiancia fotosintética necesaria para un crecimiento adecuado de las plantas es de 1.25 a 2.5 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$ (Vince-Prue y Canham, 1983), cantidad muy por abajo de la obtenida para los diferentes tratamientos. Este dato ilustra que las plantas de lechuga no fueron sometidas a cantidades deficientes de radiación, todos los tratamientos presentaron niveles de densidad de flujo fotónico de

radiación fotosintéticamente activa superiores a los niveles de saturación reportados (Sanchez *et al.*, 1989). Más bien la diferencia clave entre las películas se refirió al balance espectral de la radiación, que para el polietileno presentó características de sesgo al rojo en combinación con menor densidad de flujo promedio de radiación y para el polipropileno de sesgo al azul en combinación con mayor densidad de flujo de la radiación.

Los resultados sobre las características espectrales tan dispares encontradas en el polietileno vs. el polipropileno, con este último presentando un mayor enriquecimiento en radiación azul respecto al rojo, fueron inesperados. Este sesgo al azul de la radiación bajo las películas de polipropileno, detectado también como aumento en el índice espectral RRL, se correlacionó con menor actividad de asimilación de CO₂ y mayor acumulación de biomasa seca. En cambio para las películas de polietileno se presentó la situación contraria, es decir mayor actividad promedio de asimilación de CO₂ y menor acumulación de biomasa. Se encontró en ambos casos que el mayor efecto se debió a las diferencias en el sesgo espectral azul/rojo, y se encontró escaso efecto de la variación en el cociente RRL.

Estas respuestas contrarias en asimilación de CO₂ y en acumulación de biomasa encontradas entre las películas pudieron resultar de diferencias en la temperatura bajo las películas. A este respecto Salinas y Pearson (1994) detectaron un efecto negativo de la temperatura sobre el rendimiento de fruto en plantas de tomate bajo diferentes tipos de películas de polietileno en microtúneles. Sin embargo, en el trabajo experimental de la lechuga el diseño de los filtros espectrales permitió una adecuada ventilación y por ende no se detectaron temperaturas foliares diferentes entre las plantas bajo las películas de polietileno con respecto a las de polipropileno y tampoco correlación entre las actividad estomática o la asimilación de CO₂ y la temperatura.

Más que un efecto de la temperatura es probable que las necesidades de fertilización, e incluso de las necesidades hídricas, fueran diferentes entre las plantas. Esto de acuerdo a la cantidad total de radiación por un lado, y por otra parte de acuerdo al diferente balance espectral que pudo imponer diferentes exigencias sobre la cantidad y composición del aparato bioquímico de las plantas tal y como fue reportado por Kasperbauer (1988). Este efecto ha sido observado para diferentes especies de plantas y se sabe que la restricción en el aporte de agua (Demmig *et al.*,

1988), de CO₂ o bien de un elemento bajo una condición dada modifica la eficiencia del sistema fotosintético (Brooks, 1986; Morales *et al.*, 1994; Anderson *et al.*, 1995).

En la literatura consultada no se tienen antecedentes del reporte de diferencias entre películas fabricadas con distintas resinas. De hecho la literatura sobre películas para invernadero se centra en trabajos sobre características de transmisión de radiación fotosintéticamente activa en películas de resina de polietileno con diferentes aditivos para mejorar sus propiedades térmicas y de condensación de humedad. En dichos trabajos se encontró que la presencia de aditivos mejoró las características de transmisión de radiación en el rango activo para la fotosíntesis (Raviv y Allingham, 1983; Toneatti, 1989). Por otra parte en los reportes sobre el efecto del balance espectral en el desempeño de las plantas los resultados se refieren no al balance en un rango amplio, como el azul/rojo, concentrándose más bien en los efectos de modificar el balance en el rango estrecho RRL relacionado con la respuesta del fitocromo (Kasperbauer, 1988, 1992; McMahon *et al.*, 1991). Sin embargo, en el experimento con las películas fotocromáticas las diferencias en los balances RRL no se correlacionaron significativamente con las respuestas de las plantas y si, por otro lado, lo hicieron los valores del índice de sesgo azul/rojo.

Respecto a los aditivos fotocromáticos no se tienen antecedentes sobre su aplicación como aditivos en películas para invernadero. El efecto de dichos compuestos fue modificar apreciablemente la cantidad de radiación transmitida por las películas fotocromáticas respecto a las películas blanco, aumentando la cantidad de radiación en las bandas activas para la fotosíntesis (400-700 nm) bajo las películas de polietileno y disminuyéndola o cambiando la misma en forma mínima para el caso de las películas de polipropileno. Para el polietileno se tienen antecedentes de incremento en la transparencia a la radiación fotosintéticamente activa al añadir aditivos anticondensación en películas para invernadero (Toneatti, 1989) o en películas para microtúneles (Salinas y Pearson, 1994). Sin embargo para el polipropileno no se dispone de esta clase de información.

Aparentemente la interacción de los aditivos fotocromáticos con las películas de polietileno y polipropileno es compleja y genera respuestas no lineales en la transmisión de la radiación. Dichas respuestas se tradujeron en la modificación del complejo de caracteres que definen el balance

espectral y asimismo estas respuestas se encontraron entre las plantas bajo las películas. Efectivamente, al examinar la distribución de los datos de asimilación de CO_2 y de acumulación de biomasa seca para los tratamientos testigo se encontraron ajustes adecuados con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa acumulada durante la temporada. Dicha tendencia, con una respuesta lineal seguida de una meseta que indica el nivel de saturación lumínica, ha sido descrita por Hesketh y Moss (1963) y por Gates (1980). Sin embargo para las plantas bajo las películas fotocromáticas dicha distribución no se observó, encontrándose grandes diferencias entre los promedios de los tratamientos, diferencias debidas con toda seguridad a las modificaciones en el ambiente espectral.

En los resultados del segundo experimento, utilizando plantas de espinaca bajo películas comerciales de polietileno y mallas sombra, no se contó con la información respecto al balance espectral. Sin embargo los datos de la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa se correlacionaron muy bien con los de asimilación de CO_2 y ambos con los de biomasa, situación que no se consiguió en el experimento de la lechuga. Se observó una tendencia muy clara mayor densidad de flujo igual a mayor asimilación de CO_2 igual a mayor biomasa seca. Sin embargo en cuanto a los caracteres morfológicos no se observó dicha distribución y, al igual que en los resultados de la lechuga con películas fotocromáticas, al parecer la asimilación de CO_2 y la biomasa parecen estar regidos por esquemas de regulación diferentes a los de los caracteres morfológicos.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

5.2. ASIMILACION DE CO_2 Y ACUMULACION DE BIOMASA SECA.

Se seleccionaron para los estudios aquí reportados plantas como la lechuga y la espinaca ya que ambas son modelos simples en donde las estructuras que llevan a cabo la captura de radiación y la asimilación de CO_2 son asimismo las estructuras que se cosechan. El transporte de fotosintatos de las hojas hacia el tallo y a la raíz, así como el transporte inverso de agua y minerales de la raíz a las hojas no está sometido a las complejidades de regulación que se presentan en las plantas en donde se cosecha fruta o semillas.

El hecho de reportar resultados para especies diferentes se basa en la estrategia del proyecto del cual los estudios aquí reportados forman parte. En lugar de seleccionar una especie como modelo de trabajo se llevaron a cabo estudios de la respuesta a la radiación sobre cierta cantidad de especies de plantas C3 y C4 con diferentes características de crecimiento y en las cuales las estructuras que se cosechan son hojas, tallos o tallos modificados o bien semillas o frutas. Estos trabajos experimentales se encuentran aún en curso.

Los valores máximos de asimilación de CO₂ para los diferentes tratamientos en las plantas de lechuga cayeron en el rango de 14 a 36 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO₂ con máximos de densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa entre 856 y 1599 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para la espinaca los valores de asimilación cayeron en el rango de 7.17 a 23.26 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO₂ con máximos de densidad de flujo de radiación entre 241.7 y 1238.5 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se encontró correlación alta entre los valores de asimilación de CO₂ y la biomasa seca en el caso de la espinaca, pero no para la lechuga en la cual la correlación fue no significativa incluso al separar los datos de polietileno de los de polipropileno.

Aunque teóricamente puede esperarse relación lineal entre la actividad de asimilación de CO₂ y la biomasa seca acumulada por las plantas dicha relación no siempre se observa sobre todo al considerar cultivos de grano como la soya o el trigo. Las razones para explicar esta aparente paradoja son múltiples y fueron tratadas ampliamente por Gifford y Evans (1981). Entre otras razones se citan que las lecturas en hojas individuales no representan el comportamiento del dosel completo (Wells *et al.*, 1982), que las lecturas no representan la integración temporal de todo el proceso en la temporada de crecimiento (Gifford y Evans, 1981) o bien que por cuestiones de diseño anatómico la misma morfología de las hojas de las plantas con alta capacidad de asimilación de CO₂ es incompatible con altos rendimientos de semilla (Ogren, 1978).

La presencia de diferencias en biomasa seca no correlacionadas con las actividades de asimilación de CO₂ pudieron ser resultado de cambios en la asimilación de CO₂ posteriores a la formación del repollo, como las reportadas por Wheeler *et al.* (1994). Las lecturas de asimilación de CO₂ en la lechuga fueron realizadas únicamente en el período previo a la formación del repollo. Asimismo las mediciones se llevaron a cabo en hojas individuales y no en plantas o doseles

completos y es probable que las hojas envoltentes no representasen el comportamiento de la planta completa como fue reportado por Wells *et al.* (1982) para la planta de soya.

Otra alternativa para explicar la ausencia de correlación entre la asimilación de CO₂ y la biomasa de la planta es la desviación selectiva de la maquinaria sintética hacia la síntesis de productos con mayor costo metabólico (Penning de Vries *et al.*, 1974). Si esto fue así entonces sería un punto importante en cuanto a la determinación de otras variables como el contenido relativo de materia seca y el índice de cosecha. Por otro lado, también la diferente estructura del dosel (índice de área foliar y ángulo foliar), que se sabe cambia en respuesta a las diferencias en irradiancia y calidad espectral, modifica la relación entre tasa de asimilación de CO₂ por hojas individuales y la producción de materia seca en la planta o dosel completo (Yoshida, 1972).

Todo esto sin embargo no explica el porqué en el caso de la espinaca si se observó correlación entre la asimilación de CO₂ y la biomasa de la planta. La comparación de los datos del experimento de la lechuga y películas fotocromáticas con los del experimento con espinacas apunta entonces a que la ausencia de correlación entre las lecturas de asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca surgió no tanto de restricciones innatas a la mecánica del proceso o como resultado de esquemas de muestreo inadecuados, más bien al parece dependió de restricciones ambientales que pudieron dar lugar por un lado a menor capacidad de asimilación de CO₂ (fotoinhibición), que la mayor actividad de asimilación de CO₂ no fuera acompañada de un incremento concomitante en el transporte de fotosintatos hacia las pozas metabólicas o bien que la respuesta dependa de las diferentes áreas geográficas en que se realizó el estudio. En cuanto a este último punto, sin embargo, la misma ausencia de correlación entre las lecturas de asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca ha sido observada en otras especies bajo condiciones de invernadero y campo abierto (datos del autor no publicados).

Para el caso de la lechuga la evidencia de restricciones en la asimilación de CO₂ y el transporte de fotosintatos es indirecta. Surge por un lado del hecho de encontrarse una relación negativa de la irradiancia y el enriquecimiento en azul con la asimilación de CO₂, cuando dicha relación ha sido reportada positiva en ambientes controlados (Britz y Sager, 1990). Por otra parte se tiene la mencionada ausencia de correlación entre la biomasa seca y la asimilación de CO₂ así como

la correlación positiva encontrada entre esta última y el área foliar específica (la cual generalmente se asocia con acumulación de carbohidratos no estructurales en las hojas), lo que indica que probablemente los valores bajos de asimilación de CO_2 tuvieron aparejados menor área foliar por cada unidad de biomasa seca. Esta última respuesta ha sido reportada en caso de restricciones ambientales como ausencia de agua o estrés salino, niveles subóptimos de nutrientes (Wright *et al.*, 1994) o bien niveles muy bajos de expresión de Rubisco (Fichtner *et al.*, 1993).

Kasperbauer (1987) reportó esta misma respuesta negativa en algodónero encontrando menor asimilación de CO_2 al aumentar el nivel de RRL (un indicador de sesgo hacia el azul) esto en base al peso fresco de la lámina foliar no encontrando diferencias en términos de área. Igualmente Warrington y Mitchell (1976) quienes trabajaron en un ambiente controlado con iluminación artificial, observaron un efecto negativo del enriquecimiento en azul sobre la acumulación de biomasa seca, sin embargo estos autores no estimaron directamente la asimilación de CO_2 .

Se sabe que los ambientes de radiación con sesgo espectral hacia el azul modifican la maquinaria bioquímica de captura de radiación y de reducción del CO_2 . Sin embargo los reportes indican que dichas modificaciones más bien se traducen mayor productividad de las plantas (Voskresenskaya, 1979). Entre los cambios reportados se tienen las modificaciones en el contenido de clorofila así como en el balance entre clorofila a y clorofila b que son determinados por la irradiancia y el balance azul/rojo (McMahon *et al.*, 1991; Valenzuela *et al.*, 1991) y por el valor del índice RRL (Kasperbauer, 1988). Dichas modificaciones se orientan hacia la adaptación de la actividad fotosintética a las condiciones de alta irradiancia.

En las plantas de espinaca se encontró que los niveles más altos de radiación se tradujeron en mayor asimilación de CO_2 y asimismo en lecturas más altas del índice refractométrico en los extractos de peciolo. Esto se correlacionó positivamente con la biomasa seca acumulada por las plantas. Dichos resultados concuerdan con los de Ito (1989) y de Britz y Sager (1990) quienes encontraron efecto positivo de la irradiancia global y del enriquecimiento en azul sobre el transporte de fotosintatos. Sin embargo es interesante que los resultados, tanto de Britz y Sager (1990) como de Ito (1989), marquen correlación positiva entre la asimilación de CO_2 y el enriquecimiento en azul y que hayan sido obtenidos, al igual que los datos para las espinacas, bajo condiciones de

relativamente baja densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (de 250 a 500 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los mencionados autores observaron una relación negativa entre la asimilación de CO_2 y el área foliar específica (una respuesta clásica al sombreado por vegetación) la cual fue positiva para el caso de la lechuga. De acuerdo a estos datos el efecto del sesgo espectral hacia el azul sobre la acumulación de biomasa por la planta puede tener cierta dependencia de la irradiancia global, siendo positivo en presencia de baja irradiancia y negativo arriba de cierto umbral de la misma.

En diferentes trabajos se ha observado que la adaptación de las plantas a la alta irradiancia, que consiste básicamente en modificaciones del aparato fotosintético (Schmid, 1991; Adamska *et al.*, 1992), de la morfología y estructura del dosel así como de la anatomía foliar, requiere que la radiación tenga un cierto contenido de azul (Britz y Sager, 1990; McMahon *et al.*, 1991). Por otro lado, la luz azul monocromática, o los ambientes espectrales muy enriquecidos en azul, promueven la descomposición de carbohidratos no estructurales e incrementa la tasa respiratoria en los tejidos tanto fotosintéticos como no fotosintéticos (Kowallik, 1982; Poffenroth *et al.*, 1992).

En las plantas de lechuga se observó menor asimilación de CO_2 en presencia de mayor irradiancia y de enriquecimiento en azul así como una disminución paralela en los valores del área foliar específica que indica probable acumulación de carbohidratos no estructurales en las hojas. Estos resultados parecen indicar por un lado que la mera presencia de cierto contenido de radiación azul no asegura la adaptación a la alta irradiancia y que para obtener una respuesta óptima a la radiación es necesario considerar otros factores como el estado hídrico de la planta (Demmig *et al.*, 1988) y el contenido de nutrientes en los tejidos tal como fue reportado para el fósforo (Brooks, 1986), el nitrógeno (Evans y Terashima, 1987) o el hierro (Morales *et al.*, 1994) en los tejidos.

El efecto de los niveles bajos de fósforo en los tejidos es interesante ya que bajo esta condición el rendimiento cuántico fotosintético se reduce, sin modificarse el contenido de clorofila o la absorbancia foliar. Se presenta entonces reducción tanto en la actividad como en la estabilidad de Rubisco y la actividad de asimilación de CO_2 disminuye modificarse apreciablemente la resistencia estomática o la concentración de CO_2 en el mesófilo (Brooks, 1986). Esta situación presenta cierto parecido con las respuestas observadas en el experimento con *L. sativa*, considerando tanto la baja asimilación de CO_2 como la probable acumulación de carbohidratos en

las hojas. Es probable que la deficiencia de fósforo, un problema común en los suelos calcáreos, fuera un factor que contribuyó a los resultados obtenidos.

Respecto a la relación entre la biomasa seca por planta y la integral de la irradiancia fotosintética en el experimento de la lechuga, no se detectó correlación consistente entre estas variables considerando el conjunto de los datos, es decir, fotocromáticos más tratamientos testigo. Sin embargo, tomando en cuenta solo los testigos bajo películas sin fotocromáticos y en el testigo sin película se encontró una fuerte relación lineal entre la irradiancia fotosintética y la biomasa seca promedio por planta ($R^2=0.99$, $p<0.01$). En el experimento de la espinaca no se contó con los datos de la integral de la irradiancia fotosintética pero también se encontró correlación lineal muy alta ($r=0.93$, $p<0.01$) entre la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa y la biomasa seca por planta.

En cuanto al contenido relativo de materia seca tanto en el experimento de la lechuga como en el de la espinaca se encontraron correlaciones positivas pero no significativas entre esta variable y la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa. Para la integral de la irradiancia fotosintética la respuesta observada en la lechuga fue prácticamente la misma que para la biomasa seca por planta, es decir, correlación significativa entre los datos de los tratamientos testigo pero ausencia de correlación para los datos de los tratamientos con fotocromáticos. Con los índices espectrales registrados en el experimento con las plantas de lechuga el contenido relativo de materia seca mostró correlación positiva con aquellos indicadores de sesgo hacia las bandas espectrales más energéticas como el rojo-rojo lejano y la densidad de flujo de radiación ultravioleta. Este último resultado también fue observado en *Cucumis sativus* por Britz y Adamse (1994) quienes demostraron que la exposición a niveles elevados de radiación UV incrementa la densidad del tejido foliar de las plantas al aumentar la acumulación de almidones en las hojas.

La respuesta lineal de la biomasa seca frente a la integral de la irradiancia fotosintética ha sido observada en estudios en ambientes controlados en presencia de baja irradiancia (Barnes y Bugbee, 1991) y fue también reportada por Warrington y Norton (1991) y Bugbee y Salisbury (1988) quienes simularon en cámaras de crecimiento las condiciones de la integral de irradiancia fotosintética observadas en campo abierto en zonas templadas. Por otra parte Bugbee y Salisbury

(1988) observaron la interacción de la integral de irradiancia fotosintética con el fotoperiodo y con la irradiancia instantánea en ausencia de diferencias en la calidad espectral, siendo mejor para obtener alta productividad (dado un valor de integral de irradiancia fotosintética) la presencia de fotoperiodos largos y bajos valores instantáneos de irradiancia.

En cuanto al contenido relativo de materia seca se reportó correlación positiva con la densidad de flujo de radiación total o de radiación fotosintéticamente activa en *Clusia minor*, una planta arbórea tropical (Franco *et al.*, 1991), así como en plantas de lechuga (Basoccu y Nicola, 1991). Al igual que aquí, en dichos trabajos se reportó asociación positiva entre el contenido relativo de materia seca y el peso seco de las plantas.

Considerando lo anterior es probable que las modificaciones en el balance espectral, inducidas por los aditivos fotocromáticos, desviaran la respuesta lineal esperada en la acumulación de materia seca y en el contenido relativo de materia seca frente a la cantidad de radiación fotosintéticamente activa. Es probable que este resultado sea consecuencia de diferentes necesidades hídricas o de nutrición, o bien de modificaciones en el balance hormonal o metabólico que surgieron en respuesta a los distintos ambientes espectrales. Estas diferencias de hecho se observaron en el experimento con plantas de espinaca, en donde resultó que la concentración de nitrato, fosfato, azufre, potasio y cobre en folíolos y peciolas así como la de potasio en los extractos frescos de peciolas, se correlacionaron con la acumulación de biomasa seca y fueron dependientes de la irradiancia.

En el experimento con películas fotocromáticas no se observaron diferencias significativas en los promedios de biomasa seca por planta para las películas de polietileno y polipropileno, sin embargo el mayor valor promedio correspondió a los tratamientos de polipropileno. Dichas películas mostraron asimismo valores más altos de los índices espectrales rojo-rojo lejano y azul/rojo. No se encontró por otra parte de manera global una relación lineal consistente entre la biomasa seca y los mencionados índices espectrales o aún con los datos promedio de radiación en los diferentes rangos del espectro desde el ultravioleta hasta el infrarrojo. Sin embargo, al separar los datos por tipo de resina (polietileno y polipropileno) se detectó relación lineal positiva y significativa entre el índice de sesgo al azul A/R y la biomasa seca por planta en los tratamientos

con polipropileno. Dicho resultado indica que bajo las condiciones en que se llevó a cabo el experimento las diferencias en biomasa seca fueron dependientes más del balance espectral que de la irradiancia fotosintética.

En el trabajo reportado por Warrington y Mitchell (1976), quienes utilizaron ambientes de crecimiento controlados, con densidades de flujo de radiación fotosintéticamente activa equivalentes a las registradas en la película de polietileno sin aditivos fotocromáticos, se observó mayor producción de biomasa seca con un balance espectral sesgado hacia el rojo que con uno sesgado hacia el azul, resultado contrario al observado en el experimento con lechugas y películas fotocromáticas en el caso del polipropileno. Con los datos disponibles la razón de esta contradicción es difícil de ubicar ya que, al parecer, depende de la interacción entre la densidad de flujo de radiación azul y la cantidad de radiación total. En cambio, los resultados en experimentos utilizando fuentes de luz monocromática mostraron mayor acumulación de biomasa con luz azul en comparación con la luz roja (Voskresenskaya, 1987; Drozdova *et al.*, 1987).

Otros autores reportaron anteriormente la dependencia positiva entre el sesgo espectral hacia bandas más energéticas y la biomasa seca total. Kasperbauer y Hunt (1992) la observaron en plántulas de algodónero creciendo sobre superficies reflectoras de diferentes colores que modificaron el índice rojo-rojo lejano (RRL). Se reportó también una relación positiva entre RRL y la biomasa aérea en plantas de frijol (Kaul y Kasperbauer, 1988) como resultado del mayor reparto selectivo de fotosintatos hacia las partes aéreas, no reportando los autores aumento en la biomasa total.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

La respuesta en el reparto diferencial de biomasa entre las partes aéreas y la raíz se verificó en los dos experimentos aquí reportados en la forma del cociente entre las biombras secas de la raíz y aérea (PSR/PSA). Para la lechuga se encontró correlación negativa y significativa entre esta variable y la irradiancia fotosintética (IF), mientras que con la asimilación de CO₂ la correlación fue positiva. Para las plantas de espinaca la correlación del cociente PSR/PSA y la densidad de flujo de la radiación bajo las películas fue positiva pero no significativa. Para la misma espinaca se encontró en cambio correlación del PSR/PSA con la concentración de minerales en base seca en los folíolos y peciolo, la cual si se relacionó con la cantidad de radiación a la cual fueron expuestas las plantas.

Es interesante la correlación positiva entre el cociente PSR/PSA y la asimilación de CO₂ en las plantas de lechuga, ya que en ausencia de diferencias en la densidad poblacional y de estrés hídrico o de nutrientes, tanto el cociente PSR/PSA como la asimilación de CO₂ son índices de lo adecuado del ambiente de radiación en que se desarrolló la planta. Este resultado se encontró asimismo en el experimento con las plantas de espinaca ya que el PSR/PSA mostró correlaciones positivas con todas las variables de acumulación de biomasa.

En ausencia de limitaciones hídricas o nutricionales la respuesta del diferente reparto selectivo de biomasa entre la raíz y las partes aéreas es controlada por el balance espectral rojo-rojo lejano a través de los fitocromos (Kasperbauer, 1987, 1988; Hunt *et al.*, 1989; Bradburne *et al.*, 1989; Kasperbauer y Hunt, 1992), por la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa por medio de las protoclorofilas (Allard *et al.*, 1991; Barnes y Bugbee, 1991) y por la densidad de flujo de radiación azul a través de los receptores de luz azul (Hunt *et al.*, 1989; Britz, 1990). Este reparto selectivo de biomasa PSR/PSA se categoriza como una de las respuestas primarias de las plantas frente al sombreado real o potencial por competidores si bien también se desencadena aplicando los estímulos adecuados de balance espectral de la radiación (Kasperbauer, 1988; Smith, 1995). Sin embargo, no solo la irradiancia o el balance espectral modifican este reparto selectivo, otros estímulos como la concentración de nutrientes o el balance de los mismos modifican la respuesta PSR/PSA y dicha modificación se ve aparejada con cambios en las formas de acumulación y el transporte de carbohidratos (Aloni *et al.*, 1991).

Solo para el conjunto de tratamientos con películas de polietileno se ajustaron los resultados a los previamente reportados en la literatura. Aún así la correlación entre el cociente PSR/PSA y el índice espectral RRL fue positiva pero no significativa. Factores más importantes fueron los índices amplios de sesgo espectral como el azul/rojo (A/R) y el azul/infrarrojo (A/IR). Los valores bajos de los índices R/IR y A/IR son, al igual que el RRL, indicadores del sesgo en el espectro hacia las bandas menos energéticas pero considerando un rango más amplio de bandas espectrales. Para el caso de los tratamientos con película de polipropileno no se detectaron correlaciones significativas entre el PSR/PSA y estas variables espectrales.

Existen antecedentes de ausencia de correlación entre el índice RRL y la acumulación de materia seca, como ocurrió en el trabajo de Barnes y Bugbee (1991) quienes no observaron diferencias en la acumulación de materia seca en plantas de trigo frente a valores muy diferentes del índice RRL e incluso con distintos niveles de radiación fotosintéticamente activa. Sin embargo estos autores utilizaron un ambiente de crecimiento con baja densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa ($200 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que para el estudio realizado con las películas fotocromáticas las condiciones fueron de crecimiento al aire libre con valores de densidad de flujo de la radiación mucho mayores. Es aparente entonces que la respuesta en productividad de materia seca inducida por un mayor valor de rojo-rojo lejano (que significa un mayor valor de Pfr/P) no es independiente del nivel de irradiancia fotosintética incidente sobre las plantas.

5.3. MORFOLOGIA DE LAS PLANTAS.

Tanto en el trabajo llevado a cabo con las películas fotocromáticas y *L. sativa* como en el de los filtros de polietileno y mallas sombra con *S. oleracea* se observaron modificaciones importantes en la morfología de las plantas. El área foliar específica y la altura de las plantas de lechuga fue muy sensible a la modificación de la radiación, mientras que para la espinaca el diámetro de los peciolo y el tamaño y morfología de las láminas foliares se vieron modificados por los distintos niveles de irradiancia. Por otra parte en el caso de la lechuga el proceso de formación del repollo y el índice de cosecha respondieron igualmente a las variaciones en la radiación bajo las películas.

En el experimento con la lechuga se encontró correlación positiva y significativa entre el área foliar específica y la asimilación de CO_2 , pero no entre la primera variable y la biomasa seca o el contenido relativo de materia seca. Por otro lado no se detectó relación entre el área foliar específica y el grosor de la lámina foliar, hecho reportado también por Britz y Adamse (1994).

En diferentes estudios se ha encontrado que el área foliar específica, una expresión de la distribución de la biomasa foliar por unidad de área, es un carácter muy sensible a la radiación. Adicionalmente, se ha encontrado variación significativa en AFE en diferentes especies de plantas frente a modificaciones en la concentración de CO_2 (Bhattacharya *et al.*, 1985; Ryle *et al.*, 1992), cantidad de carbohidratos no estructurales en la lámina foliar (Britz y Adamse, 1994), nivel hídrico

del suelo y de la planta (Wright *et al.*, 1994), la salinidad (Fitter y Hay, 1981) y la concentración de nutrientes minerales, como el azufre y el nitrógeno, en plantas de *Solanum tuberosum* cv. alpha (datos del autor no publicados).

Al parecer las modificaciones en el área foliar específica son respuestas orientadas hacia el ajuste del balance entre captación de luz y asimilación de CO₂ para una cierta situación ambiental en el contexto establecido por los programas de desarrollo y crecimiento potencial de la planta. De hecho, una de las respuestas más obvias al sombreado por competidores, situación que genera en las plantas heliófilas una serie de ajustes profundos en los programas de desarrollo, es el incremento en el área foliar específica (Kasperbauer, 1988). Esta modificación involucra el reparto de la biomasa foliar de tal forma que se consigue una mayor exploración del volumen de espacio disponible para la captura de radiación, además de adaptarse el equipo de pigmentos atrapadores de luz haciéndose más efectivos para condiciones de baja densidad de flujo fotónico. Los cambios en el área foliar específica se ha encontrado que dependen de manera compleja de la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa, del balance espectral rojo-rojo lejano y de la cantidad relativa de radiación azul (Kasperbauer, 1988; Schmid, 1991).

En las plantas de lechuga los resultados mostraron que el área foliar específica disminuyó frente al incremento en la densidad de flujo de la radiación o del enriquecimiento en azul, respuesta contraria a la mencionada respuesta al sombreado (Kasperbauer, 1988), y probablemente consecuencia de la adaptación inadecuada a los ambientes más ricos en radiación, resultando plantas de hábito de crecimiento más compacto, con mayor acumulación de biomasa seca por unidad de área foliar.

La correlación negativa entre el área foliar específica y la cantidad de radiación fue reportada también por Rajapakse y Kelly (1992), en crisantemos bajo condiciones de crecimiento en invernadero utilizando filtros espectrales de agua y soluciones de CuSO₄. Dado que tanto el agua como la solución de sulfato de cobre eliminan las radiaciones de onda larga la respuesta se obtuvo entonces en un ambiente con sesgo espectral hacia el azul. De igual forma el incremento en la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa y en el índice espectral RRL se correlacionaron negativamente con el área foliar específica en el estudio de Bradburne *et al.* (1989), mientras que Kasperbauer (1988) logró modificar el área foliar específica de plantas de tabaco y

soya manipulando el balance RRL encontrando correlación negativa entre este último y el área foliar específica. Kephart *et al.* (1992) reportaron también un aumento en el área foliar específica y en el tamaño de las láminas foliares como resultado de exposición a menor irradiancia. Resultados también obtenidos por Allard *et al.* (1991) quienes determinaron que el mayor tamaño de las hojas en plantas sometidas a baja irradiancia fue resultado de la disminución en el número de células del mesófilo por unidad de área y por el aumento consecuente de la cantidad de espacios aéreos intercelulares.

Otros autores, como Britz y Sager (1991) quienes utilizaron fuentes de luz artificial, observaron también el aumento en el área foliar específica en plantas de soya en presencia de niveles bajos de radiación azul en combinación con mayor cantidad de radiación de onda larga. En dicho trabajo, sin embargo, se reportó relación inversa entre el área foliar específica y la asimilación de CO₂, hecho contrario al observado en el experimento con las lechugas y tal vez resultado de la relativamente baja irradiancia (500 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DRFA) que ellos utilizaron. Por otro lado, coincidiendo con los resultados aquí reportados Allard *et al.* (1991) detectaron correlación inversa entre el área foliar específica y la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa, modificando esta última sin variar la calidad espectral. Para la lechuga, sin embargo, las correlaciones más altas se encontraron con las variables de radiación expresadas en términos de irradiancia (energía) más que cuando se expresaron en términos de densidad de flujo fotónico.

La altura promedio de *L. sativa* se correlacionó negativa y significativamente con la irradiancia y con el enriquecimiento en azul de la radiación. Para las plantas de espinaca se encontró también un efecto negativo de la cantidad de radiación bajo las películas, pero dicho efecto no fue significativo ya que la respuesta fue también dependiente del color del filtro de polietileno. Sin embargo, tanto en el primero como en el segundo experimentos la altura promedio de las plantas, o bien la longitud de las estructuras foliares que es equivalente a la altura, se correlacionaron negativamente con aquellas variables de la planta que fueron promovidas por la mayor cantidad de radiación. Esta correlación se refirió tanto a las variables morfológicas, a las fisiológicas y bioquímicas así como a los contenidos de minerales en base seca.

En diferentes reportes la altura de planta aparece como un factor muy sensible a la cantidad de radiación y al balance espectral de la misma. El factor subyacente reportado es la modificación en la longitud de los entrenudos y de las láminas foliares más que modificaciones en la cantidad de nudos en el tallo (Smith, 1982). La radiación UV y azul son efectivas en inducir inhibición de alargamiento del tallo (Cosgrove, 1981) mientras que la radiación rojo lejano tiene el efecto contrario (Kasperbauer, 1988). En los trabajos experimentales aquí reportados no fue medida la longitud de los entrenudos, por lo que no se sabe si en realidad dicho carácter fue modificado. Si en cambio se registró la longitud de los peciolo y la longitud de las láminas foliares, los cuales fueron modificados en la forma descrita en otros reportes.

Se ha visto por otra parte que la respuesta a la radiación azul o UV depende de manera compleja del trasfondo ambiental de radiación, sobre todo el balance entre azul y rojo y de la irradiancia, así como del estado de desarrollo de la planta (Liscum y Hangarter, 1991; Warpeha y Kaufman 1990). El efecto negativo del sesgo espectral hacia el azul o ultravioleta sobre la altura promedio de las plantas fue reportado para el índice RRL por McMahon *et al.* (1991) y por Rajapakse *et al.* (1992) para el RRL y el A/R en crisantemos en invernadero. Por otro lado el efecto negativo de la alta irradiancia sobre la altura de planta fue reportado por Rajapakse *et al.* (1992).

Los resultados de los reportes anteriores fueron confirmados en el experimento con las películas fotocromáticas en donde, efectivamente, se observó correlación positiva entre la altura de planta y los índices espectrales indicadores de sesgo hacia el rojo. Sin embargo también se observó un efecto positivo y significativo de la irradiancia fotosintética y de la irradiancia en la banda del rojo, pero no de la densidad de flujo fotónico de dichas bandas espectrales, sobre la cantidad de hojas por planta, es decir, en este caso la cantidad de energía de la radiación bajo las películas fotocromáticas si modificó el número de nudos en el tallo.

Este mismo efecto fue reportado en plantas de lechuga por Basoccu y Nicola (1991) quienes encontraron efecto positivo de la mayor irradiancia sobre el número de hojas y sobre el diámetro del repollo. Sin embargo, en el presente estudio, a pesar de que potencialmente mayor número de hojas pudiera implicar mayor rendimiento de biomasa aérea o de repollo, no se detectó relación de estas

variables con el número de hojas. Se observó en cambio correlación negativa entre el número promedio de hojas y el área foliar específica la cual disminuyó frente al aumento en la irradiancia.

5.4. BIOMASA FRESCA Y RENDIMIENTO.

En el experimento con *L. sativa* la biomasa fresca de las plantas mostró correlación positiva con el contenido de radiación roja en las películas de polietileno y lo contrario ocurrió en las películas de polipropileno en donde el sesgo hacia el azul incrementó la biomasa. El rendimiento se correlacionó positivamente con la biomasa de las plantas pero no con las características de la radiación. Esta respuesta diferencial al tipo de resina utilizada probablemente es una faceta de la sensibilidad ambiental (Jinks y Pooni, 1988) del genotipo que se utilizó en el estudio. Respecto a la densidad de flujo de la radiación activa para la fotosíntesis no se obtuvo respuesta consistente en ninguna de las variables de biomasa o rendimiento. Para este último probablemente por el hecho de que en su determinación entran en acción una serie de factores genéticos y de desarrollo que involucran interacción de las respuestas a la radiación con otras variables del ambiente.

El efecto de la modificación en las características de la radiación sobre el comportamiento productivo de las plantas es sujeto de atención desde hace años. Pendleton *et al.* (1967) reportaron incrementos sustantivos en el rendimiento de plantas de maíz (*Zea mays* L.) al iluminar la parte baja del dosel con radiación solar procedente de un reflector ubicado cerca del suelo. De esta manera los autores demostraron que en ausencia de restricciones de fertilizantes o de agua la cantidad de radiación en la parte inferior del dosel limita la productividad potencial.

Dado que las plantas son sistemas orgánicos que capturan y transducen la energía de los fotones entonces se esperaría una relación directa entre la radiación y el rendimiento. Sin embargo, tal parece que dicha relación directa en realidad solo ocurre hasta cierto grado en los eventos fotoquímicos primarios de la fotosíntesis, no en los procesos metabólicos posteriores hasta llegar a la expresión del rendimiento. Con todo y ello incluso en los primeros eventos fotoquímicos la relación entre la energía capturada y la realmente transducida es variable de acuerdo a las condiciones de crecimiento (Demmig-Adams y Adams, 1996).

La biomasa fresca y el rendimiento son caracteres complejos que dependen de una componente genética y de la integración de respuestas fisiológicas como la asimilación de CO₂, el transporte de fotosintatos, la absorción y transporte de agua y minerales del suelo y la diferenciación y crecimiento de las estructuras que se cosechan. La determinación por la componente genética es importante pero se ve modificada por la acción de diferentes programas de desarrollo desencadenados por las características del ambiente, a esta característica de mayor o menor modificación se le llama sensibilidad ambiental (Jinks y Pooni, 1988) y es un punto importante en el desarrollo de nuevas variedades de plantas.

Se ha demostrado que los caracteres fenotípicos bioquímicos, anatómicos y morfológicos son cambiados por la acción de estímulos de radiación como el balance rojo/rojo lejano o la cantidad de radiación azul (Quail, 1991; Kasperbauer, 1992). Se sabe, por otra parte, que gran cantidad de enzimas relacionadas con la fotosíntesis y el metabolismo de carbohidratos, proteínas y otros componentes metabólicos dependen para su expresión, actividad o estabilidad de las características de la radiación (Anderson, 1986; Evans, 1987; Allen, 1992; Demmig-Adams y Adams, 1996).

La cuestión de la diferente respuesta a la radiación por las plantas en los dos experimentos se relaciona al parecer con las diferentes necesidades de las plantas bajo los ambientes espectrales contrastantes. No puede desdeñarse sin embargo el hecho de que el estudio involucró dos especies diferentes y distintas localidades, factores que se sabe son importantes en la determinación de las respuestas (Jinks y Pooni, 1988). Sin embargo, otros trabajos experimentales acerca del efecto de la radiación realizados con otras especies muestran las mismas tendencias observadas para la localidad de Saltillo (Arias *et al.*, 1995) y la de Michoacán (datos del autor no publicados). En base a ello se afirma que las respuestas diferenciales a la radiación en el estudio con la lechuga y con la espinaca dependieron de las restricciones que se presentaron para el aprovechamiento óptimo de la radiación por parte de las plantas.

Respecto a lo anterior, de manera previa a la realización del experimento con la espinaca se llevó a cabo una intensa colecta de información acerca del desempeño de diferentes especies de plantas bajo condiciones distintas de suelo, temperaturas del aire, tiempo estacional, manejo

agronómico tecnificado vs. tradicional, etc. Durante dos años (1995 y 1996) se colectó dicha información respecto a la tasa de crecimiento, productividad, contenidos de nutrientes en los tejidos, dinámica de la asimilación de CO₂ y de los componentes de los extractos de peciolo, frutas y tallos y análisis de los contenidos de almidones en los tejidos así como de la actividad de algunas enzimas del metabolismo del carbono como la SPS (sacarosa fosfato sintasa) y la alfa-amilasa. Dicha información (datos del autor no publicados) se combinó con los resultados del análisis causal realizado con los datos de la lechuga y surgió la siguiente interpretación.

En ausencia de restricciones de cualquier clase se tiene una relación causal y lineal entre la densidad de flujo de la radiación, la asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca y hasta cierto punto el rendimiento. De acuerdo a reportes de cultivos en invernadero aparentemente es más sencillo conseguir dicha relación con niveles bajos de irradiancia (Ito, 1989; y comunicación personal Agrodynamics, Inc.) que con niveles altos. Con niveles cercanos a la saturación incluso no se presenta correlación entre la asimilación de CO₂ por hojas individuales y la acumulación de biomasa (P.S. Nobel, comunicación personal).

En este caso al menos parte de los factores restrictivos se tienen bien identificados refiriéndose a las diferencias en el tiempo de respuesta de los sistemas de captura de radiación y lo de los sistemas bioquímicos de fijación y transporte del carbono (Demmig *et al.*, 1988), pero no se tienen correlacionados con respuestas de la planta que constituyan índices confiables del desempeño actual y futuro de la planta. Dichos índices, como fue indicado por Jinks y Pooni (1988), serían de gran utilidad en los programas de mejoramiento genético. Se sabe por un lado que las restricciones dependen del estado hídrico y nutricional de la planta (Demmig *et al.*, 1988), de la temperatura (Gray *et al.*, 1994), del fotoperíodo y del tipo de metabolismo fotosintético, de la variedad o cultivar de la especie en cuestión y, como se mencionó, de factores inherentes a la mecánica de la captación y transducción de la radiación, del posterior uso del poder reductor y energía química en la reducción del carbono, nitrógeno y azufre y del transporte y metabolismo de los fotosintatos producidos (Anderson *et al.*, 1995).

VI CONCLUSIONES

Se determinaron los índices espectrales que mostraron mayor correlación con las actividades fisiológicas de las plantas y con la productividad de las mismas. Dicho resultado fue dependiente de la clase de resina utilizada en la fabricación de los filtros espectrales. Las propiedades innatas de transmisión de cada clase de resina fueron modificadas con el uso de los aditivos fotocromáticos y del mismo modo las respuestas de las plantas bajo cada combinación de resina, fotocromático y concentración del mismo fueron diferentes. Estos resultados indican que es posible buscar las combinaciones específicas de materiales para la fabricación de polímeros que sean adecuadas para cierto tipo de planta de cultivo.

Las películas de polipropileno mostraron un sesgo hacia el azul en la radiación transmitida mientras que las películas de polietileno mostraron sesgo hacia el rojo. Con la adición de los aditivos fotocromáticos la transparencia de las películas de polipropileno a la radiación en el rango fotosintéticamente activo disminuyó con respecto al testigo sin fotocromático, lo contrario resultó para las películas de polietileno en donde el testigo sin polietileno mostró una menor transparencia a la radiación en comparación con las películas en donde se añadieron fotocromáticos. A pesar de que las películas de polipropileno mostraron mayor densidad de flujo de radiación activa para la fotosíntesis la asimilación de CO_2 , la biomasa por planta y el rendimiento fueron menores en comparación con las plantas bajo las películas de polietileno.

Los índices indicadores de sesgo hacia el rojo mostraron efecto positivo sobre la asimilación de CO_2 y la productividad en los tratamientos de polietileno. En la película de polipropileno ocurrió lo contrario ya que el sesgo hacia el azul en la radiación marcó un efecto positivo sobre la productividad, no así sobre la asimilación de CO_2 la cual no presentó una relación consistente con la acumulación de biomasa y el rendimiento. El mejor índice espectral predictor del comportamiento de la planta de lechuga fue el A/R (azul/rojo) y se mostró superior al índice RRL (rojo/rojo lejano) más utilizado en la literatura.

El mejor predictor de la respuesta de la asimilación de CO_2 fue un compuesto lineal de un conjunto de variables de la radiación. Dicho compuesto lineal se construyó con variables de

densidad de flujo, de irradiancia y de calidad espectral. Sin embargo, no se encontró un compuesto lineal que funcionara como predictor para las variables de biomasa o para el rendimiento. Para estas últimas se encontró que los mejores predictores de la productividad fueron las variables morfológicas y de reparto selectivo de biomasa, no así la asimilación de CO_2 .

Se construyó a continuación un diagrama causal que involucró todas las variables de respuesta de la planta más las variables básicas de radiación. Dicho diagrama causal se analizó utilizando un método de coeficientes de sendero. Los resultados indicaron la presencia de efectos importantes de la radiación sobre la productividad de la lechuga pero canalizados a través de las variables morfológicas, de reparto selectivo de biomasa y variables fisiológicas intermedias entre la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa. No se encontraron efectos directos sustanciales de la radiación sobre la productividad.

Con los resultados anteriores no fue posible construir un modelo predictivo que involucrara las características de la radiación y todas las facetas del comportamiento de la planta de lechuga hasta llegar al rendimiento. Sin embargo, el modelo predictivo de la actividad de asimilación de CO_2 considerando la cantidad de radiación y el balance espectral presentó un buen desempeño.

En el segundo experimento realizado se utilizaron plantas de espinaca y se determinaron los contenidos de nutrientes minerales en los tejidos además de medir una serie de variables bioquímicas que caracterizan el ambiente interno de la planta. Se encontraron correlaciones lineales altas entre la densidad de flujo de la radiación, las variables de asimilación de CO_2 , las variables bioquímicas y la biomasa de las plantas.

Los mejores predictores de la productividad de las plantas de espinaca fueron la densidad de flujo de la radiación activa para la fotosíntesis, la asimilación de CO_2 , el punto de compensación para la asimilación de CO_2 , el índice refractométrico y el potencial redox de los extractos de los peciolo. En el caso del índice refractométrico y el potencial redox su utilidad radica en la sencillez de las determinaciones además de que muestran alta correlación con las lecturas de asimilación de CO_2 . Las concentraciones de minerales determinados en base seca en los tejidos mostraron menor capacidad predictiva.

VII. LITERATURA CITADA

Acock, B. and D. Pasternak. 1986. Effects of CO₂ Concentration on Composition, Anatomy, and Morphology of Plants. In: H.Z. Enoch and B.A. Kimball (Eds.). Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Crops. Volume II. Physiology, Yield, and Economics. CRC Press, Inc. pp. 41-52.

Adamska, I., I. Ohad, K. Kloppstech. 1992. Synthesis of the Early Light-Inducible Protein is Controlled by Blue Light and Related to Light Stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:2610-2613.

Ahmad, M. and A.R. Cashmore. 1993. HY4 Gene of *A. thaliana* Encodes a Protein with Characteristics of a Blue-Light Photoreceptor. *Nature* 366:162-166.

Allard, G., C.J. Nelson and S.G. Pallardy. 1991. Shade Effects on Growth of Tall Fescue: I. Leaf Anatomy and Dry Matter Partitioning. *Crop Sci.* 31:163-167.

Allen, J.F. and N.G. Holmes. 1986. Electron Transport and Redox Titration. In: M.F. Hipkins and N.R. Baker (Eds.). Photosynthesis Energy Transduction a Practical Approach. IRL Press Limited, Oxford. pp. 103-141.

Allen, J.F., K. Alexiev and G. H. kansson. 1995. Regulation by Redox Signalling. *Current Biology* 5:869-872.

Anderson, J.M. 1986. Photoregulation of the Composition, Function, and Structure of Thylakoid Membranes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37:93-136.

Anderson, J.M., W.S. Chow and Y.I. Park. 1995. The Grand Design of Photosynthesis: Acclimation of the Photosynthetic Apparatus to Environmental Cues. *Photosynth. Res.* 46:129-139.

Arias, G., F. Orona, V. Ruiz, G.E. Terán, A. Benavides and F. Hernández. 1995. Use of Nacreous Plastics to Increase Spinach Productivity. *Plasticulture* 107:50-56.

Ballaré, C.L., A.L. Scopel and R.A. Sánchez. 1990. Far-Red Radiation Reflected from Adjacent Leaves: An Early Signal of Competition in Plant Canopies. *Science* 247:329-332.

Baraldi, R., G. Cristoferi, O. Facini and B. Lercari. 1992. The Effect of Light Quality in *Prunus cerasus*: I. Photoreceptors Involved in Internode Elongation and Leaf Expansion in Juvenile Plants. *Photochem. Photobiol.* 56:541-544.

Barceló, J. 1979. Fotomorfogénesis. En: C.V. Córdoba (Coordinador). *Biología Celular y Molecular*. H. Blume Ediciones, Madrid. p. 397-444.

Barnes, C. and B. Bugbee. 1991. Morphological Responses of Wheat to Changes in Phytochrome Photoequilibrium. *Plant Physiol.* 97:359-365.

Basoccu, L. and S. Nicola. 1991. Light Conditions, Timing Fertilization and Water Availability Influence on Nursery Development of Lettuce Seedlings and their Effect on Field Productivity. *Acta Horticulturae*. 287:399-404.

Behr, U. and H.J. Wiebe. 1992. Relation Between Photosynthesis and Nitrate Content of Lettuce Cultivars. *Scientia Horticulturae* 49:175-179.

Benavides, A. 1997. Reporte para Vivero Tanaquillo 1996. Monitoreo y Resultados Experimentales. Frexport, S.A. de C.V. Zamora, Michoacán.

Berg, V.S. and S. Heuchelin. 1990. Leaf Orientation of Soybean Seedlings. I. Effect of Water Potential and Photosynthetic Photon Flux Density on Paraheliotropism. *Crop Sci.* 30:631-638.

Bethke, P.C. and M.C. Drew. 1992. Stomatal and Nonstomatal Components to Inhibition of Photosynthesis in Leaves of *Capsicum annuum* During Progressive Exposure to NaCl Salinity. *Plant Physiol.* 99:219-226.

Bhattacharya, N.C., P.K. Biswas, S. Bhattacharya, N. Sionit and B.R. Strain. 1985. Growth and Yield Response of Sweet Potato to Atmospheric CO₂ Enrichment. *Crop Sci.* 25:975-981.

Boardman, N.K. 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.

Bowler, C., G. Neuhaus, H. Yamagata and N.H. Chua. 1994. Cyclic GMP and Calcium Mediate Phytochrome Phototransduction. *Cell* 77:73-81.

Bradburne, J.A., M.J. Kasperbauer and J.N. Mathis. 1989. Reflected Far-Red Light Effects on Chlorophyll and Light-harvesting Chlorophyll Protein (LCH-II) Contents under Field Conditions. *Plant Physiol.* 91:800-803.

Britz, S.J. and P. Adamse. 1994. UV-B Induced Increase in Specific Leaf Weight of Cucumber as a Consequence of Increased Starch Content. *Photochem. Photobiol.* 60:116-119.

Britz, S.J. and J.C. Sager. 1990. Photomorphogenesis and Photoassimilation in Soybean and Sorghum Under Broad Spectrum or Blue-Deficient Light Sources. *Plant Physiol.* 94:448-454.

Brooks, A. 1986. Effects of Phosphorus Nutrition on Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase Activation, Photosynthetic Quantum Yield and Amounts of Some Calvin-cycle Metabolites in Spinach Leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:221-237.

Brooks, A. and G.D. Farquhar. 1985. Effect of Temperature on the CO₂/O₂ Specificity of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase and the Rate of Respiration in the Light. *Planta* 165:397-402.

Buck, M.F. and D. Vince-Prue. 1985. Photomodulation of Stem Extension in Light-Grown Plants: Evidence for Two Reactions. *Plant Cell Physiol.* 26:1251-1261.

- Bugbee, B. and F.B. Salisbury. 1988. Exploring the Limits of Crop Productivity: Photosynthetic Efficiency of Wheat in High Irradiance Environments. *Plant Physiol.* 88:869-878.
- Cao, W.X. and T.W. Tibbitts. 1991. Potassium Concentration Effect on Growth, Gas Exchange and Mineral Accumulation in Potatoes. *J. Plant Nutr.* 14:525-537.
- Chanter, D.O. 1981. The Use and Misuse of Linear Regression Methods in Crop Modelling. In: D.A. Rose and D.A. Charles-Edwards (Eds.). *Mathematics and Plant Physiology*. Academic Press, Inc. New York.
- Chamovitz, D.A. and X.W. Deng. 1996. Light Signaling in Plants. *Critical Rev. Plant Sci.* 15:455-478.
- Chiu, T.F. and C. Bould. 1976. Effects of Calcium and Potassium on ^{45}Ca Mobility, Growth and Nutritional Disorders of Strawberry Plants (*Fragaria* spp.). *J. Hortic. Sci.* 51:525-531.
- Cornish, P.S. 1992. Use of High Electrical Conductivity of Nutrient Solution to Improve the Quality of Salad Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) Grown in Hydroponic Culture. *Aust. J. Exp. Agric.* 32:513-520.
- Corré, N.C. 1983. Growth and Morphogenesis in Sun and Shade Plants. I. The Influence of Light Intensity. *Acta Bot. Neerl.* 32:49-62.
- Cosgrove, D.J. 1981. Rapid Suppression of Growth by Blue Light. Occurrence, Time Course, and General Characteristics. *Plant Physiol.* 67:584-590.
- Dale, J.E. 1988. The Control of Leaf Expansion. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:267-295.
- Danon, A. and S.P. Mayfield. 1994. Light-regulated Translation of Chloroplast Messenger RNAs through Redox Potential. *Science* 266:1717-1719.
- Daubenmire, R.F. 1974. *Plants and Environment. A Textbook of Autoecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Decoteau, D.R., M.J. Kasperbauer and P.G. Hunt. 1989. Mulch Surface Color Affects Yield of Fresh-market Tomatoes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114:216-219.
- Dedonder, A., R. Rethy, H. Fredericq, M. van Montagu, E. Krebbers. 1993. *Arabidopsis rbcS* Genes are Differentially Regulated by Light. *Plant Physiol.* 101:801-808.
- Delhon, P., A. Gojon, T. Tillard and I. Passama. 1995. Diurnal Regulation of NO_3^- Uptake in Soybean Plants. I. Changes in NO_3^- Influx, Efflux, and N Utilization in the Plant During the Day-Night Cycle. *J. Exp. Bot.* 46:1595-1602.

Demmig, B., K. Winter, A. Krüger and F.C. Czygan. 1988. Zeaxanthin and the Heat Dissipation of Excess Light Energy in *Nerium oleander* Exposed to a Combination of High Light and Water Stress. *Plant Physiol.* 87:17-24.

Demmig-Adams, B. and W.W. Adams III. 1996. The Role of Xanthophyll Cycle Carotenoids in the Protection of Photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1:21-26.

Donahue, R. and V.S. Berg. 1990. Leaf Orientation of Soybean Seedlings: II. Receptor Sites and Light Stimuli. *Crop Sci.* 30:638-643.

Drozdova, I.S., N.P. Voskresenskaya and I. Filippovich. 1986. Effect of Light Quality on the Polyribosomes of the Developing Chloroplast Matrix of Peas. *Fiziologiya Rastenii* 33:843-849.

Drozdova, I.S., V.V. Bondar and N.P. Voskresenskaya. 1987. Joint Effect of Light-Regulated Reactions by Red and Blue Light on Photosynthesis and Morphogenesis in Radish Plants. *Fiziologiya Rastenii* 34:786-794.

Evans, J.R. 1987. The Relationship between Electron Transport Components and Photosynthetic Capacity in Pea Leaves Grown at Different Irradiances. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:9-19.

Evans, J.R. and I. Terashima. 1987. Effects of Nitrogen Nutrition on Electron Transport Components and Photosynthesis in Spinach. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:59-68.

Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317-345.

Fichtner, K., W.P. Quick, E.D. Schulze, H.A. Mooney, S.R. Rodermel, L. Bogorad and M. Stitt. 1993. Decreased Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxygenase in Transgenic Tobacco Transformed with "Antisense" Rbcs. V. Relationship between Photosynthetic Rate, Storage Strategy, Biomass Allocation and Vegetative Plant Growth at Three Different Nitrogen Supplies. *Planta* 190:1-9.

Fick, K.R., S.M. Miller, J.D. Funk, L.R. McDowell and R.H. Houser. 1976. *Methods of Mineral Analysis for Plant and Animal Tissues.* University of Florida, Gainesville, FL, USA.

Fischer, R.A. 1968. Stomatal Opening in Isolated Epidermal Strips of *Vicia faba*. I. Response to Light and CO₂-free Air. *Plant Physiol.* 43:1947-1952.

Fitter, A.H. and R.K.M. Hay. 1981. *Environmental Physiology of Plants.* Academic Press Inc. (London) Ltd. London.

Fox, J. (1980). Effect Analysis in Structural Equation Models. *Soc. Metho. Res.* 9:3-28.

Franco, A.C., E. Ball and U. Luttge. 1991. The Influence of Nitrogen, Light and Water on CO₂ Exchange and Organic Acid Accumulation in the Tropical C3-CAM Tree, *Clusia minor*. *J. Exp. Bot.* 42:597-603.

Frankland, B. 1986. Perception of Light Quantity. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff // Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 219-235.

Gaina, R. and E. Silli. 1973. The Effect of Cu and B on some Physiological Processes in Maize Plants. *Studii si Cercetari de Biologie, Botanica* 25:151-158.

Galston, A.W., P.J. Davies, R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

Gates, D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag New York, Inc. New York.

Giacomelli, G.A. and W.J. Roberts. 1993. Greenhouse Covering Systems. *Hort Technology* 3:50-58.

Gifford, R.M. and L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, Carbon Partitioning, and Yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32:485-512.

Gilmartin, P.M., L. Sarokin, J. Memelink and N.H. Chua. 1985. Molecular Light Switches for Plant Genes. *Plant Cell* 2:369-378.

Gray, G.R., S.R. Boese and N.P.A. Huner. 1994. A Comparison of Low Temperature Growth vs. Low Temperature Shifts to Induce Resistance to Photoinhibition in Spinach (*Spinacia oleracea*). *Physiol Plant.* 90:560-566.

Grierson, D. y S.N. Covey. 1991. *Biología Molecular de las Plantas*. Editorial Acribia, S.A. Zaragoza, España.

Hair, J.F., R.E. Anderson, R.L. Tatham, W.C. Black. 1987. *Multivariate Data Analysis*. Macmillan Publishing Company, New York.

Haupt, W. 1986. Photomovement. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 415-441.

Heath, O.V.S. 1941. Experimental Studies of the Relation Between Carbon Assimilation and Stomatal Movement. II. Part I. *Ann. Bot. Lond. N.S.* 5:455-500.

Hendricks, S.B. and H.A. Borthwick. 1965. The Physiological Functions of Phytochrome. In: T.W. Goodwin (Ed.). *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press, Inc. London Ltd. London, U.K. p.405-436.

Hesketh, J.D. and D.N. Moss. 1963. Variation in the Response of Photosynthesis to Light. *Crop Sci.* 3:107-110.

Ho, L.C. 1976. The Relationship Between the Rates of Carbon Transport and of Photosynthesis in Tomato Leaves. *J. Exp. Bot.* 27:89-97.

- Hoerl, A.E. and R.W. Kennard. 1970. Ridge Regression: Applications to Nonorthogonal Problems. *Technometrics* 12:69-82.
- Holmes, M.G. and H. Smith. 1975. The Function of Phytochrome in Plants Growing in the Natural Environment. *Nature* 254:512-514.
- Hollander y Wolfe. 1973. *Nonparametric Statistical Methods*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Hughes, A.P. 1959. Effects of the Environment on Leaf Development in *Impatiens parviflora* DC. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 56:161-165.
- Hunt, P.G., M.J. Kasperbauer, T.A. Matheny. 1989. Soybean Seedling Growth Responses to Light Reflected from Different Colored Soil Surfaces. *Crop Sci.* 29:130-133.
- Hunt, R. 1990. *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman Ltd., London, U.K.
- Ito, T. 1989. More Intensive Production of Lettuce under Artificially Controlled Conditions. *Acta Horticulturae*. 260:381-389.
- Jang, J.C. and J. Sheen. 1994. Sugar Sensing in Higher Plants. *Plant Cell* 6:1665-1679.
- Jinks, J.L. and H.S. Pooni. 1988. The Genetic Basis of Environmental Sensitivity. In: B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman and G. Namkoong (Eds.). *Proceedings of the Second International Conference in Quantitative Genetics*. Sinauer Associates, Inc. p. 505-522.
- Kamiya, A. 1994. Effects of Far-Red Light on K⁺ Fluxes in a Colorless Mutant of *Chlorella*. *Plant and Cell Physiology* 35:131-134.
- Kasperbauer, M.J. 1987. Far-Red reflection from Green Leaves and Effects on Phytochrome-Mediated Assimilate Partitioning under Field Conditions. *Plant Physiol.* 85:350-354.
- Kasperbauer, M.J. 1988. Phytochrome Involvement in Regulation of the Photosynthetic Apparatus and Plant Adaptation. *Plant Physiol. Biochem.* 26:519-524.
- Kasperbauer, M.J. 1992. Phytochrome Regulation of Morphogenesis in Green Plants: From the Beltsville Spectrograph to Colored Mulch in the Field. *Photochem. Photobiol.* 56:823-832.
- Kasperbauer, M.J. and P.G. Hunt. 1990. Phytochrome Regulation of Morphogenesis in Cotton Under Field Conditions *Agron. Abst.* 124-125.
- Kasperbauer, M.J. and P.G. Hunt. 1992. Cotton Seedling Morphogenic Responses to FR/R Ratio Reflected from Different Colored Soils and Soil Covers. *Photochem. Photobiol.* 56:579-584.
- Kasperbauer, M.J. and D.L. Karlen. 1986. Light-Mediated Bioregulation of Tillering and Photosynthate Partitioning in Wheat. *Physiol. Plant.* 66:159-163.
- Kaufman, L.S. 1993. Transduction of Blue-Light Signals. *Plant Physiol.* 102:333-337.

- Kaul, K. and M.J. Kasperbauer. 1988. Row Orientation Effects on FR/R Light Ratio, Growth and Development on Field-Grown Bush Bean. *Physiol. Plant.* 74:415-417.
- Kephart, K.D., D.R. Buxton, S.E. Taylor. 1992. Growth of C3 and C4 Perennial Grasses Under Reduced Irradiance. *Crop Sci.* 32:1033-1038.
- Kowallik, W. 1982. Blue Light Effects on Respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:51-72.
- Kronenberg, G.H.M. and R.E. Kendrick. 1986. The Physiology of Action. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 99-114.
- Kuhlemeier, C., P.J. Green and N.H. Chua. 1987. Regulation of Gene Expression in Higher Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38:221-257.
- Laskowski, M.J. and W.R. Briggs. 1989. Regulation of Pea Epicotyl Elongation by Blue Light. Fluence-Response Relationships and Growth Distribution. *Plant Physiol.* 89:293-298.
- Le Bot, J. and E.A. Kirkby. 1992. Diurnal Uptake of Nitrate and Potassium During the Vegetative Growth of Tomato Plants. *J. Plant Nutr.* 15:247-264.
- Li, C.C. 1986. *Path Analysis*. The Boxwood Press. Pacific Grove, Ca. USA.
- Lidon, F.C. and F.S. Henriques. 1991. Limiting Step on Photosynthesis of Rice Plants Treated with Varying Copper Levels. *J. Plant Physiol.* 138:115-118.
- Lin, C.T., M. Ahmad, D. Gordon and A.R. Cashmore. 1995. Expression of an *Arabidopsis* Cryptochrome Gene in Transgenic Tobacco Results in Hypersensitivity to Blue, UV-A, and Green Light. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:8423-8427.
- Liscum, E. and R.P. Hangarter. 1991. *Arabidopsis* Mutants Lacking Blue Light-Dependent Inhibition of Hypocotyl Elongation. *Plant Cell* 7:685-694.
- Lutge, U. and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. Springer-Verlag New-York, Inc.
- Marmé, D. 1979. Red Light-Induced Association of Phytochrome with Particulate Subcellular Material. In: E. Reid (Ed.). *Plant Organelles*. Ellis Horwood Limited, Chichester. p. 159-164.
- Maroto, J.V. 1983. *Horticultura Herbácea Especial*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.
- Matheny, T.A., P.G. Hunt and M.J. Kasperbauer. 1992. Potato Tuber Production in Response to Reflected Light from Different Colored Mulches. *Crop Sci.* 32:1021-1024.
- McMahon, M.J., J.W. Kelley, D.R. Decoteau, R.E. Young and R.K. Pollock. 1991. Growth of *Dendranthema x grandiflorum* (Ramat.) Kitamura under Various Spectral Filters. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116:950-954.

- Mitchell, C.A., T. Leakakos and T.L. Ford. 1991. Modification of Yield and Chlorophyll Content in Leaf Lettuce by HPS Radiation and Nitrogen Treatments. Hort. Sci. 26:1371-1374.
- Mohr, H. and W. Shropshire. 1983. An Introduction to the Photomorphogenesis for the General Reader. In: W. Shropshire and H. Mohr (Eds.). Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology Volume 16 A. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg. p. 24-38.
- Monteith, J.L. 1976. Spectral Distribution of Light in Leaves and Foliage. In: H. Smith (Ed.). Light and Plant Development. Butterwoth & Co. (Publishers) Ltd. London, U.K. p. 447-461.
- Monteith, J.L. 1977. Climate and Efficiency of Crop Production in Britain. Phil. Trans. R. Soc. London. Series B. 281:277-294.
- Morales, F., A. Abadía, R. Belkhdja and J. Abadía. 1994. Iron Deficiency-Induced Changes in Photosynthetic Pigment Composition of Field-Grown Pear (*Pyrus communis* L.) Leaves. Plant Cell Environ. 17:1153-1160.
- Morowitz, H.J. 1968. Energy Flow in Biology: Biological Organization as a Problem in Thermal Physics. Academic Press, Inc. N.Y.
- Nii, N. 1997. Changes of Starch and Sorbitol in Leaves Before and After Removal of Fruits from Peach Trees. Ann. Bot. 79:139-144.
- Ogren, W.L. 1978. Increasing Carbon Fixation by Crop Plants. In: Proc. 4th Int. Congr. Photosynthesis. D.O. Hall, I. Coombs and T.W. Goodwin (Eds.). The Biochemical Society, London.
- Palacios, M. 1995. Telas Plásticas en la Agricultura. Memorias del Simposium Internacional de Tecnologías Agrícolas con Plásticos. León, Gto. México. pp. 71-77.
- Patil, B.C., Y.C. Panchal and K.V. Janardhan. 1987. Photosynthesis and Associated Leaf Characters of Bidi Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) As Influenced by Levels of Potash. J. Potassium Res. 3:122-128.
- Pearcy, R.W. 1991. Radiation and Light Measurements. In: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney and P.W. Rundel (Eds.). Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman and Hall, London. pp. 97-116.
- Pedhazur, E.J. 1982. Multiple Regression in Behavioral Research. Holt, Rinehart and Winston, Inc., Fort Worth, Texas.
- Pendleton, J.W., D.B. Egli and D.B. Peters. 1967. Response of *Zea mays* L. to a "Light Rich" Field Environment. Agron. J. 59:395-397.
- Penning de Vries, F.W.T., A.H.M. Brunsting and A.H. van Laar. 1974. Products Requirements and Efficiency of Biosynthesis, a Quantitative Approach. J. Theoretical Biol. 45:339-377.

Poffenroth, M., D.B. Green and G. Tallman. 1992. Sugar Concentrations in Guard Cells of *Vicia faba* Illuminated with Red or Blue Light. Analysis of High Performance Liquid Chromatography. *Plant Physiol.* 98:1460-1471.

Quail, P.H. 1991. Phytochrome: A Light-Activated Molecular Switch that Regulates Plant Gene Expression. *Annu. Rev. Genet.* 25:389-409.

Quero, E., G.E. Terán, A. Benavides, I. Quero, F. Hernández, J.H. Burgueño. 1992. Efecto de Películas con Aditivos Fotocromáticos sobre la Asimilación de CO₂ en Plantas de Fresa. Programa de Nuevas Tecnologías para la Agricultura. Centro de Investigación en Química Aplicada, Saltillo, México.

Radoglou, K.M., P. Aphalo, P.G. Jarvis. 1992. Response of Photosynthesis, Stomatal Conductance and Water Use Efficiency to Elevated CO₂ and Nutrient Supply in Acclimated Seedlings of *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Bot.* 70:257-264.

Rajapakse, N.C. and J. W. Kelly. 1992. Regulation of Chrysanthemum Growth by Spectral Filters. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117:481-485.

Raviv, M. and Y. Allingham. 1983. Characteristics of Modified Polyethylene Films. *Plasticulture* 59:3-12.

Reyes, M.H. y A. Benavides. 1993. El Análisis de Senderos en la Investigación Agronómica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, México.

Reymond, P., T.W. Short, W.R. Briggs and K.L. Poff. 1992. Light-Induced Phosphorylation of a Membrane Protein Plays an Early Role in Signal Transduction for Phototropism in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:4718-4721.

Rozek, S. and R. Wojciechowska. 1990. Effect of Light and Growth Regulators on the Circadian Rhythmicity of Nitrate Reductase and Nitrite Reductase Activities in Greenhouse Lettuce Leaves. *Folia Horticulturae* 2:53-64.

Ryle, G.J.A., C.E. Powell and V. Tewson. 1992. Effect of Elevated CO₂ on the Photosynthesis, Respiration and Growth of Perennial Ryegrass. *J. Exp. Botany* 43:811-818.

Salinas, J.C. and S. Pearson. 1994. Low Tunnels Combined with Mulch: Effects of Different PE Films on the Micro-environment and Yield of Tomatoes. *Plasticulture* 104:13-21.

Salisbury, F.B. and C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing, Inc. USA.

Sanchez, C.A., R.J. Allen and B. Schaffer. 1989. Growth and Yield of Crisphead Lettuce under Various Shade Conditions. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114:884-890.

Sánchez-Fernández, R., M. Fricker, L.B. Corben, N.S. White, N. Sheard, C.J. Leaver, M. Van Montagu, D. Inzé and M.J. May. 1997. Cell Proliferation and Hair Tip Growth in the *Arabidopsis*

- Root are Under Mechanistically Different Forms of Redox Control. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94:2745-2750.
- Sasaki, T., Y. Honda, M. Umekawa and M. Nemoto. 1985. Control of Certain Diseases of Greenhouse Vegetables with Ultraviolet-Absorbing Vinyl Films. Plant Dis. 69:530-533.
- Schmid, R. 1991. Relationship Between Light Quality Dependence and Irradiance Adaptation of Photosynthesis in *Acetabularia mediterranea*. Photochem. Photobiol. 53:347-352.
- Serger, H. and W. Schmidt. 1986. Diversity of Photoreceptors. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). Photomorphogenesis in Plants. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 137-158.
- Servaites, J.C., D.R. Geiger, M.A. Tucci and B.R. Fondy. 1989. Leaf Carbon Metabolism and Metabolite Levels During a Period of Sinusoidal Light. Plant Physiol. 89:403-408.
- Shibles, R. 1976. Committee Report: Terminology Pertaining to Photosynthesis. Crop Sci. 16:437-439.
- Shumilova, A.A. and I.M. Magomedov. 1989. Change in Photosynthetic Metabolism of Sugarbeet with Increased Concentration of Sodium Chloride in Nutrient Solution. Fiziologiya i Biokhimiya Kul'turnykh Rastenii 21:13-17.
- Siddiqi, M.Y. and A.D.M. Glass. 1986. A Model for the Regulation of K⁺ Influx, and Tissue Potassium Concentrations by Negative Feedback Effects Upon Plasmalemma Influx. Plant Physiol. 81:1-7.
- Skinner, P.W. and M.A. Matthews. 1990. A Novel Interaction of Magnesium Translocation with the Supply of Phosphorus to Roots of Grapevine (*Vitis vinifera* L.). Plant Cell Environ. 13:821-826.
- Smith, H. 1982. Light Quality, Photoreception and Plant Strategy. Ann. Rev. Plant Physiol. 33:481-518.
- Smith, H. 1986. The Perception of Light Quality. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). Photomorphogenesis in Plants. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 187-217.
- Steel y Torrie. 1985. Bioestadística. Principios y Procedimientos. Libros McGraw-Hill de México, S.A. de C.V. México, D.F.
- Stephan, M. 1979. La Fertilisation de la Latue de Serre. Journées d'études INVUFLEC, Paris, p. 87.
- Stewart, G.W. 1987. Collinearity and Least Squares Regression. Statist. Science 2:68-100.
- Tanada, T. 1968. A Rapid Photo-reversible Response of Barley Root Tips in the Presence of 3-Indole Acetic Acid. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 59:376-380.

- Terán, G.E., I. Quero, F. Hernández, A. Benavides, E. Quero, J. Romero. 1993. Monitoreo Remoto del Medio Ambiente: Un Ejemplo en el Cultivo de Hortalizas. *Comunicaciones en Estadística y Medio Ambiente* 1:41-47.
- Terzaghi, W.B. and A.R. Cashmore. 1995. Light-Regulated Transcription. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46:445-474.
- Thompson, W.F. and M.J. White. 1991. Physiological and Molecular Studies of Light-Regulated Nuclear Genes in Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:423-466.
- Tobin, E.M. and J. Silverthorne. 1985. Light Regulation of Gene Expression in Higher Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36:569-593.
- Toneatti, P. 1989. "Anti-fog" Films, Facts and Fiction. *Plasticulture* 84:6-12.
- Uzunova, A. 1990. Effect of Toxic Concentrations of Copper on the Photosynthetic Apparatus of Seedlings of *Pinus nigricans*. *Fiziologiya-na-Rastenyata* 16:3-11.
- Valenzuela, H.R., B. Schaffer and S.K. O'Hair. 1990. Shade and Nitrogen Influence Gas Exchange and Growth of Cocoyam (*Xanthosoma sagittifolium*). *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 115:1014-1018.
- Van Quy, L., T. Lamaze and M.L. Champigny. 1991. Short-term Effects of Nitrate on Sucrose Synthesis in Wheat Leaves. *Planta* 185:53-57.
- Van Volkenburgh, E., R.E. Cleland and M. Watanabe. 1990. Light Stimulated Cell Expansion in Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Leaves. II. Quantity and Quality of Light Required. *Planta* 182:77-80.
- Vince-Prue, D. and A.E. Canham. 1983. Horticultural Significance of Photomorphogenesis. In: W. Shropshire and J. Mohr (Eds.). *Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Volume 16B.* Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp. 518-544.
- Voskresenskaya, N.P. 1979. Effect of Light Quality on Carbon Metabolism. In: M. Gibbs and E. Latzko (Eds.). *Photosynthesis II. Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. p. 174-180.
- Voskresenskaya, N.P. 1987. Light-Controlled Reactions and the Activity of the Photosynthetic Apparatus. *Fiziologiya Rastanii* 34:669-684.
- Wareing, P.F. and I.D.J. Phillips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants.* Pergamon Press Ltd., Oxford, U.K.
- Warpeha, K.M.F. and L.S. Kaufman. 1990. Two Distinct Blue-Light Responses Regulate the Levels of Transcripts of Specific Nuclear Coded Genes in Pea. *Planta* 182:553-558.
- Wassink, E.C. and J.A.J. Stolwijk. 1956. Effects of Light Quality on Plant Growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:373-400.

Wei, N., D.A. Chamovitz and X.W. Deng. 1994a. *Arabidopsis* COP9 is a Component of a Novel Signaling Complex Mediating Light Control of Development. *Cell* 78:117-124.

Wei, N., S.F. Kwok, A.G. von Arnim, A. Lee, T.W. McNellis, B. Piekos and X.W. Deng. 1994b. *Arabidopsis* Cop8, Cop10, and Cop11 Genes are Involved in Repression of Photomorphogenic Development in Darkness. *Plant Cell* 6:629-643.

Weiss, D. 1995. El Uso del Plástico para Invernaderos como Filtro para el Desarrollo de la Planta. Memorias del Simposium Internacional de Tecnologías Agrícolas con Plásticos. León, Gto. México. pp. 101-104.

Wellmann, E. 1983. UV Radiation in Photomorphogenesis. In: W. Shropshire and H. Mohr (Eds.). Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology Volume 16 B. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, Germany. p. 745-760.

Wells, R., L.L. Schulze, D.A. Ashley, H.R. Boerma and R.H. Brown. 1982. Cultivar Differences in Canopy Apparent Photosynthesis and their Relationship to Seed Yield in Soybeans. *Crop Sci.* 22:886-890.

Wheeler, R.M., C. L. Mackowiak, J.C. Sager, N.C. Yorio, W.M. Knott, W.L. Berry. 1994. Growth and Gas Exchange by Lettuce Stands in a Closed, Controlled Environment. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 119:610-615.

Wright, G.C., R.C. Nageswara-Rao and G.D. Farquhar. 1994. Water-use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination in Peanut under Water Deficit Conditions. *Crop Sci.* 34:92-97.

Yoshida, S. 1972. Physiological Aspects of Grain Yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:437-464.

Zeiger, E. 1983. The Biology of Stomatal Guard Cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34:441-475.

Zeiger, E., C. Grivet, S.M. Assmann, G.F. Deitzer and M.W. Hannegan. 1985. Stomatal Limitation to Carbon Gain in *Paphiopedilum* sp. (Orchidaceae) and its Reversal by Blue Light. *Plant Physiol.* 77:456-460.

