

## **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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub>, 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ . Sin embargo, la respuesta lineal de la asimilación de  $\text{CO}_2$  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 CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub>, la concentración de CO<sub>2</sub> en el mesófilo y el punto de compensación para la asimilación de CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> ( $r=0.95$ ,  $p<0.01$ ) 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  $\text{g planta}^{-1}$ . 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. However, the linear response of the assimilation of CO<sub>2</sub> 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<sup>-1</sup> against 43.33 ha<sup>-1</sup> of the test film. For the film of polypropylene the better result was obtained with violet photochromatic at 1.25 % (57.10 ton ha<sup>-1</sup>) compared against 48.75 ton ha<sup>-1</sup> 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 polypropylene 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.

## 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 CO<sub>2</sub>, el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y el SO<sub>4</sub><sup>=</sup> (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 CO<sub>2</sub> 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 sobre 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.

## **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 CO<sub>2</sub>, 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.

## **IL REVISION DE LITERATURA**

### **2.1. VIDA Y ENERGIA RADIANTE**

El mantenimiento y la generación del orden en los sistemas vivientes 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 vivientes 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 en 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 ( $6.02 \times 10^{23}$  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 ( $\text{W m}^{-2}$ ) 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<sub>2</sub> (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 morfogénicas 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  $\text{CO}_2$  (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  $\text{CO}_2$  (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 (Serger y Schmidt, 1986). Pueden mencionarse, entre otras las siguientes:

a). Fototropismos. En donde la luz azul induce curvatura en coleoptilos de avena y otras especies (Wareing y Phillips, 1978; Galston *et al.*, 1980; Serger 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 fotodinesis (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 fotodinesis 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 CO<sub>2</sub> (Warrington y Mitchell, 1976; Voskresenskaya, 1987; Britz y Sager, 1990) y la tasa de respiración (Kowallik, 1982).

f). Eventos morfogenéticos. 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; Marmé, 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<sup>-1</sup>). El contenido de carbonatos totales fue alto (38.5%) y presentó salinidad media (5.15 mS cm<sup>-1</sup>).

#### **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 CO<sub>2</sub> 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 m<sup>2</sup> (1 m del área útil de la cama x 2.5 m de largo de la película) y de 4.25 m<sup>2</sup> 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:

$\mu$  = 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.**

<b>Banda espectral</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Rango de longitudes de onda (nm)</b>
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 ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) 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  $\text{MJ m}^{-2}$ .

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  $\text{W m}^{-2}$ ) 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 ( $\text{W m}^{-2}$ ) 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.

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

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:

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

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 CO<sub>2</sub> (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 CO<sub>2</sub>. La red de captura desembocó en un convertidor RS-232/RS-485 modelo 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. Los datos se expresaron en unidades de resistencia (s m<sup>-1</sup>) 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.

-**Area 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 m<sup>2</sup> 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<sup>-1</sup>). Para dicho suelo se observó un nivel bajo de conductividad eléctrica (0.76 mS cm<sup>-1</sup>).

### 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 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:

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

en donde:

$\mu$  = 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 CO<sub>2</sub> 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 período 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 CO<sub>2</sub>.

Las lecturas de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 período 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> registrado durante el día en unidades de  $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

c). **El Punto de Compensación para la Asimilación de CO<sub>2</sub> (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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> toma valores fluctuantes de positivo a negativo cercanos a cero. Dicha condición estacionaria define el punto de compensación para la asimilación de CO<sub>2</sub> en unidades de partes por millón (ppm) de CO<sub>2</sub>.

### 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  $\text{CO}_2$ .

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 ( $\text{NO}_3^-$ ), potasio ( $\text{K}^+$ ) y sodio ( $\text{Na}^+$ ). 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 pecioloos 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  $\text{CO}_2$  y a la obtención de los extractos de savia, se tomaron muestras foliares las cuales fueron separadas en pecioloos 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 ( $\text{NO}_3^-$ ) y fósforo como fosfato ( $\text{PO}_4^-$ ) 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<sup>-2</sup> 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	c	801.29	a
DFFT	< 0.01	2486.78	e	2741.15	b	2565.75	c	3553.00	a
DRFA	< 0.01	1047.59	c	1202.51	b	1077.18	c	1599.00	a
DDFUV	< 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	c	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	c	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; DDFUV=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  $\mu\text{M m}^{-2}$ , 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.

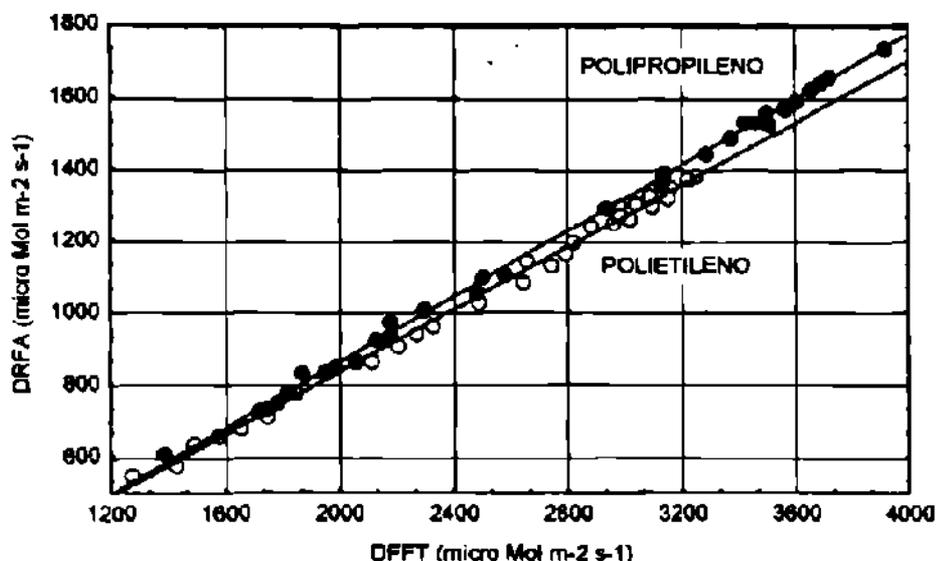
La magnitud del sesgo hacia un extremo u otro del espectro se mide con los índices espectrales rojo/rojo lejano (RRL) y azul/rojo (A/R). El primero de ellos es muy utilizado por su relación con las respuestas dependientes de fitocromos, el segundo es un índice más amplio que involucra la respuesta fotosintética 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	$\text{DRFA} = 0.4220 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$
Polipropileno	$\text{DRFA} = 0.4402 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$
PPF	$\text{DRFA} = 0.4217 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$
TCA	$\text{DRFA} = 0.4501 (\text{DFFT})$	$R^2 = 0.99$

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.

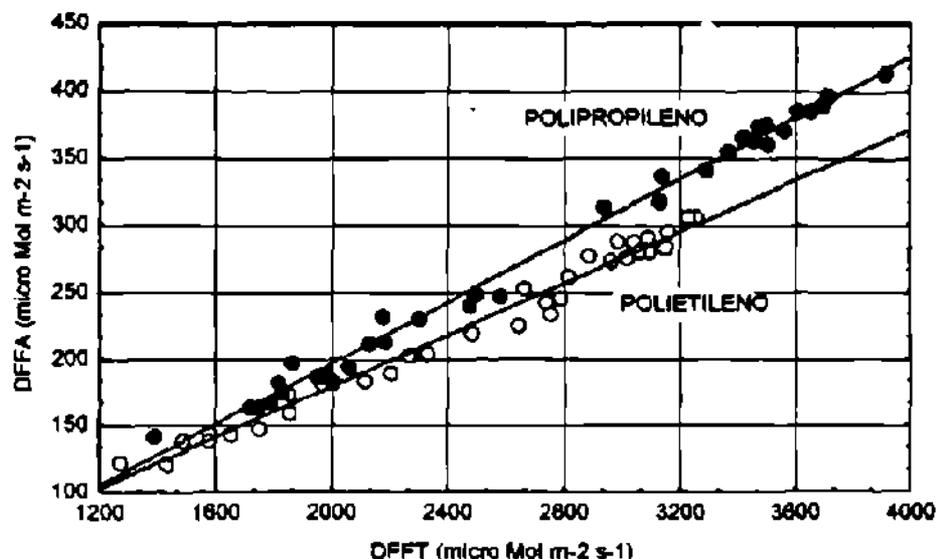
Al igual que lo observado para el rango fotosintéticamente activo el enriquecimiento en la banda UV (320-400 nm) y en la de azul (400-490 nm) no fue independiente del aumento en densidad de flujo fotónico total. Es decir, tanto para la radiación UV (DFUV) como para la azul (DFA) se observó un incremento 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 morfogenético 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 ésta 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  $\text{UV/TOT}=1.61$ , 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  $\text{UV/TOT}=1.77$ .

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.

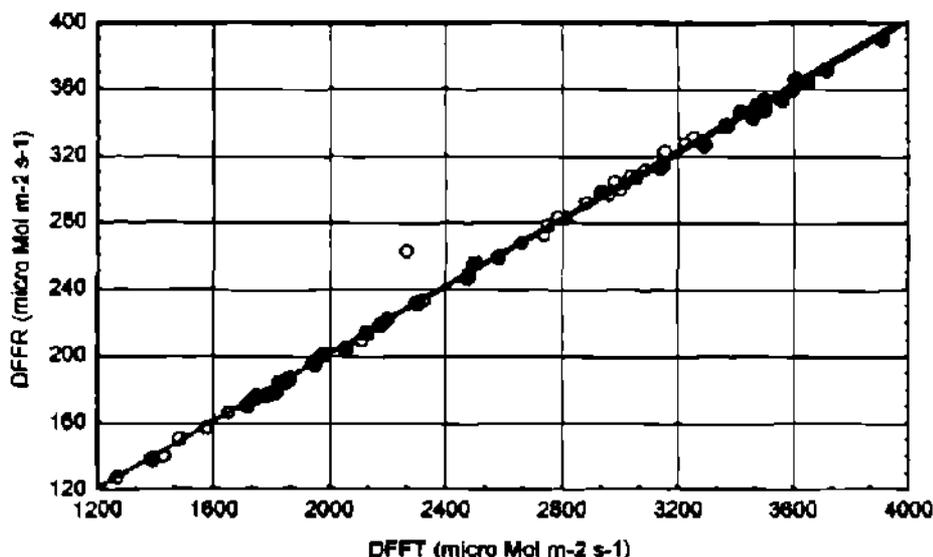
El aditivo más efectivo para enriquecer el ambiente bajo la película con radiación roja (DFFR) fue la mezcla de fotocromáticos azul-violeta para el caso de polietileno, con un promedio de  $260.3 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En comparación la película blanco transmitió  $200.65 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  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	DFFR = 0.1009 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
Polipropileno	DFFR = 0.1003 (DFFT)	$R^2 = 0.99$
PPF	DFFR = 0.0806 (DFFT)	$R^2 = 0.89$
TCA	DFFR = 0.0988 (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 CO<sub>2</sub> 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 (2531.25)	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±113.23
PE+FCV 0.5%	221.10±41.77	246.23±43.70	1239.98±204.45
PE+FCV 1.25%	233.20±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=Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. 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 fotocromático.

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.

Treatmento	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	50.58±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= Testigo 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 adimensionales. 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 periodo 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 <sup>-2</sup> )	IRFA (Mcal m <sup>-2</sup> )	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 (570.32)	2290.50 (2389.67)	+13.71 (+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 (568.22)	2360.70 (2380.87)	+17.19 (+18.19)
PE+MFC 0.5%	587.20	2460.40	+22.14
PE+MFC 1.25%	557.62	2336.40	+15.99
PE+MFC 2.0%	567.58 (570.8)	2378.20 (2391.67)	+18.06 (+18.73)
PP Blanco	654.14	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 (606.07)	2389.10 (2539.43)	-12.83 (-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 (211.04)	2483.80 (2657.70)	-9.38 (-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 (652.01)	2816.90 (2816.90)	+2.77 (-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.

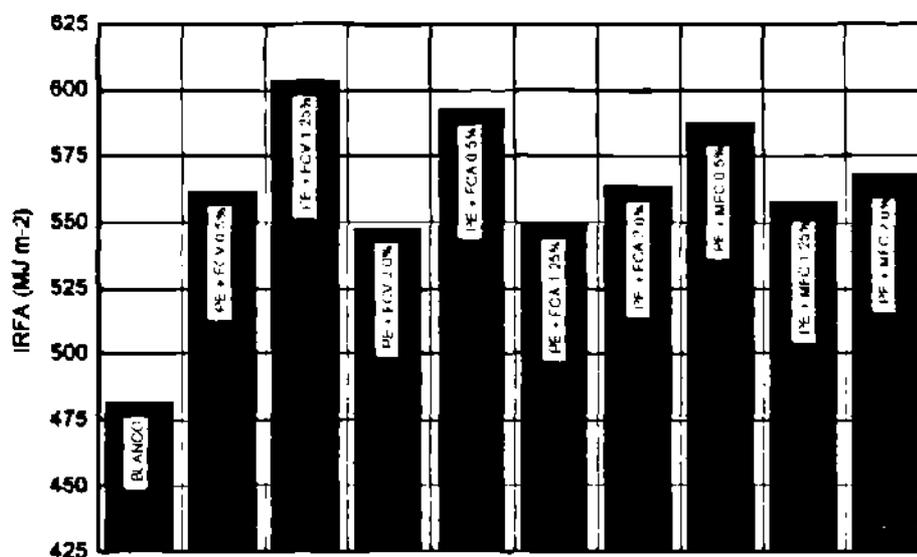
1 watt = 1 J s<sup>-1</sup>. 1 MJ m<sup>-2</sup> = 4.184 Mcal. 1 Mcal = 106 cal.

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 NO<sub>3</sub>) = 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

polipropileno con fotocromático azul al 0.5% ( $694.04 \text{ MJ m}^{-2}$ ) mientras que el valor para la película blanco de polipropileno fue de  $654.14 \text{ MJ m}^{-2}$ . Para los tratamientos de polietileno el valor más alto se encontró en la película con fotocromático violeta al 1.25% ( $603.31 \text{ MJ m}^{-2}$ ) mientras que en la película blanco resultó ser de  $480.756 \text{ MJ m}^{-2}$ . Por otro lado, la habilidad de transmisión de radiación activa para la fotosíntesis fue mayor en la película comercial PPF ( $551.84 \text{ MJ m}^{-2}$ ) en comparación con la película blanco de polietileno fabricada para el trabajo experimental.

Figura 4. Valores acumulados desde la siembra hasta la cosecha de irradiancia fotosintética transmitida por las películas de polietileno (PE).

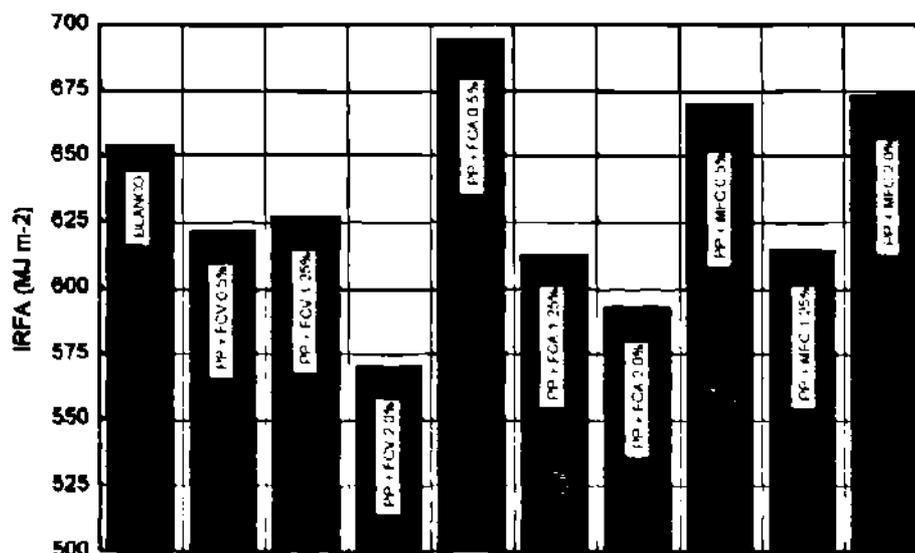


En esta gráfica la integral de la radiación fotosintéticamente activa (IRFA) se expresa en unidades de MJoules  $\text{m}^{-2}$ . En cada barra se anota el aditivo fotocromático añadido y su concentración porcentual. FCV es fotocromático violeta, FCA es azul y MFC es la mezcla de aditivos azul-violeta. El efecto global de añadir los fotocromáticos a la resina de polietileno fue incrementar fuertemente la irradiancia fotosintética bajo las películas.

Al comparar el efecto individual de los tratamientos el fotocromático violeta al 1.25% apareció como el mejor tratamiento para polietileno con un 25.49% de diferencia comparado con la película blanco (Figura 4). Tanto el fotocromático azul como la mezcla azul-violeta mostraron mejor resultado con la concentración de 0.5%, disminuyendo su efectividad al aumentar esta. Por otro lado, al comparar cualquier tratamiento de polietileno con aditivo fotocromático contra la película blanco el resultado fue excelente en todos los casos.

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<sup>-2</sup> 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).



En esta gráfica la integral de la radiación fotosintéticamente activa (IRFA) se expresa en unidades de MJoules m<sup>-2</sup>. 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 CO<sub>2</sub> Y RESISTENCIA ESTOMATICA.

El muestreo para determinar la actividad de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la resistencia estomática ( $\text{s m}^{-1}$ ) 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> frente a las del polietileno a pesar de mostrar niveles muy distintos de radiación. Los valores menores de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>.

Cuadro 5. Valores promedio y error estándar de la media para asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de área foliar (ASPRO) en unidades de  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y de resistencia estomática al flujo de CO<sub>2</sub> (REST) en unidades de  $\text{s m}^{-1}$  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 ± 15.57
		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 ± 0.52	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	73.60 ± 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 CO<sub>2</sub> (ASPRO) con unidades de  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y resistencia estomática (REST) con unidades de  $\text{s m}^{-1}$ .**

TRATAMIENTO	ASPRO	REST
TCA	23.40 $\pm$ 0.80 a*	105.61 $\pm$ 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> fue reportada también por Radoglou *et al.* (1992) en *Phaseolus vulgaris* con diferentes niveles de concentración de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 hídrico 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 CO<sub>2</sub> (ASPRO) con unidades de  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y resistencia estomática (REST) con unidades de  $\text{s m}^{-1}$ .

TRATAMIENTO	ASPRO	REST
TCA	23.40 $\pm$ 0.80a*	105.61 $\pm$ 6.61 b
PPF	19.70 $\pm$ 0.40 ab	145.13 $\pm$ 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 fotocromático 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. El segundo punto a considerar es la ausencia de diferencias notables entre los fotocromáticos en asimilación de CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> (ASPRO) con unidades de  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y resistencia estomática (REST) con unidades de  $\text{s m}^{-1}$ .

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 CO<sub>2</sub> frente a la Cantidad y Calidad de la Radiación.

Dada la presencia de diferencias en asimilación de CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> (ASPRO y ASG) tal como se indica en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Variables de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> por unidad de área (en unidades de  $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y ASG es la asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de biomasa seca foliar (en unidades de  $\mu\text{M g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ).

Los coeficientes canónicos indicaron una fuerte contribución de la asimilación de CO<sub>2</sub> por unidad de biomasa seca y casi nula importancia relativa de la asimilación de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> frente a la variable canónica independiente.

Para los dos conjuntos de variables, de radiación y asimilación de CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>.

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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>) 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 CO<sub>2</sub>. 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:

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

con  $R^2 = 0.77$  y un error estándar de estimación de 0.11 para  $\beta_1$ . 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:

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

con  $R^2 = 0.92$  y errores estandar de estimación de 0.09 para  $\beta_0$ , 0.07 para  $\beta_1$  y 0.06 para  $\beta_{11}$  (ver Figura 6).

Por otro lado, se verificaron de manera individual las variables de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> por unidad de área (Figura 7) y se anota en la ecuación 3:

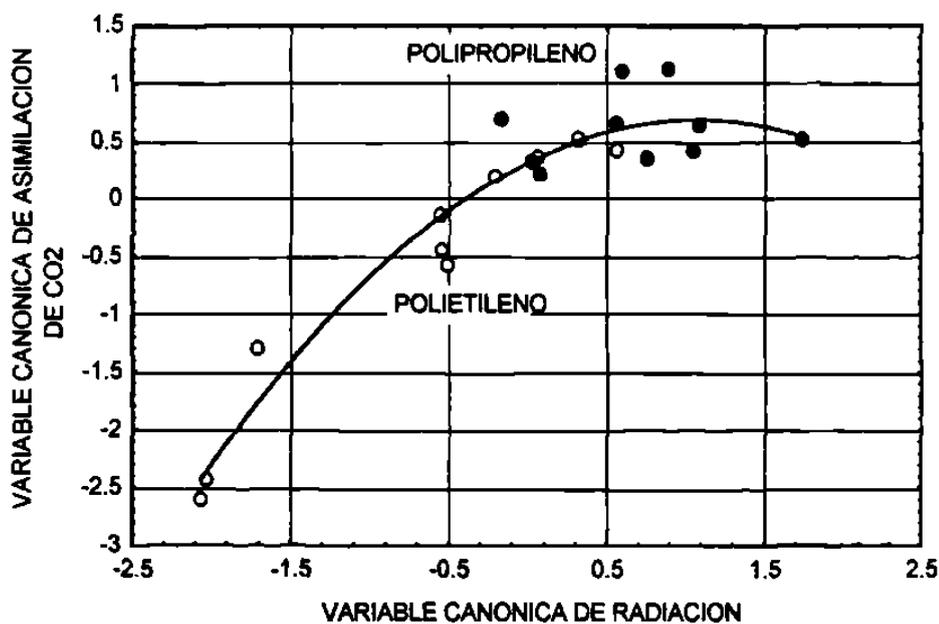
$$\text{ASPRO} = 19.56 - 3.33 (\text{VCI}) + 1.27 (\text{VCI})^2 \quad \text{ec. (3)}$$

con  $R^2 = 0.73$  y errores estandar de estimación de 0.79 para  $\beta_0$ , 0.69 para  $\beta_1$  y 0.51 para  $\beta_{11}$ . 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  $\beta_0$ , 0.01 para  $\beta_1$  y 0.01 para  $\beta_{11}$ .

Figura 6. Relación entre la variable canónica de radiación (VCI) y la variable canónica de asimilación de  $\text{CO}_2$  (VCD).

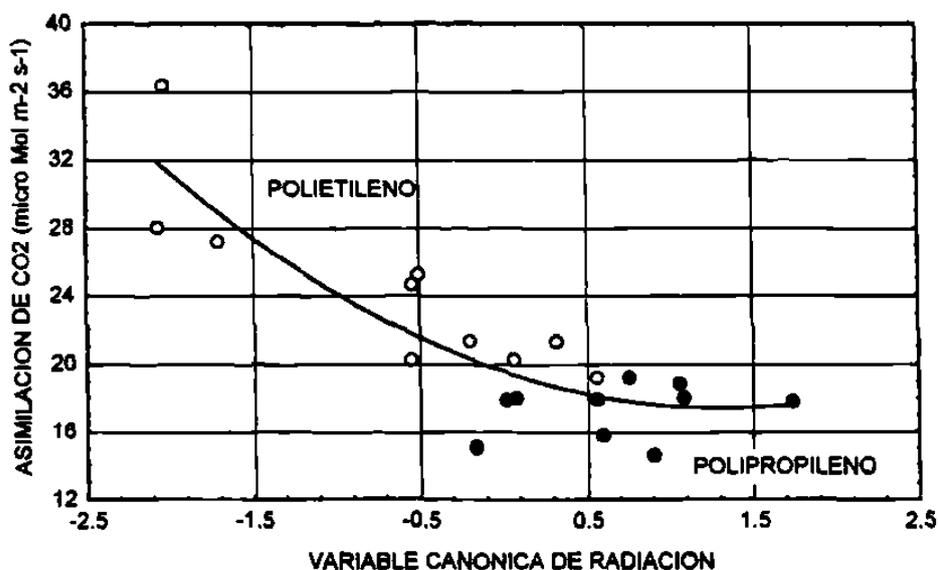


Los valores negativos de la VCD marcan la máxima respuesta en asimilación de  $\text{CO}_2$  por unidad de área y por unidad de biomasa. El óptimo de respuesta se ubicó en la región de menor densidad de flujo de radiación combinado con sesgo espectral hacia el rojo. Dado que estas características correspondieron a las películas de polietileno en ellas se observó la máxima asimilación de  $\text{CO}_2$ .

Es posible que la respuesta negativa de la asimilación de  $\text{CO}_2$  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  $\mu M m^{-2} s^{-1}$ .

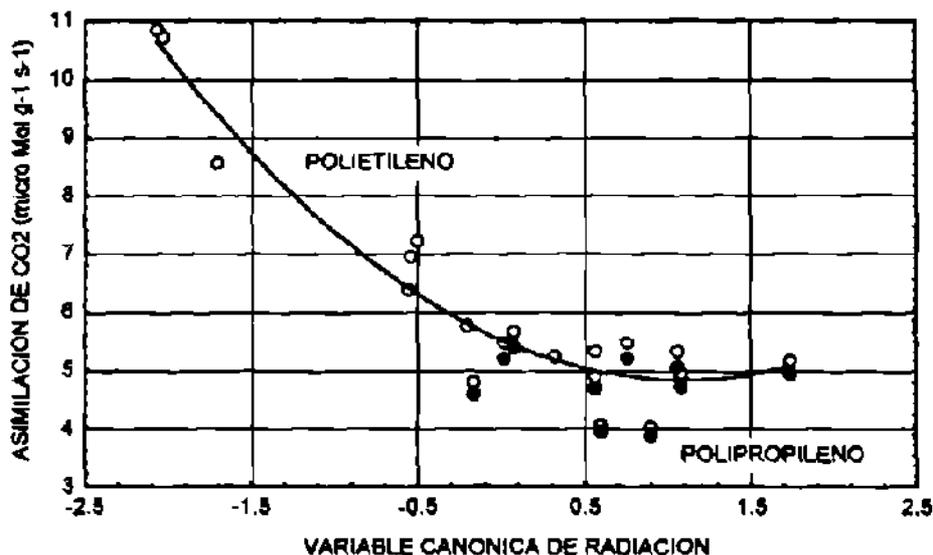


El óptimo de respuesta se ubicó en la región de valores negativos de VCI, que fue la región de menor densidad de flujo de radiación combinado con mayor sesgo espectral hacia el rojo. Dado que estas características correspondieron a las películas de polietileno en ellas se observó la máxima asimilación 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>.

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 CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub> ( $R=-0.41$ ,  $p=0.07$ ). 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 CO<sub>2</sub>. 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> (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 estándar 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 paréntesis son los promedios por clase de fotocromático.

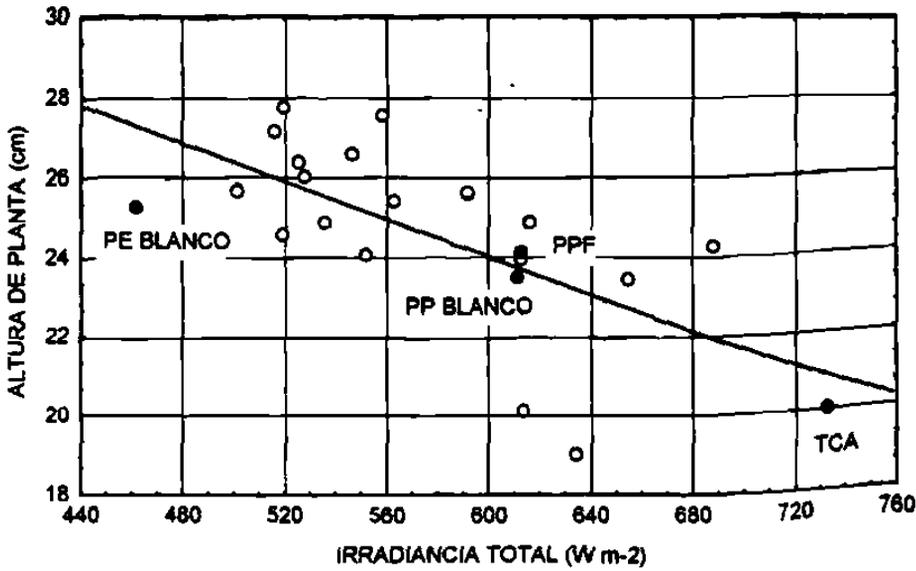
La altura de planta se correlacionó negativa y significativamente ( $p<0.01$ ) con prácticamente todas las variables de radiación indicadoras de alta densidad de flujo o irradiancia y con las de sesgo espectral hacia las bandas más energéticas. Con las variables indicadoras de sesgo hacia el rojo se 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 O<sub>2</sub> ó CO<sub>2</sub>, 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<sup>-1</sup>) fue mayor al observado en los de polietileno ( $15.29$  hojas planta<sup>-1</sup>) 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<sup>-1</sup>). 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup>) 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<sup>-1</sup>.

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<sup>-1</sup>), 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<sup>-1</sup>. 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<sup>-1</sup>, por otra parte el valor más bajo se observó con el aditivo azul al 2.0% con un promedio de 14.25 hojas planta<sup>-1</sup>. 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 irradiancia, 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 estandar 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 <sup>-4</sup> ab	PP-BCO	0.034±1.1x10 <sup>-3</sup> ab
FCV 0.5%	0.034±3.5x10 <sup>-4</sup> b	FCV 0.5%	0.032±3.5x10 <sup>-4</sup> b
FCV 1.25%	0.035±7.0x10 <sup>-4</sup> ab	FCV 1.25%	0.033±1.1x10 <sup>-3</sup> ab
FCV 2.0%	0.035±1.0x10 <sup>-4</sup> ab (0.0347)	FCV 2.0%	0.035±3.5x10 <sup>-4</sup> ab (0.033)
FCA 0.5%	0.039±1.8x10 <sup>-3</sup> a	FCA 0.5%	0.034±1.4x10 <sup>-3</sup> ab
FCA 1.25%	0.038±1.4x10 <sup>-3</sup> a	FCA 1.25%	0.033±3.5x10 <sup>-4</sup> ab
FCA 2.0%	0.035±7.0x10 <sup>-4</sup> ab (0.037)	FCA 2.0%	0.032±7.0x10 <sup>-4</sup> b (0.033)
MFC 0.5%	0.036±3.5x10 <sup>-4</sup> ab	MFC 0.5%	0.033±1.1x10 <sup>-4</sup> ab
MFC 1.25%	0.036±1.0x10 <sup>-3</sup> ab	MFC 1.25%	0.036±1.4x10 <sup>-3</sup> a
MFC 2.0%	0.032±1.4x10 <sup>-3</sup> b (0.0347)	MFC 2.0%	0.033±1.8x10 <sup>-3</sup> ab (0.034)
TESTIGOS			
PPF	0.031±7.0x10 <sup>-4</sup> b		
TCA	0.028±3.5x10 <sup>-4</sup> 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

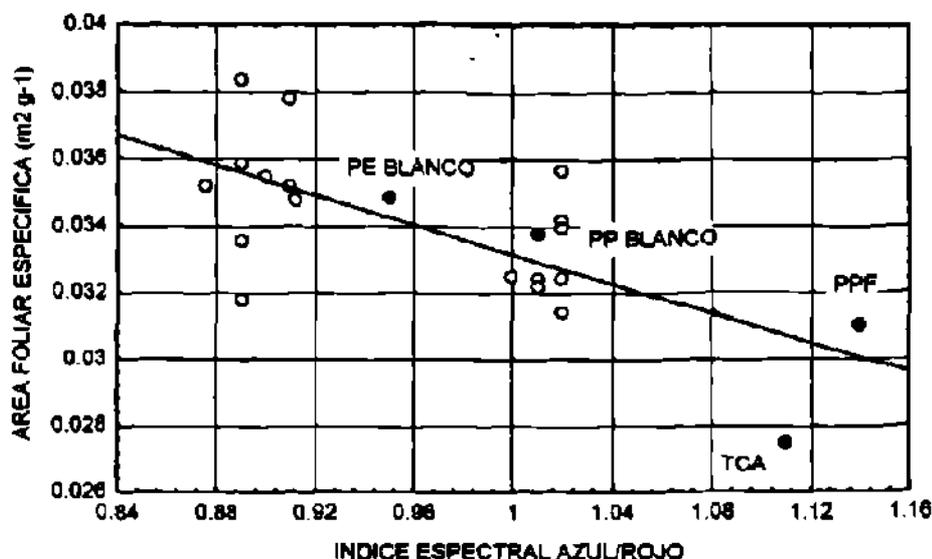
área foliar específica se observaron con el aditivo violeta al 0.5% y con el azul al 2.0%, ambos con un promedio de  $0.032 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ . El rango de variación en este caso fue de  $0.004 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ , menor al obtenido en polietileno.

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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$ , la correlación indica dependencia positiva entre área foliar específica y asimilación de  $\text{CO}_2$ .

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 (o) 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  $p(t) < 0.01$ . La ecuación de la curva se anota a continuación.

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

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  $\text{CO}_2$  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<sup>-1</sup> y el fotocromático azul al 2.0% con 29.59 g planta<sup>-1</sup>. Las plantas bajo la película blanco presentaron una biomasa promedio de 15.06 g planta<sup>-1</sup>. 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 estándar para la biomasa seca total (PSTF) en g planta<sup>-1</sup> 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±4.30 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

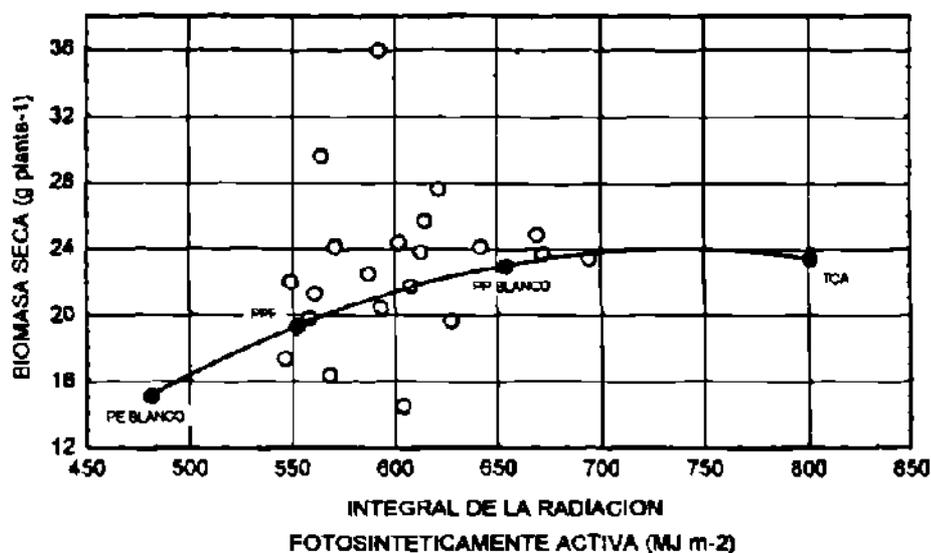
la menor biomasa seca tuvo también el mayor valor de UV/TOT. De nuevo, aunque esto explica parte de la variación, no abarca de manera consistente el total de los resultados ya que, para el TCA con un valor muy alto de UV/TOT, no se presentó el menor valor de biomasa seca y lo mismo se presentó para la 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<sup>-1</sup> contra 23.00 g planta<sup>-1</sup> 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<sup>-2</sup>.



Los puntos marcados en negro (\*) corresponden a los tratamientos testigo y los círculos (o) 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.

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

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 CO<sub>2</sub> 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 ( $525.95 \text{ W m}^{-2}$ ) y menor al promedio de PP ( $609.15 \text{ W m}^{-2}$ ). 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 ( $723.8 \text{ W m}^{-2}$ ) 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  $\text{CO}_2$ , 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 ( $p \leq 0.01$ ) 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  ( $R=0.28$ ) 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  $\text{CO}_2$  por hojas individuales.

A este respecto, debe de ser considerado que las lecturas de asimilación de  $\text{CO}_2$  fueron realizadas únicamente en el período 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<sub>2</sub> pueden ser el resultado de cambios en la asimilación de CO<sub>2</sub> 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 (Kowallik, 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<sub>2</sub> por hojas individuales y la producción de materia seca en la planta o dosel completo.

De acuerdo con Pearcy (1991) la asimilación de CO<sub>2</sub> (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<sub>2</sub> 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; propablemente 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)<sup>-1</sup> 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)
<b>TESTIGOS</b>			
PPF	0.047 ± 0.005 b		
TCA	0.078 ± 0.009 a		

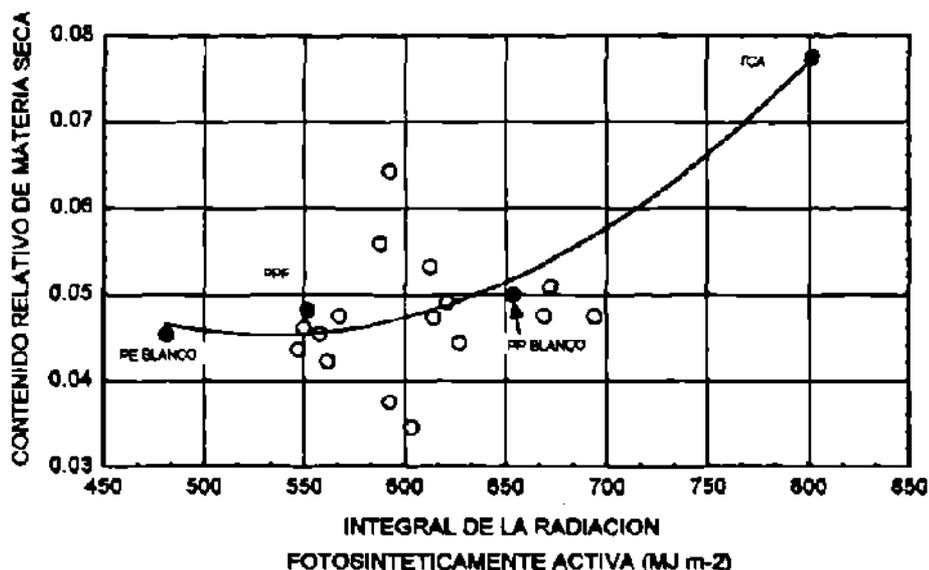
PE=Polietileno; PP=Polipropileno; PPF=Testigo comercial; TCA= testigo sin película. FCV= Fotocromático violeta; FCA= Fotocromático azul; MFC= Mezcla de fotocromáticos. Los promedios seguidos por la misma letra no son diferentes ( $\alpha=0.05$ ) de acuerdo a una prueba de Duncan. Las dos columnas del 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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<sup>-2</sup>.



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	350.33 ± 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	345.0 ± 61.43	ab	PP BCO	313.75 ± 42.70	bc
FCV 0.5%	475.0 ± 43.30	a	FCV 0.5%	348.5 ± 83.7	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 ± 25.20	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<sup>-1</sup>, seguido por el testigo sin película, con 450 g repollo<sup>-1</sup>, el polipropileno con fotocromático azul al 2.0%, con 416.25 g repollo<sup>-1</sup>, y la película comercial PPF con 412.5 g repollo<sup>-1</sup>. 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 CO<sub>2</sub> también llega a ser una limitante y ocurre relación positiva entre el peso medio del repollo y la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera hasta llegar a un punto máximo de 1000 ppm de CO<sub>2</sub> (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 CO<sub>2</sub> que debió ser mayor o probablemente los mismos factores nutricionales ya discutidos para la biomasa seca y la asimilación de CO<sub>2</sub>. 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.

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 morfogénico, 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.

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.

Tratamiento	Índice de cosecha
Película Blanco	$0.73 \pm 0.04$ ab
Violeta	$0.68 \pm 0.04$ b
Azul	$0.64 \pm 0.04$ b
Mezcla	$0.62 \pm 0.03$ b
PPF	$0.83 \pm 0.03$ 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  $\text{kg m}^{-2}$ , y se proyectó a rendimiento por hectárea en unidades de toneladas  $\text{ha}^{-1}$ .

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<sup>-1</sup>) fue prácticamente igual al obtenido bajo las películas de polipropileno (49.62 ton ha<sup>-1</sup>) 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<sup>-1</sup>) que con la de polipropileno (48.48 ton ha<sup>-1</sup>).

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<sup>-1</sup> (Cuadro 21). En el otro extremo el fotocromático violeta al 2.0% presentó el rendimiento más bajo con 39.06 ton ha<sup>-1</sup>. El rango de variación obtenido entre estos dos tratamientos fue de 22.70 ton ha<sup>-1</sup>.

Por su parte el promedio de rendimiento para la película blanco de polietileno fue de 43.33 ton ha<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup> y el del fotocromático violeta al 1.25% un valor promedio de 40.68 toneladas ha<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup>. Por otro lado, el

promedio para la película blanco de polipropileno fue de 48.74 ton ha<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup>.

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%	47.03±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<sup>-1</sup>.

El testigo sin película presentó un lugar bajo entre los promedios de rendimiento con 44.44 toneladas hectárea<sup>-1</sup>, 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