

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

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

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

Para los presentes datos experimentales el punto importante respecto a la radiación se refiere a los efectos de la densidad de flujo o irradiancia (cantidad de radiación) y del sesgo hacia el azul (calidad espectral). Un problema encontrado en los datos de radiación fue que, a pesar de la alta redundancia presente entre las variables de irradiancia y de balance espectral, ninguna de las variables de manera individual presentó un desempeño adecuado como predictor de las respuestas de la planta. De este hecho partió la construcción de las funciones canónicas de las variables de radiación generadas para los datos de asimilación de CO₂ las cuales se realizaron con doble propósito: (1) aprovechar la redundancia presente y obtener funciones lineales con buena capacidad predictiva y (2) utilizar dichos compuestos lineales en un modelo causal.

Un primer modelo causal fue construido utilizando las funciones lineales de radiación específicas de las correlaciones canónicas. Dicho modelo mostró un desempeño aceptable en las vías causales primarias y un desempeño muy pobre en las posteriores. Este hecho probablemente sea consecuencia de que las condiciones que promovieron la actividad de asimilación no aseguraron necesariamente la eficiencia de los procesos posteriores como la acumulación de biomasa y el rendimiento. En otras palabras, al parecer las variables de radiación que modifican positivamente la asimilación de CO₂ no impactan del mismo modo la productividad cuando no se tienen las condiciones adicionales que aseguren niveles adecuados en los procesos paralelos como el transporte de fotosintatos, absorción y transporte de minerales, etc

El primer modelo causal basado enteramente en la respuesta de la asimilación de CO₂ fue desechado y se construyó otro modelo causal alternativo utilizando las componentes principales de una serie de variables de radiación expresadas originalmente como densidad de flujo fotónico. La diferencia entre utilizar las funciones lineales de la correlación canónica y las componentes principales radica en que estas últimas engloban la variación del ambiente de radiación pero sin dirigirse a un grupo específico de variables de respuesta de la planta, es decir, simplemente se construye un compuesto lineal que describe eficientemente la variación y las correlaciones entre las variables de radiación sin tomar en cuenta las respuestas de las plantas. De esa forma se evitó el

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

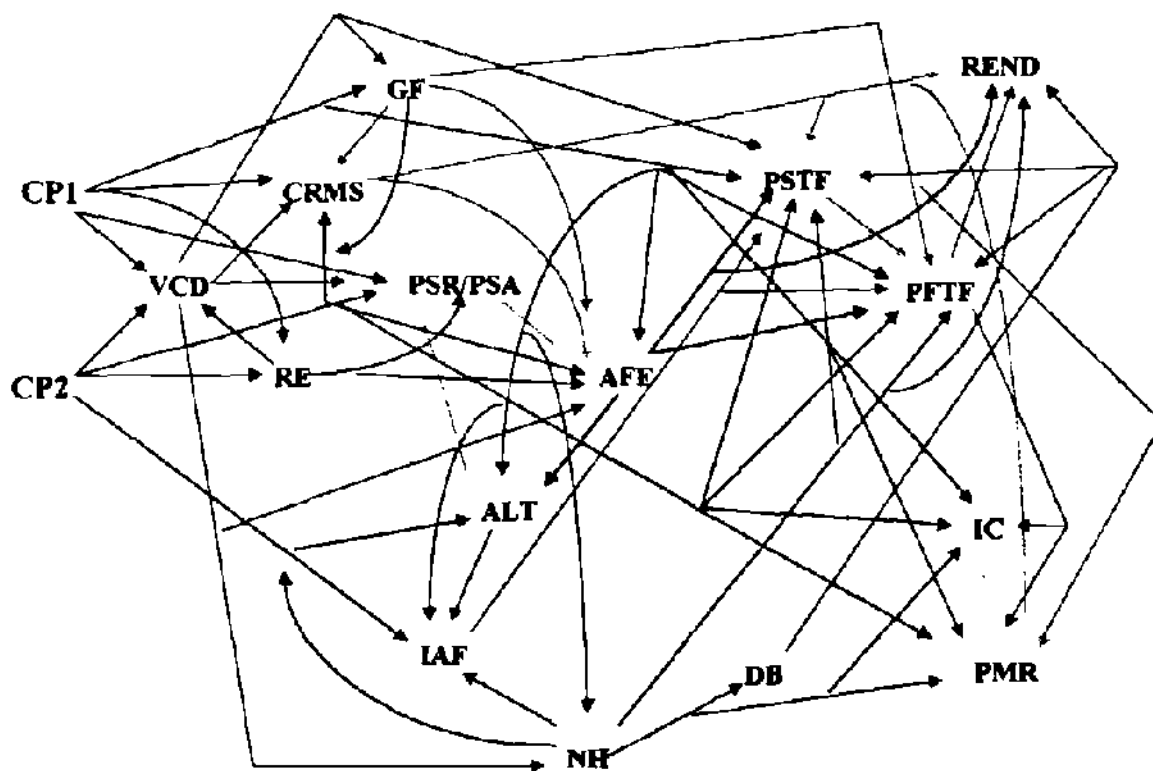


Figura 13. Conjunto de relaciones de las variables incluidas en el modelo causal. Las flechas unidireccionales (→) indican un efecto causal directo. Las siglas que describen a cada variable se anotan en la Tabla 23.

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

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

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

Nivel 1.

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

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

Variable	Coefficientes del primer vector característico	Coefficientes del segundo vector característico
DFFT	0.3753	-0.2847
DFRA	0.4019	-0.1147
DFFUV	0.3773	0.1859
DFFA	0.3998	0.1329
DFFR	0.3643	-0.3188
DFFIR	0.3188	-0.4548
RRL	0.3089	0.4697
A/R	0.2559	0.5698

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

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

Nivel 2.

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

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

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

Nivel 3.

VARIABLES DE ACUMULACIÓN DE BIOMASA POR PLANTA, MORFOGÉNESIS DEL REPOLLO Y DE RENDIMIENTO POR UNIDAD DE ÁREA. Son todas aquellas variables endógenas que describen la acumulación de biomasa fresca y seca y el reparto selectivo de la misma entre las partes cosechables y no cosechables de la planta. Aquí se incluyen el peso seco y peso fresco totales promedio por planta (PSTF y PFTF), el índice de cosecha (IC), el peso fresco promedio del repollo (PMR) y el rendimiento (REND).

4.2.2. ESTRUCTURA CAUSAL.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

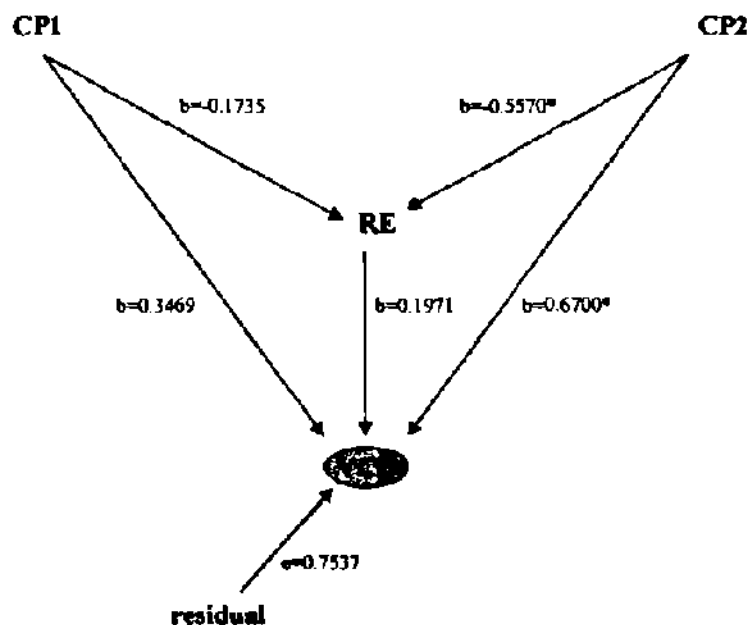


Figura 14. Diagrama causal para la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD). La resistencia estomática es RE y las componentes principales de la radiación son CP1 y CP2.

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

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

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

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos no directos.

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

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

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

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

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

4.2.3.2. AREA FOLIAR ESPECIFICA.

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

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

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

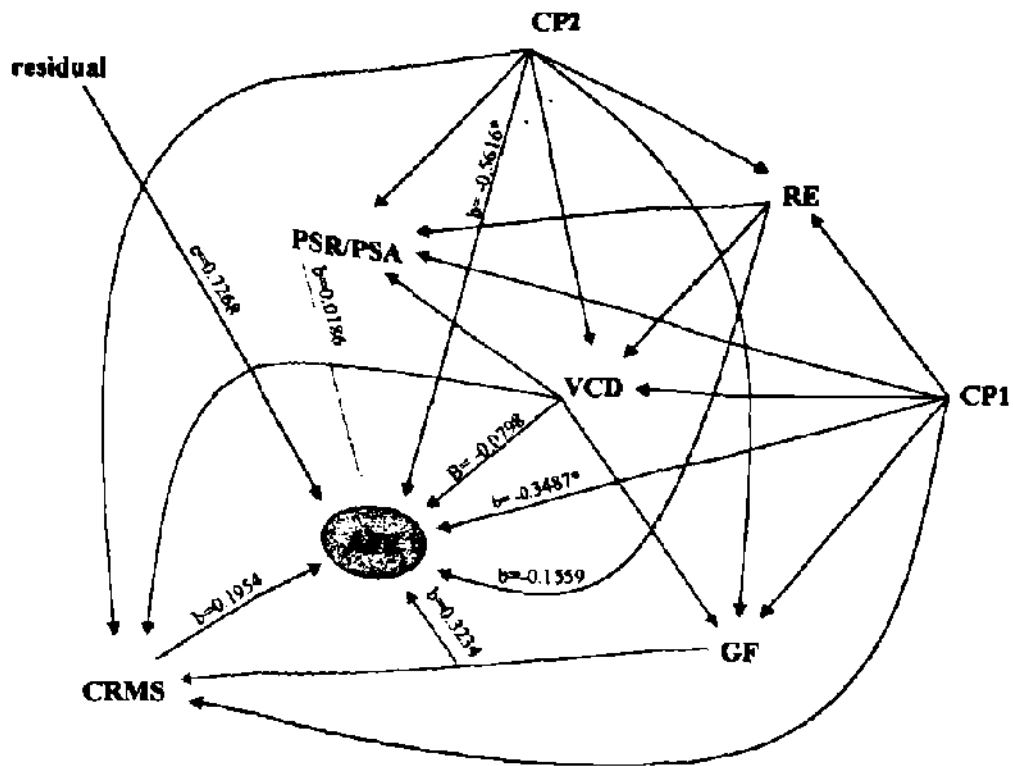


Figura 15. Diagrama causal para la variable área foliar específica (AFE). Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF) y el contenido relativo de materia seca (CRMS).

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

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

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

4.2.3.3. BIOMASA SECA POR PLANTA.

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

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

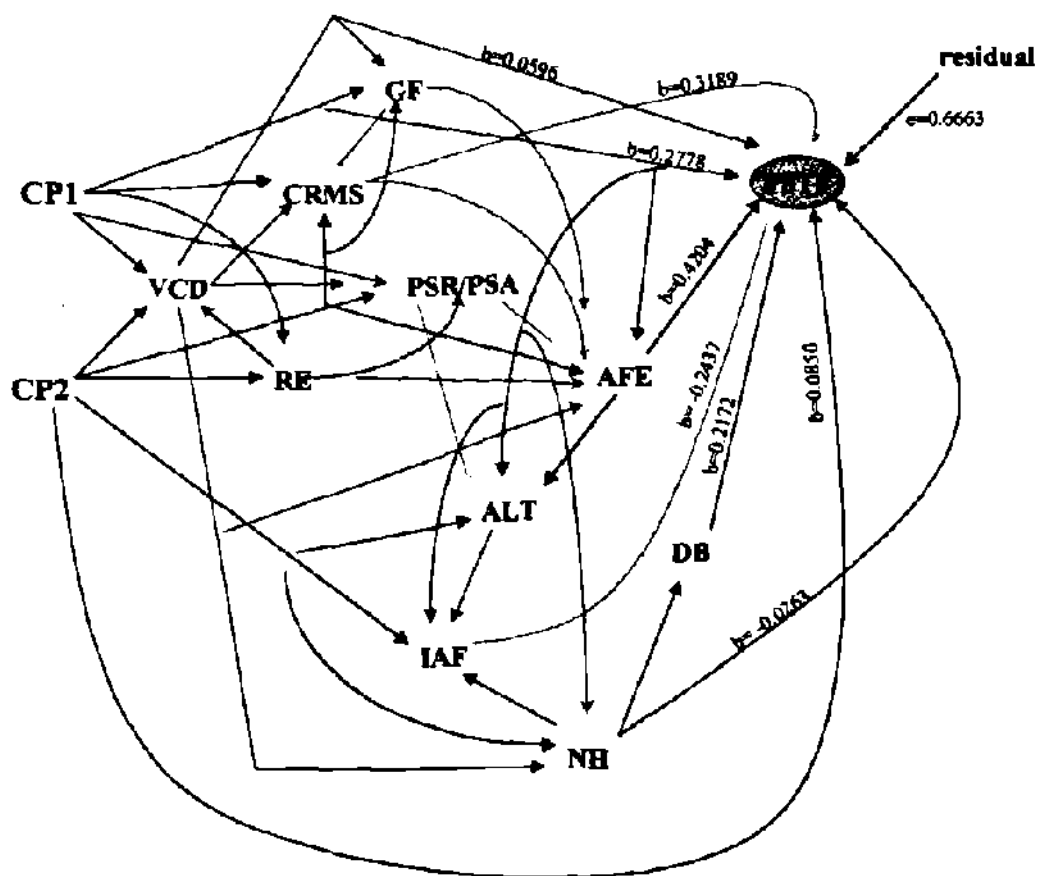


Figura 16. Diagrama causal para la variable de peso seco promedio total por planta en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS), el cociente de los pesos secos de la raíz y las partes aéreas (PSR/PSA), el grosor foliar (GF), la altura de planta (ALT), el índice de área foliar (IAF), el número de hojas (NH), el diámetro basal (DB) y el área foliar específica (AFE).

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

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

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

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

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

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

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

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

4.2.3.4. BIOMASA FRESCA POR PLANTA.

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

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

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

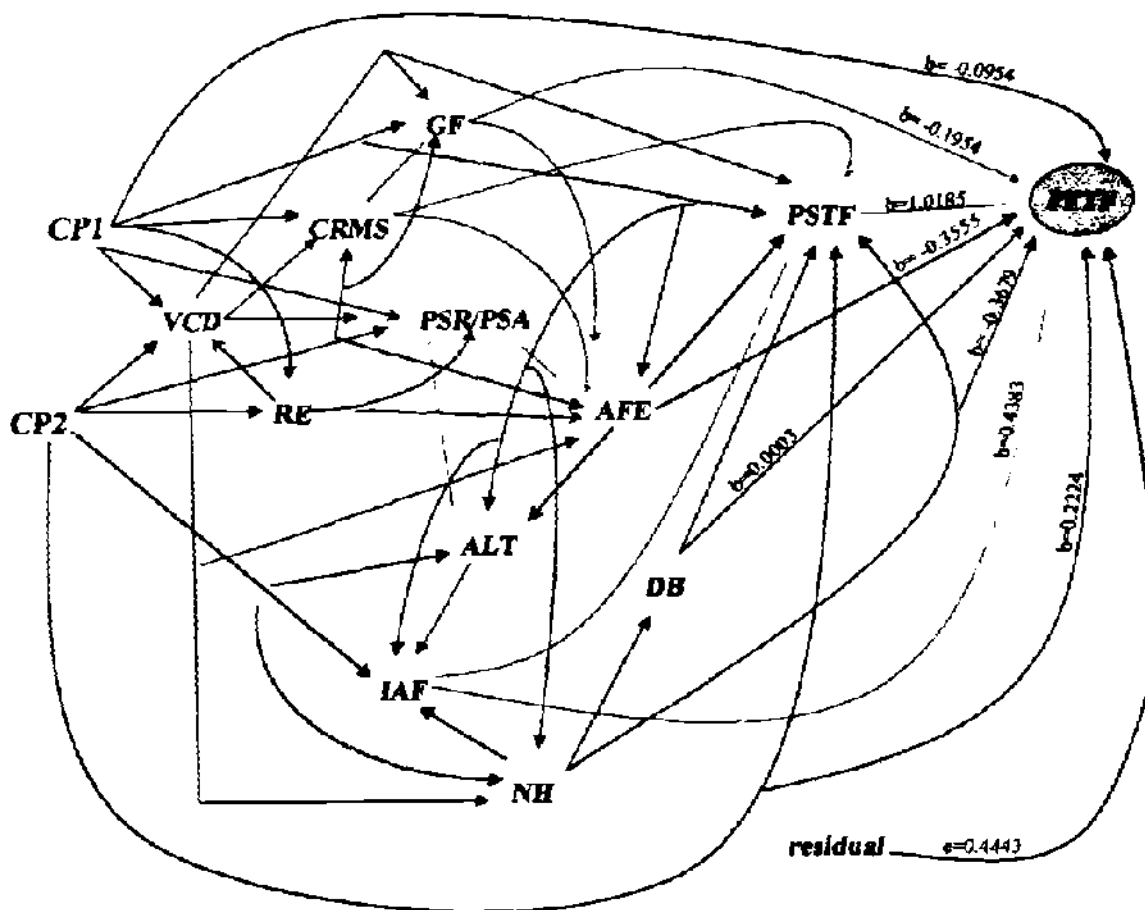


Figura 17. Diagrama causal para la variable peso fresco promedio por planta en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO_2 (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS),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

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

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

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

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

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

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

4.2.3.5. PESO PROMEDIO DEL REPOLLO EN LA COSECHA.

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

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

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

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

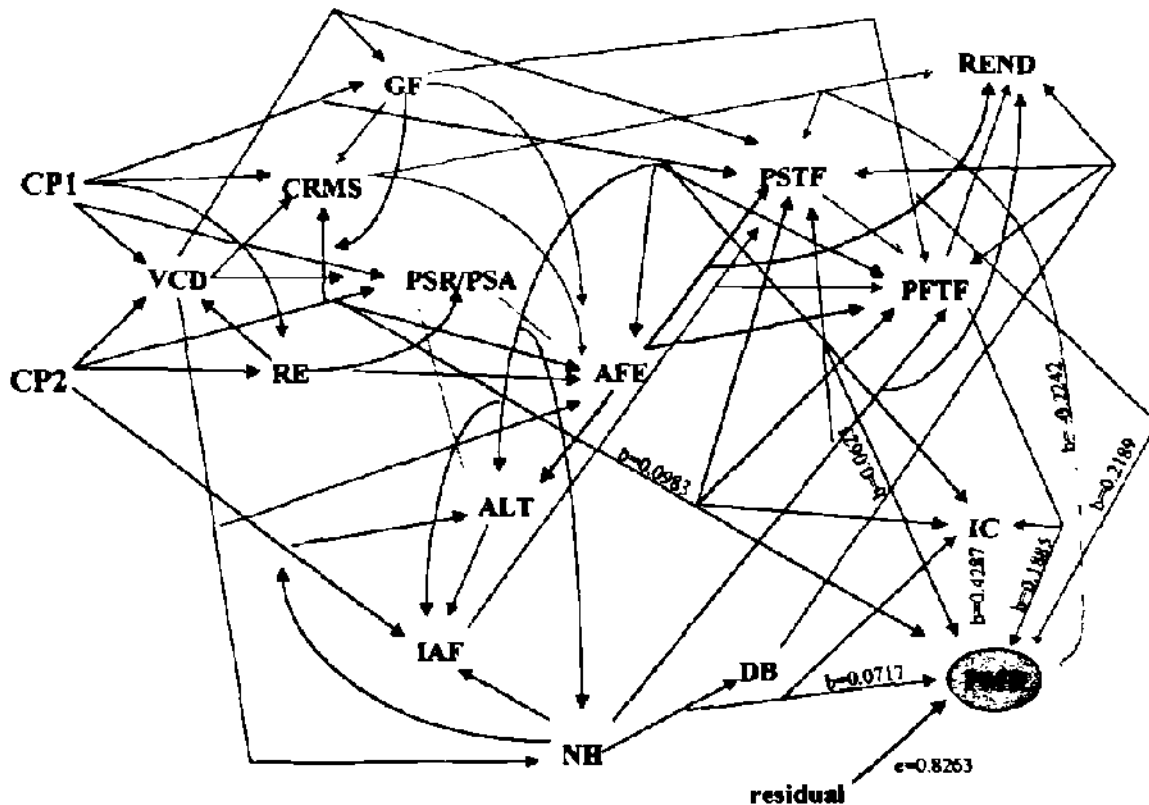


Figura 18. Diagrama causal para la variable peso fresco promedio del repollo en la cosecha. Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS),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

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

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

4.2.3.6. RENDIMIENTO.

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

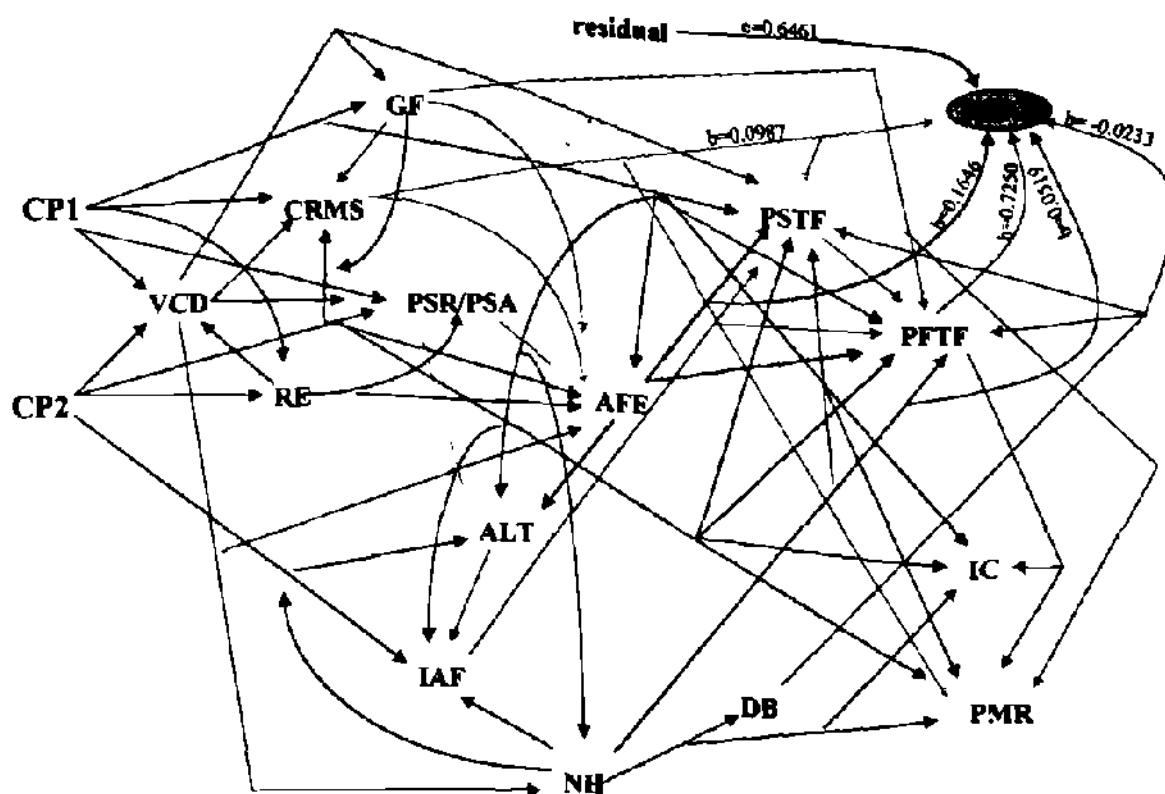


Figura 19. Diagrama causal para la variable rendimiento en toneladas por hectárea (REND). Las restantes variables son las componentes principales de la radiación (CP1 y CP2), la resistencia estomática (RE), la variable canónica de asimilación de CO₂ (VCD), el contenido relativo de materia seca (CRMS),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

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

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

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

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

r=coeficiente de correlación lineal simple.

EYX, EYY = reconstrucción de r.

b= efecto directo.

IYX, IYY= efectos indirectos.

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

4.3. EXPERIMENTO CON ESPINACA Y FILTROS DE RADIACION

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

4.3.1. CONCENTRACION DE MINERALES EN BASE SECA

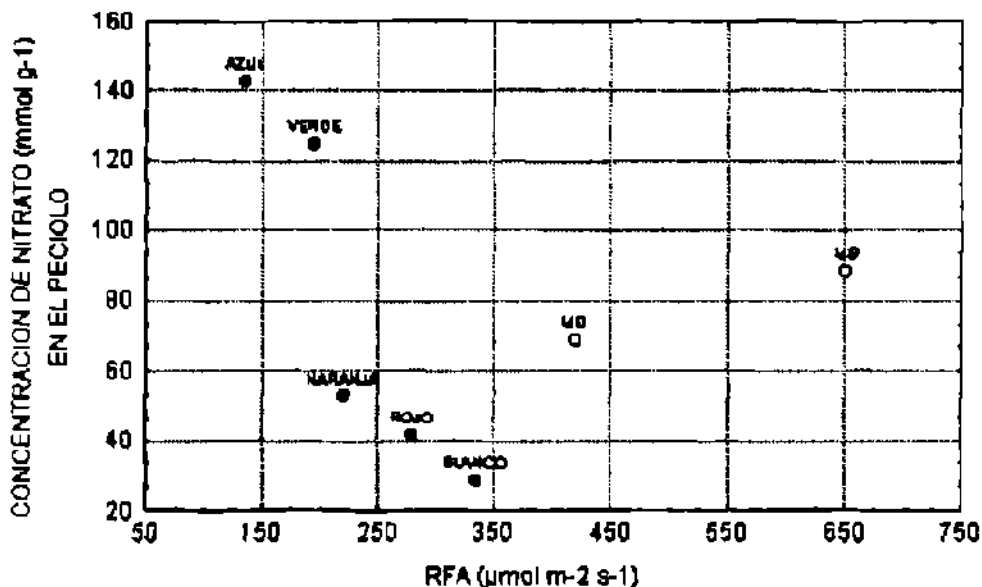
Se observaron grandes variaciones en la concentración de los diferentes elementos en los peciolo, folíolos y en el cociente de las concentraciones folíolo/peciolo (F/P) que es un índice del reparto selectivo de cada elemento entre las dos estructuras de la hoja. No se obtuvieron correlaciones significativas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

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

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

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

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

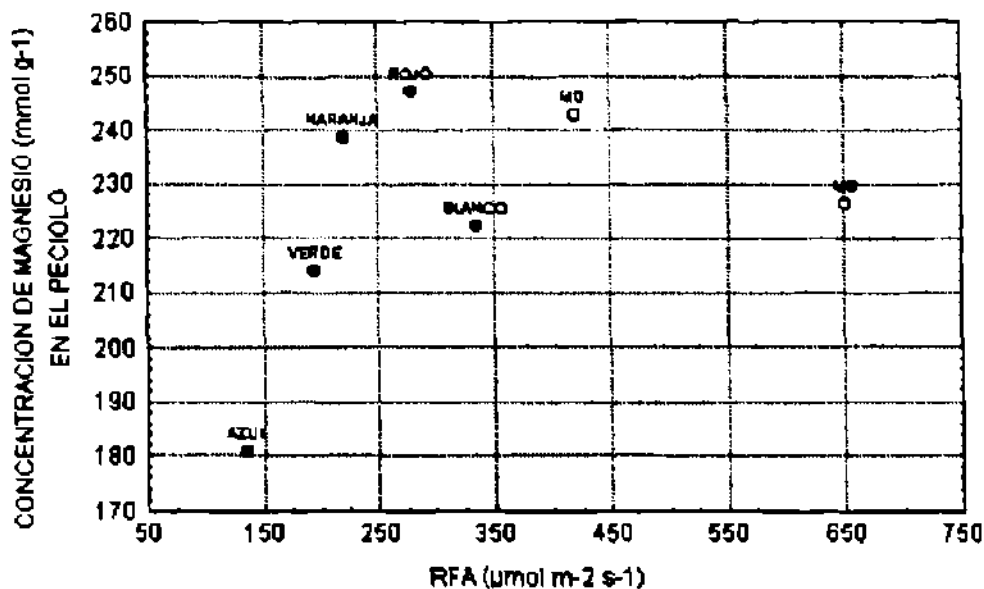


Los puntos marcados en negro (●) corresponden a los tratamientos de películas de polietileno, los círculos (○) a los tratamientos de malla sombra.

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

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

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



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

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

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

Tratamiento	N(NO ₃ ⁻)	P	S
PE Azul	142.41	10.32	84.21
PE Verde	124.40	11.30	87.33
PE Naranja	52.51	13.96	93.56
PE Rojo	41.71	13.96	53.02
PE Blanco	28.63	16.55	43.66
MSD	68.56	12.72	77.97
MSS	88.23	13.96	68.61

Tratamiento	K	Ca	Mg
PE Azul	3094.471	74.85	180.98
PE Verde	2749.22	172.16	213.89
PE Naranja	2710.86	104.79	238.37
PE Rojo	2531.84	112.27	246.79
PE Blanco	2161.02	87.33	222.11
MSD	2723.65	84.83	242.68
MSS	2506.27	89.82	226.23

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

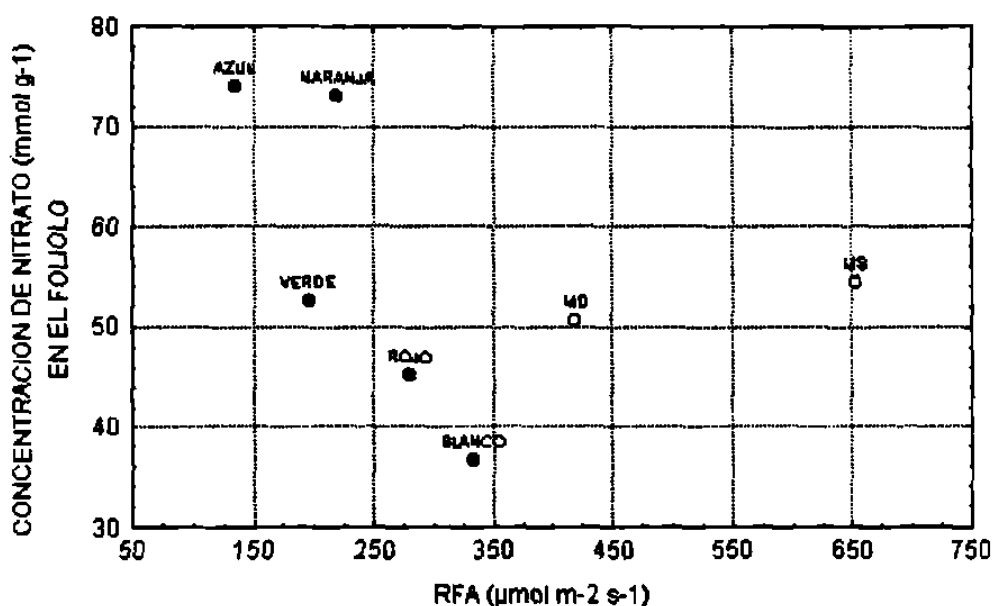
Tratamiento	Zn	Mn	B
PE Azul	0.78	0.49	3.23
PE Verde	0.69	0.71	2.59
PE Naranja	0.61	0.64	2.13
PE Rojo	0.92	0.69	4.35
PE Blanco	0.76	0.55	3.14
MSD	0.78	0.73	2.87
MSS	0.84	0.69	2.03

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

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

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

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



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

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

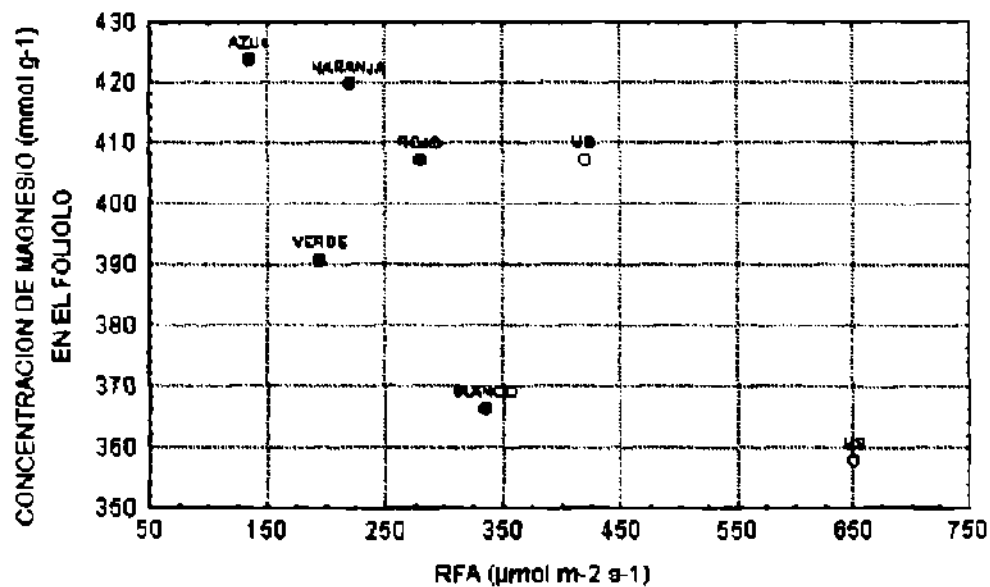
sombra. El fósforo, al contrario de lo observado en el peciolo, mostró relación negativa con la densidad de flujo de radiación. El mismo caso se presentó con la concentración de azufre en el foliolo, la cual resultó asociarse de manera positiva con la cantidad de radiación, mientras que para el peciolo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

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

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

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

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



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

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

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

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

Tratamiento	N(NO ₃ ⁻)	P	S
PE Azul	74.03	14.91	99.80
PE Verde	52.51	11.50	130.99
PE Naranja	72.91	13.64	106.04
PE Rojo	45.20	13.95	137.23
PE Blanco	36.64	12.14	121.63
MSD	50.65	18.89	102.91
MSS	54.41	14.59	121.63

Tratamiento	K	Ca	Mg
PE Azul	2531.84	284.43	423.66
PE Verde	2416.76	281.94	390.75
PE Naranja	2582.99	314.37	419.55
PE Rojo	2762.01	289.42	407.21
PE Blanco	2519.05	274.45	366.07
MSD	2634.14	264.47	407.21
MSS	2621.35	281.94	357.85

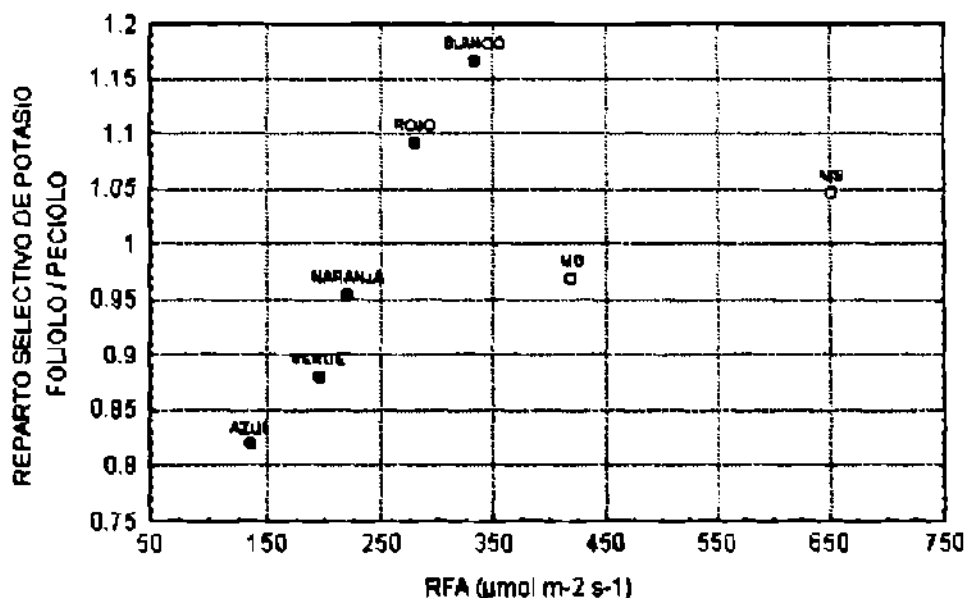
Tratamiento	Na	Fe	Cu
PE Azul	121.79	4.48	0.27
PE Verde	78.30	3.04	0.27
PE Naranja	69.60	3.22	0.24
PE Rojo	86.99	2.65	0.25
PE Blanco	82.65	1.94	0.24
MSD	100.04	3.47	0.24
MSS	82.65	3.10	0.25

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

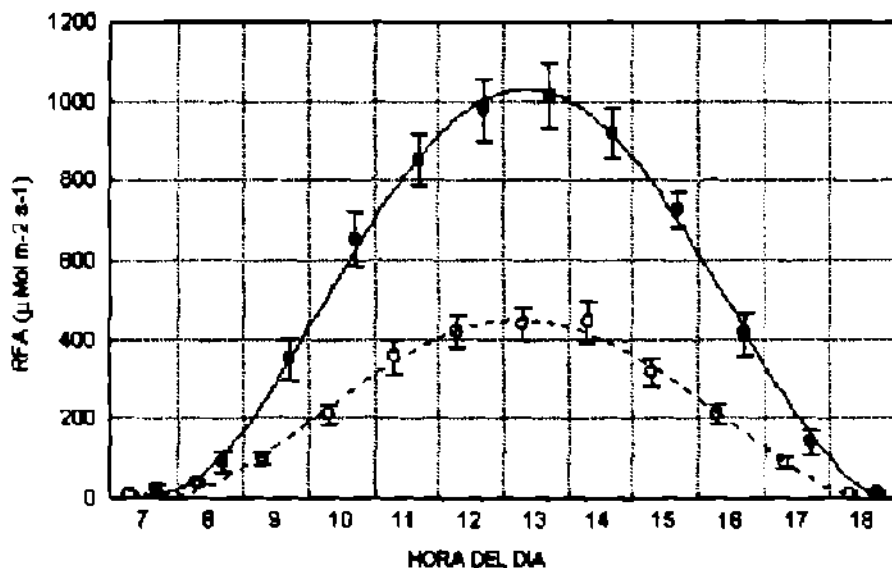
Por otro lado, las características de transmisión así como la cantidad de radiación transmitida fueron diferentes para cada material. En las películas de polietileno la radiación transmitida tuvo una componente difusa muy importante y la cantidad de radiación transmitida fue menor en comparación con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

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

4.3.2.1. RADIACION FOTOSINTETICAMENTE ACTIVA

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

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



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

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

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

TRATAMIENTO	RFAa	RFAMax	A_o	A_{max}
PE azul	135.59	241.70	3.92	7.17
PE verde	195.56	434.05	6.46	13.92
PE naranja	220.30	423.95	6.93	12.24
PE rojo	280.40	529.50	8.49	15.85
PE blanco	334.32	684.10	8.65	15.43
MSD	419.98	815.45	9.80	19.28
MSS	651.85	1238.5	12.28	23.26

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

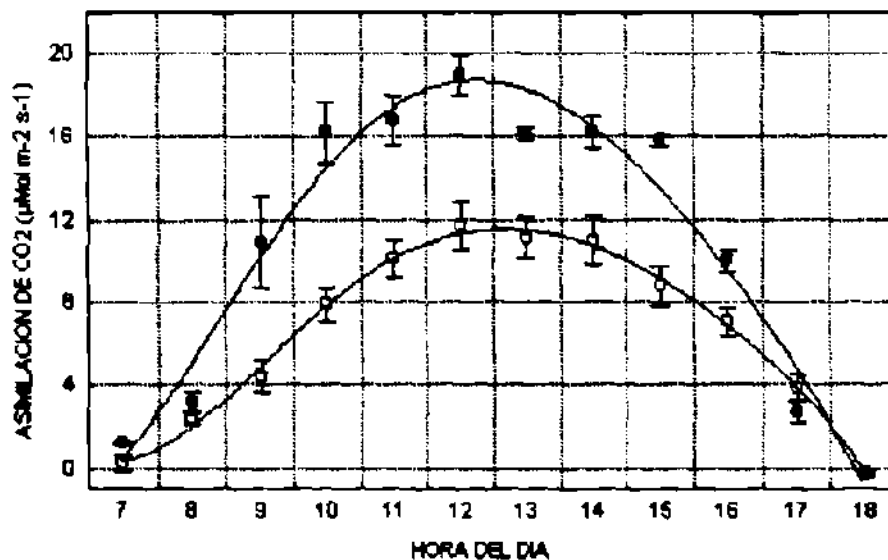
4.3.2.2. ASIMILACION DE CO_2 .

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

4.3.2.3. CONCENTRACION DE CO_2 EN EL MESÓFILO.

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

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

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

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

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

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

4.3.2.4. PUNTO DE COMPENSACION PARA LA ASIMILACION DE CO₂.

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

concentración de CO₂ en el mesófilo y en la cámara que encierra a la hoja tienden a igualarse con el tiempo y al alcanzar este estado estacionario no ocurre intercambio neto de CO₂. En realidad dicho estado estacionario se define para el CO₂ en la atmósfera exterior, en la atmósfera de la cavidad subestomática y el CO₂ disuelto en el agua (CO₂ y HCO₃⁻).

El valor del punto de compensación para el CO₂ (A_c) es dependiente de la irradiancia y de aquellos otros factores, como la temperatura, el nivel hídrico, la concentración de CO₂ y los balances de nutrientes minerales, que impacten la composición de la maquinaria bioquímica de la planta relacionada con la captura de radiación y de CO₂ de la atmósfera (Brooks y Farquhar, 1985; Brooks, 1986). Es interesante que los menores valores de A_c correspondan a los tratamientos con mayor irradiancia (Cuadro 34), al igual que ocurre con los valores mínimos de la concentración calculada de CO₂ en el mesófilo.

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

TRATAMIENTO	C_i	$C_{i_{max}}$	$C_{i_{min}}$	A_c
PE azul	319.48	402.75	256.60	76.63
PE verde	311.77	382.70	242.90	65.05
PE naranja	306.50	412.00	245.25	65.67
PE rojo	276.66	392.40	197.55	65.98
PE blanco	301.82	379.63	244.10	67.35
MSD	301.54	426.10	233.05	60.71
MSS	283.85	403.50	207.50	52.02

Las unidades son partes por millón (ppm) de CO₂. Las abreviaturas C_i , $C_{i_{max}}$ y $C_{i_{min}}$ corresponden al promedio, el máximo y el mínimo de C_i respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

De nuevo son al menos dos las opciones para tratar de explicar este hecho. La primera se refiere a que la adaptación a las condiciones de bajo flujo de radiación, y por ende menor temperatura foliar y menor respiración, al parecer involucró cambios en la eficiencia bioquímica de la planta en la captura del CO₂ (Anderson *et al.*, 1995). En otras palabras, el bajo potencial de radiación del ambiente daría lugar a una mayor densidad de pigmentos foliares por unidad de área (Demmig-Adams y Adams, 1996), en detrimento de la cantidad de Rubisco por unidad de área foliar, y el resultado de esta modificación sería una alta eficiencia en la captación de la radiación disponible pero menor habilidad para capturar el CO₂ cuando este se volviese limitante.

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

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

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

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

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

4.3.2.5. INDICE REFRACTOMETRICO DEL EXTRACTO DEL PECIOLO.

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

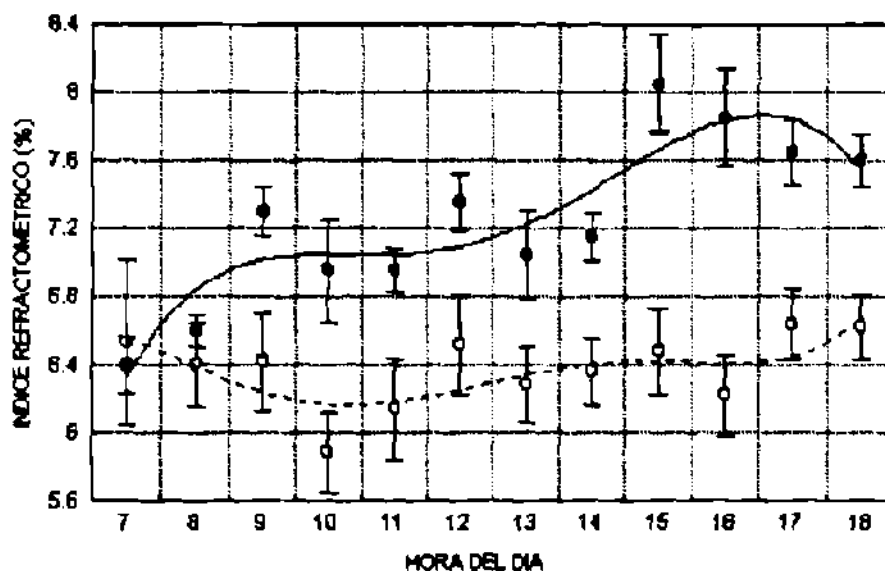
Los resultados observados en las plantas bajo las películas de polietileno fueron muy diferentes a los obtenidos en las mallas sombra (Figura 27). Para el caso de los tratamientos con película de polietileno la variación a lo largo del día fue mínima, obteniéndose un valor de brix al final del día prácticamente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

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

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

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

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



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

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

durante la mañana se relaciona positivamente con la productividad potencial de las plantas (datos del autor no publicados). Este patrón se repitió para el caso de la espinaca bajo las películas plásticas. Para el polietileno azul, con bajo valor promedio de asimilación de CO₂ y de brix en el extracto del peciolo, se observó la menor cantidad de almidón acumulado en la corteza de los peciolos al mediodía. Lo contrario fue cierto para el tratamiento de malla sombra simple, con mucha mayor acumulación de almidón al mediodía y valores mucho más altos de asimilación de CO₂ y de brix en los extractos de peciolo.

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

Los valores promedio, máximo y mínimo del índice refractométrico registrado en el extracto de los peciolos a lo largo del día para cada uno de los tratamientos de polietileno y malla sombra se anotan en el Cuadro 35. El rango de variación en brix, es decir la diferencia entre el máximo y el mínimo, así como los valores promedio y máxima mostraron dependencia de los niveles de densidad de flujo fotónico de la radiación ($r=0.85$, $p=0.015$) y son buenos indicadores de la actividad de asimilación de CO₂ que lleva a cabo la planta. El coeficiente de correlación entre los promedios del índice refractométrico y el promedio de asimilación de CO₂ fue de $r=0.83$ ($p=0.02$). Respecto a la concentración de minerales en base seca en folíolos y peciolos no se detectaron correlaciones significativas con los valores del índice refractométrico.

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

TRATAMIENTO	Brix _a	Brix _{max}	Brix _{min}
PE azul	5.94	6.60	5.00
PE verde	5.63	7.00	4.60
PE naranja	6.75	7.80	5.80
PE rojo	6.30	7.40	5.00
PE blanco	7.15	8.20	6.00
MSD	6.88	7.80	5.60
MSS	7.66	9.00	6.20

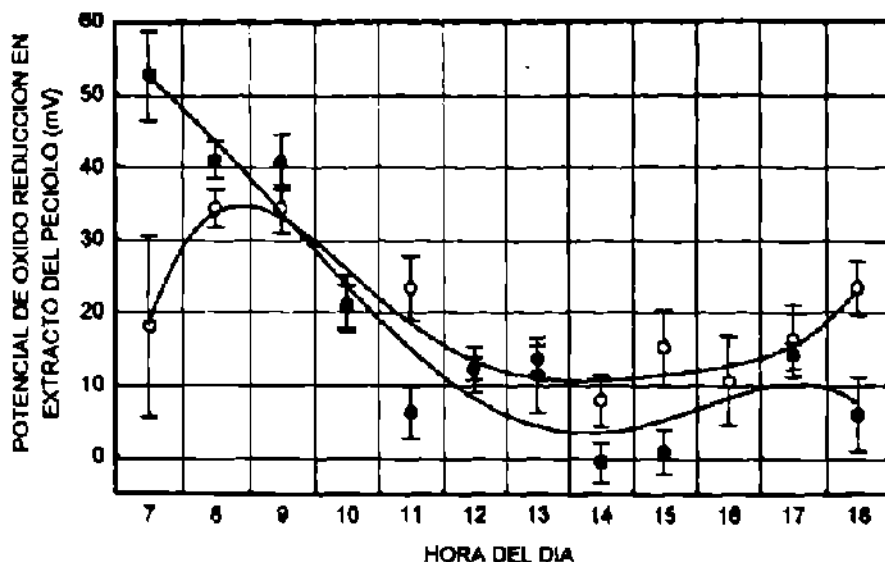
Las abreviaturas Brix_a, Brix_{max} y Brix_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

se anotan en el Cuadro 36.

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

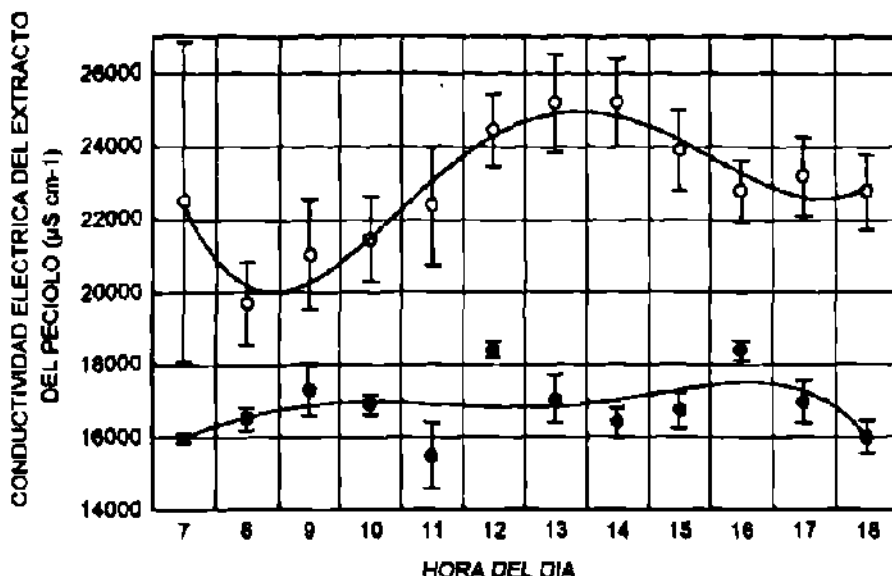
TRATAMIENTO	RE_{a}	RE_{max}	RE_{min}	RE_d
PE azul	6.74	37.00	-12.00	49
PE verde	25.92	47.00	-9.00	56
PE naranja	24.38	57.00	-6.00	63
PE rojo	12.78	45.00	-16.00	61
PE blanco	25.38	47.00	-7.00	54
MSD	18.08	57.00	-14.00	71
MSS	15.13	60.00	-17.00	77

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

4.3.2.7. CONDUCTIVIDAD ELECTRICA DEL EXTRACTO DEL PECIOLO.

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

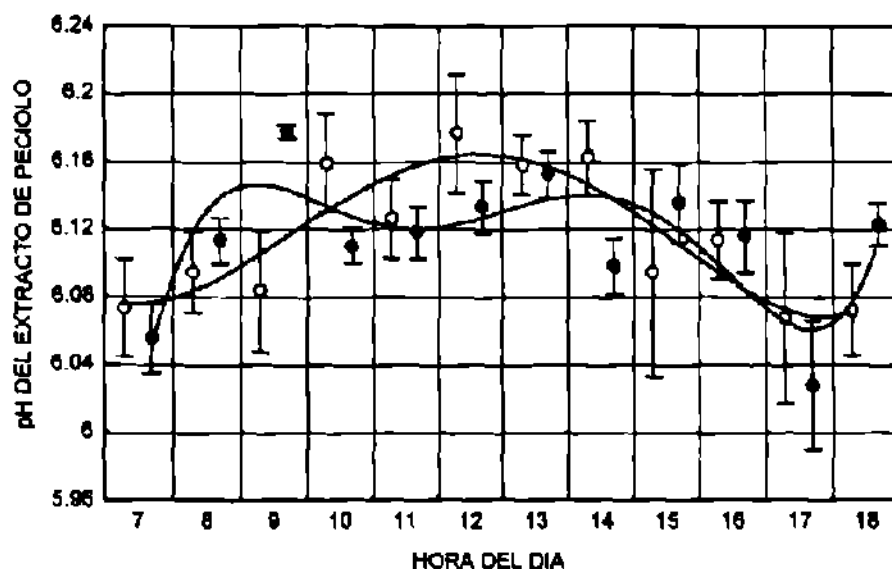
Las abreviaturas CE_a , CE_{max} y CE_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

4.3.2.8. pH DEL EXTRACTO DEL PECIOLO.

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

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

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



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

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

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

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

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

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

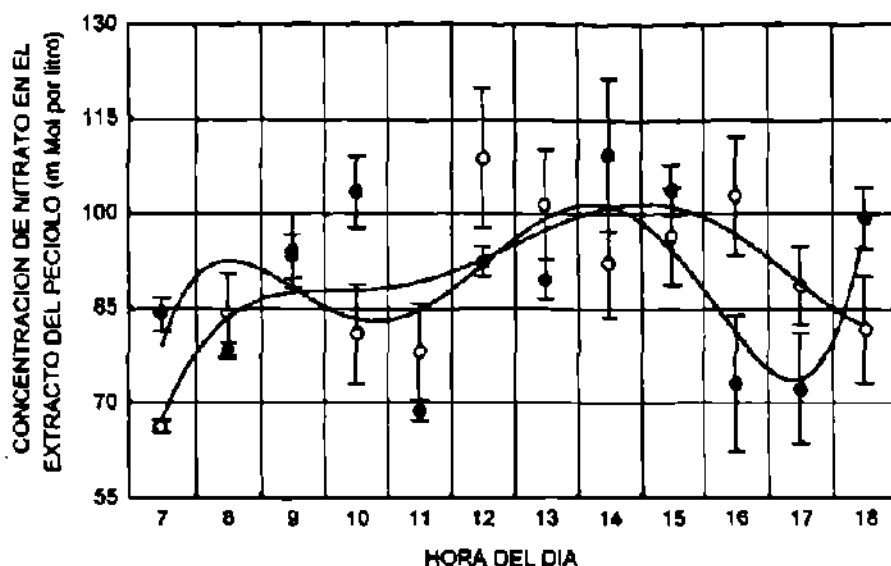
Las abreviaturas pH_a , pH_{max} y pH_{min} corresponden a los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente. El arreglo de los tratamientos corresponde al orden de menor (PE azul) a la mayor (MSS) densidad de flujo de la radiación transmitida por las películas.

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

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

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

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



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

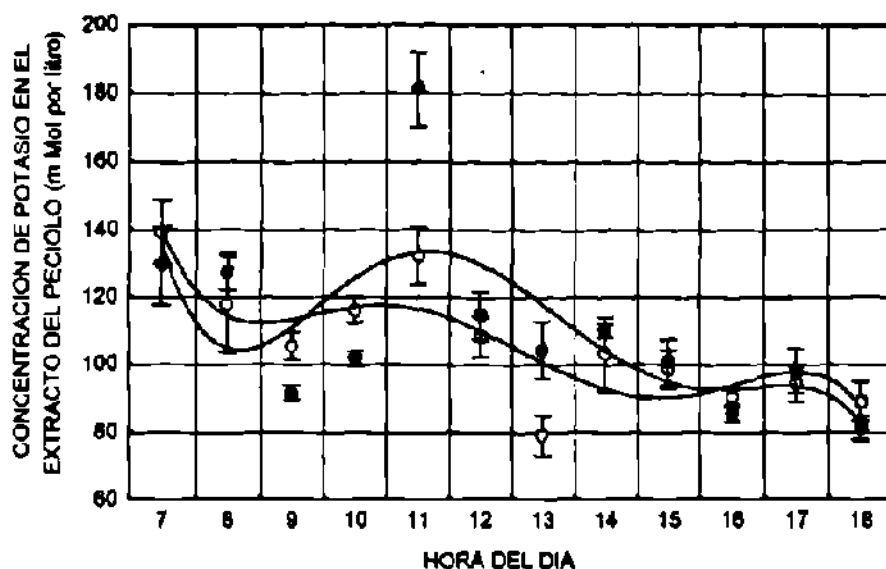
Tanto para los extractos de peciolo de las mallas sombra (MS) como para los de películas de polietileno (PE) la tendencia fue parecida. Partiendo de un nivel inicial bajo durante la mañana (más bajo para PE que para MS) ocurre un incremento, con un pico ubicado a las 9:00 hrs para PE y a las 10:00 hrs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

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

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

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

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



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

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

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

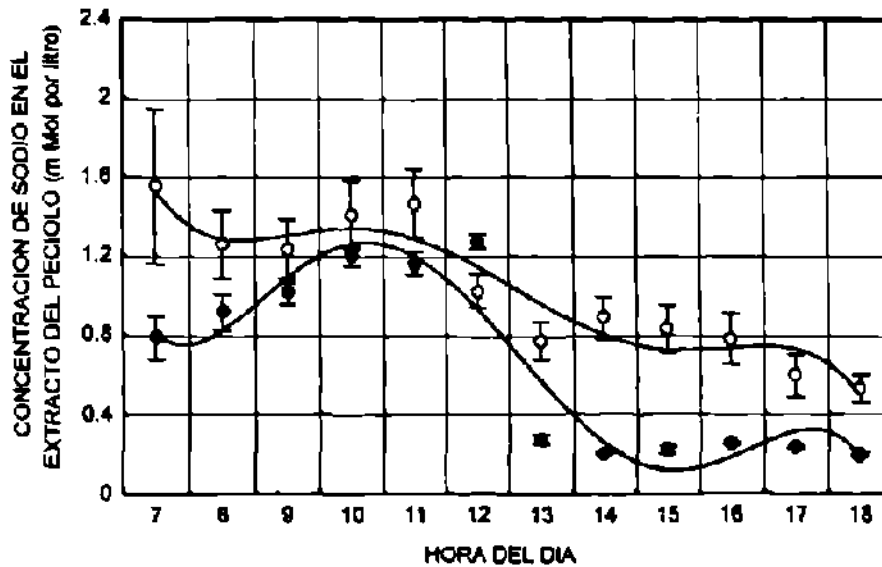
($r=0.79$, $p=0.03$). Los valores máximos de potasio en el extracto de peciolo en los tratamientos con menor régimen de radiación (PE azul) vs. el de mayor régimen (MSS) abarcaron un rango de diferencia muy amplio (143.22 vs. 212.27 mMol K⁺), situación no observada para la concentración de nitratos en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

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

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

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

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



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

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

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

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

TRATAMIENTO	NO ₃ ⁻ _a	NO ₃ ⁻ _{max}	NO ₃ ⁻ _{min}
PE azul	97.61	148.37	37.09
PE verde	101.94	149.99	51.61
PE naranja	79.36	119.34	38.71
PE rojo	97.75	156.44	37.09
PE blanco	82.59	129.02	45.16
MSD	90.99	124.18	48.38
MSS	86.28	156.41	37.09

TRATAMIENTO	K ⁺ _a	K ⁺ _{max}	K ⁺ _{min}
PE azul	91.84	143.22	58.82
PE verde	109.65	166.23	74.17
PE naranja	116.26	184.13	66.49
PE rojo	89.51	150.89	61.38
PE blanco	112.42	199.48	76.72
MSD	113.70	209.71	71.61
MSS	108.90	212.27	71.61

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

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

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

(Salisbury y Ross, 1992), aquellas plantas C3 que forman infrutescencias carnosas como la fresa (datos del autor no publicados), el pimiento o el tomate (Cornish, 1992) o las plantas que realizan acumulación masiva de carbohidratos en estructuras especializadas como la remolacha azucarera (Shumilova y Magomedov, 1989) requieren cantidades de sodio en los tejidos mayores al promedio de la mayoría de las plantas C3 y la concentración de este elemento se correlaciona positivamente con la productividad. Sin embargo para el caso de la espinaca en los diferentes ambientes espectrales no ocurrió de esa forma.

La concentración de los iones nitrato, potasio y sodio en el extracto de los peciolo *no* mostró correlaciones significativas con la concentración de minerales en base seca a excepción de la relación entre la cantidad de nitrato en los extractos y el contenido de cobre en base seca en los foliolos ($r=0.81$, $p=0.03$) y la asociación entre la concentración de potasio del extracto y el nivel de boro tanto en peciolo ($r=-0.76$, $p=0.046$) como en foliolos ($r=-0.77$, $p=0.04$). Para el nivel de sodio en los extractos de peciolo se encontró una correlación positiva con el cociente foliolo/peciolo ($r=0.77$, $p=0.045$) para la concentración en base seca de cobre. Es decir, al ser mayor la acumulación preferencial del cobre en los foliolos mayor cantidad de sodio se detectó en los extractos frescos de los peciolo.

4.3.3. ACUMULACION DE BIOMASA Y MORFOLOGIA.

Entre los diferentes tratamientos se observaron grandes diferencias en la morfología de las plantas. Al igual que se observó en el estudio con las plantas de lechuga y películas fotocromáticas la altura de las plantas se correlacionó negativamente con la cantidad de radiación transmitida. Adicionalmente se presentaron otras variantes cualitativas importantes como la forma de las láminas foliares que se observó lobulada o lisa. La presencia de hojas con lámina foliar lisa y delgada, con peciolo largos y frágiles pero no necesariamente delgados, se observó asociada a los tratamientos con menor cantidad de radiación transmitida. En cambio en los tratamientos con mayor irradiancia se presentaron plantas con hojas con láminas foliares lobuladas en toda su superficie, lo cual le daba un aspecto arrugado. En este caso los peciolo fueron más cortos y con mayor resistencia a quebrarse. Todas estas diferencias, sin embargo, son difíciles de caracterizar numéricamente a no ser que se realizara un estudio anatómico detallado. Por ello no se incluyeron

como variables en el análisis. Es a pesar de todo interesante la enorme capacidad de variación fenotípica que se manifestó al cambiar el ambiente de radiación en que se desarrollaron las plantas.

Respecto a las variables de biomasa y morfológicas de las cuales se registraron valores numéricos, en ellas se realizaron análisis de varianza y separación de medias con la prueba de Duncan para las variables peso fresco aéreo (PFA), peso fresco de la raíz (PFR), peso fresco total (PFT), longitud de peciolo en centímetros (LP), diámetro del peciolo en milímetros en la parte central del mismo (DP) y área foliar en centímetros cuadrados de la quinta hoja (AF). Dada la alta correlación entre los datos de peso seco aéreo (PSA), peso seco de la raíz (PSR) y peso seco total (PST) con los respectivos de peso fresco, los resultados de los análisis de varianza marcaron prácticamente las mismas tendencias y los mismos grupos de tratamientos agrupados en grupos homogéneos. En la presentación que sigue se conservaron los datos de ambas variables ya que se verificaron las correlaciones tanto con los datos de radiación y asimilación de CO₂ como con los datos de los extractos obtenidos del tejido fresco.

4.3.3.1. PESO FRESCO Y SECO DE LAS PLANTAS.

Los valores promedio de la biomasa por planta mostraron un rango de variación muy alto con el tratamiento de malla sombra simple siempre con el mayor promedio, tanto para peso fresco como peso seco aéreo, de la raíz y total. Por otra parte, en todos los casos la película de polietileno azul fue la que mostró el menor desempeño (Cuadro 40). A pesar de esta variación los análisis de varianza indicaron ausencia de diferencias significativas en el factor tratamientos para el peso fresco y seco aéreos, para el peso de la raíz y para el peso fresco y seco total. Las pruebas de separación de medias, por otro lado, indicaron la presencia de diferencias significativas y estos resultados se marcan en el mismo Cuadro 40. Dado que se encontró dependencia entre la desviación estándar y la media de los tratamientos para las tres variables de biomasa, se utilizaron los valores log para los análisis.

Para el peso fresco aéreo (PFA) el promedio del tratamiento de malla sombra simple fue de 120.77 ± 1.15 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente a los obtenidos en los tratamientos de polietileno verde (35.41 ± 1.22 g planta⁻¹) y polietileno azul (25.20 ± 1.20 g planta⁻¹).

Los datos de peso seco aéreo (PSA) mostraron una alta correlación con los de peso fresco aéreo ($r=0.94$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

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

VARIABLE	TRATAMIENTO	PROMEDIOS DE BIOMASA		
		FRESCA	(SECA)	
PESO AEREO (g)		PFA	(PSA)	
	AZUL	25.20±1.20	(3.45±0.16)	b*
	VERDE	35.41±1.22	(6.85±0.27)	b
	NARANJA	58.43±1.12	(6.75±0.25)	ab
	MSD	62.07±1.18	(8.35±0.20)	ab
	ROJO	72.26±1.20	(7.60±0.12)	ab
	BLANCO	73.76±1.15	(8.00±0.14)	ab
MSS	120.77±1.15	(17.90±0.16)	a	
PESO DE LA RAIZ (g)		PFR	(PSR)	
	AZUL	0.46±0.44	(0.10±0.08)	b
	VERDE	1.48±1.33	(0.40±0.31)	ab
	MSD	2.22±1.23	(0.30±0.15)	ab
	NARANJA	2.37±1.20	(0.50±0.24)	ab
	ROJO	3.44±1.17	(0.65±0.22)	a
	BLANCO	3.92±1.15	(0.35±0.10)	a
MSS	6.45±1.15	(1.40±0.23)	a	
PESO TOTAL (g)		PFT	(PST)	
	AZUL	25.76±1.20	(3.55±0.16)	c
	VERDE	36.95±1.23	(7.25±0.26)	bc
	NARANJA	60.85±1.12	(7.05±0.25)	abc
	MSD	64.34±1.18	(8.85±0.20)	abc
	ROJO	75.76±1.18	(8.25±0.13)	ab
	BLANCO	77.76±1.16	(8.35±0.14)	ab
MSS	127.29±1.15	(19.30±0.15)	a	

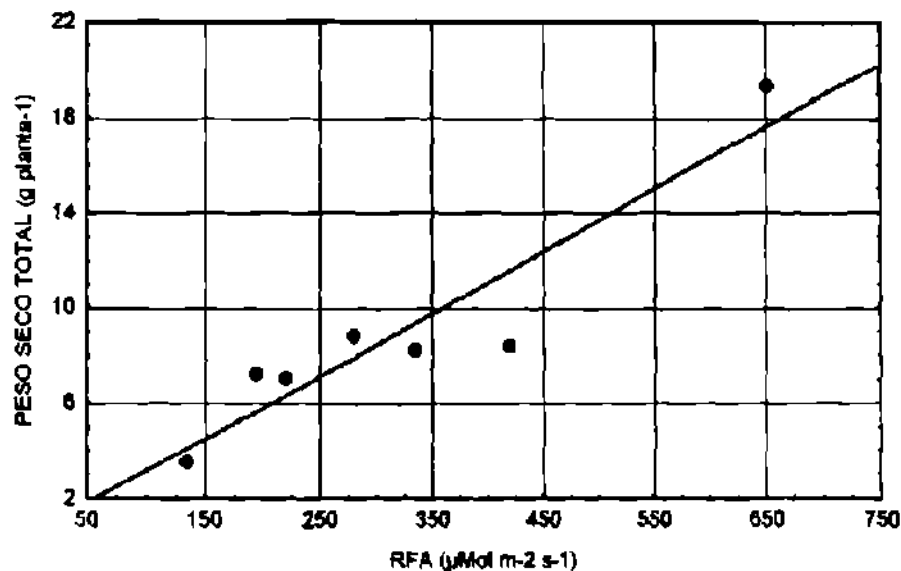
* Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre sí de acuerdo a una prueba de Duncan.

Los valores anotados entre paréntesis son los de peso seco. PFA y PSA son el peso fresco y seco de las partes aéreas de la planta. PFR y PSR son el peso fresco y seco de la raíz y PFT y PST son el peso fresco y seco totales. MSD es el tratamiento de malla sombra doble y MSS es el tratamiento de malla sombra simple. Previo al ANOVA los datos se transformaron a log por lo que los promedios anotados son antilog.

En relación a las correlaciones entre la biomasa aérea y las restantes variables de asimilación de CO₂ y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la asimilación promedio de CO₂ y la biomasa fresca aérea ($r=0.93$, $p<0.01$), entre la cantidad de radiación y la biomasa seca aérea ($r=0.93$, $p<0.01$), como se aprecia en la Figura 34, así como entre el punto de compensación para la

asimilación de CO₂ y la biomasa seca aérea ($r=-0.92$, $p<0.01$). También entre esta última y el diferencial redox (REd) en los extractos de pecíolos se encontró asociación significativa ($r=0.82$, $p=0.022$) y lo mismo fue para los valores promedio del índice refractométrico y la biomasa fresca aérea ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otro lado el punto de compensación para la asimilación de CO₂ mostró correlación negativa con la biomasa seca aérea ($r=-0.92$, $p<0.01$) y con la biomasa fresca aérea ($r=-0.84$, $p=0.017$), esta última igualmente se asoció de manera inversa con la concentración calculada promedio de CO₂ en el mesófilo ($r=-0.80$, $p=0.03$).

Figura 34. Respuesta de la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (RFA).



La ecuación de la curva que aparece en la gráfica se anota a continuación:

$$PST = 0.34 + 0.026(RFA) \quad R^2 = 0.85$$

Para el peso fresco de la raíz (PFR) el promedio del tratamiento de malla sombra simple fue de 6.45 ± 1.15 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente solo respecto al obtenido en el tratamiento de polietileno azul (0.46 ± 0.44 g planta⁻¹). Los datos de peso seco de la raíz (PSR)

mostraron una alta correlación con los del peso fresco de la raíz ($r=0.96$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

En cuanto a las correlaciones entre la biomasa de la raíz y las restantes variables de asimilación de CO_2 y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la biomasa seca de la raíz y la cantidad de radiación bajo las películas ($r=0.89$, $p<0.01$) así como con la asimilación de CO_2 ($r=0.85$, $p=0.017$). La biomasa fresca de la raíz se asoció positivamente con los valores promedio del índice refractométrico ($r=0.84$, $p=0.019$) y de forma negativa con los valores máximos de pH en el extracto de los peciolo ($r=-0.82$, $p=0.025$). Por otra parte se encontró correlación negativa entre el punto de compensación para la asimilación de CO_2 y la biomasa fresca de la raíz ($r=-0.79$, $p=0.03$) y lo mismo ocurrió con la concentración calculada promedio de CO_2 en el mesófilo ($r=-0.76$, $p=0.048$).

En relación al peso fresco total (PFT) el promedio del tratamiento de malla sombra simple fue de 127.29 ± 1.20 g planta⁻¹. Este promedio fue estadísticamente diferente al obtenido en los tratamientos de polietileno verde (36.95 ± 1.23 g planta⁻¹) y de polietileno azul (25.76 ± 1.20 g planta⁻¹). Los datos de peso seco total (PST) mostraron una alta correlación con los del peso fresco total ($r=0.94$, $p<0.01$) y la distribución de los promedios en cuanto a las diferencias entre tratamientos fue igual a la del peso fresco.

En cuanto a las correlaciones entre la biomasa total y las restantes variables de asimilación de CO_2 y de los extractos de peciolo las más altas lo fueron entre la biomasa seca total y la densidad de flujo fotónico de la radiación ($r=0.93$, $p<0.01$) al igual que con el diferencial redox (REd) en los extractos de peciolo ($r=0.81$, $p=0.026$). La biomasa fresca y seca totales se correlacionaron positivamente con la actividad de asimilación de CO_2 ($r=0.88$, $p<0.01$) (Figura 35) y con los valores promedio del índice refractométrico ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otro lado el punto de compensación para la asimilación de CO_2 mostró correlación negativa con la biomasa fresca aérea ($r=-0.84$, $p=0.017$) y lo mismo ocurrió con la concentración calculada promedio de CO_2 en el mesófilo ($r=-0.80$, $p=0.03$).

Con los datos de peso seco y fresco se obtuvieron los contenidos relativos de materia seca en las plantas y el cociente de la biomasa seca de la raíz y la biomasa aérea, dichos datos se anotan en el Cuadro 41.

Para el contenido relativo de materia seca en las partes aéreas se observó correlación positiva pero no significativa con los datos de densidad de flujo fotónico de la radiación. Sin embargo, los promedios más alto y más bajo correspondieron con los promedios más alto y bajo de cantidad de radiación. Respecto al contenido relativo de materia seca total este mostró una distribución muy parecida al observado para las partes aéreas.

Cuadro 41. Valores promedio por tratamiento para las variables cantidad relativa de materia seca y el cociente de la biomasa seca de la raíz y la biomasa seca aérea.

TRATAMIENTO	CRMSA	CRMSR	CRMST	PSR/PSA
PE azul	0.120	0.238	0.122	0.029
PE verde	0.154	0.196	0.156	0.058
PE naranja	0.153	0.182	0.134	0.044
PE rojo	0.133	0.196	0.135	0.060
PE blanco	0.136	0.239	0.141	0.086
MSD	0.138	0.175	0.140	0.044
MSS	0.151	0.195	0.154	0.078

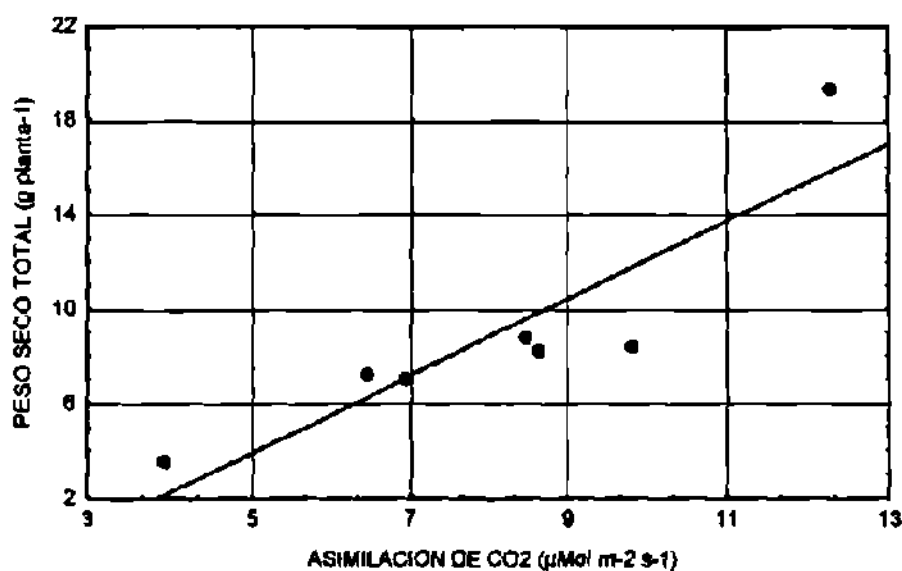
El contenido relativo de materia seca (CRMS) expresa la cantidad en gramos de biomasa seca por cada gramo de agua en los tejidos. CRMSA es el contenido relativo de materia seca en las estructuras aéreas, CRMSR es la cantidad relativa de materia seca en la raíz y CRMST es el contenido relativo de materia seca total. PSR/PSA es el cociente de las biomásas de la raíz y aérea. MSD es la abreviatura de malla sombra doble y MSS es la de malla sombra simple.

Al contrario que para el contenido relativo de materia seca aéreo el de la raíz (CRMSR) presentó correlación negativa pero igualmente no significativa con la cantidad de radiación. En el Cuadro 41 puede verse que el tratamiento de polietileno azul tiene el segundo valor más alto de CRMSR, mientras que el de la malla sombra simple tiene el segundo más bajo.

Las variables de cantidad relativa de materia seca no mostraron relación significativa con otras variables a excepción de los niveles de minerales en base seca. El contenido relativo de biomasa seca aéreo se correlacionó negativamente con el sodio en los folíolos ($r=-0.85$, $p=0.016$). Por otra parte el contenido relativo de materia seca en la raíz mostró relación positiva pero no significativa con la concentración de hierro en los folíolos ($r=0.74$, $p=0.059$), negativa con la de

manganeso en folíolos ($r=-0.91$, $p<0.01$) y de manganeso en los pecíolos ($r=-0.89$, $p<0.01$) y asimismo el contenido relativo de materia seca en la raíz se asoció negativamente con el contenido de sodio en los pecíolos ($r=-0.85$, $p=0.015$). Para esta última correlación se tuvo la contraparte de un efecto positivo del sodio cuando este se acumuló preferencialmente en los folíolos ($r=0.80$, $p=0.03$), es decir cuando el cociente foliolo/pecíolo fue alto se encontró mayor acumulación relativa de biomasa seca en la raíz, una respuesta análoga a la descrita para la remolacha azucarera (Shumilova y Magomedov, 1989).

Figura 35. Respuesta de la biomasa seca total por planta (PST) en la cosecha frente a los valores promedio de asimilación de CO_2 en hojas individuales de plantas de espinaca.



La ecuación de la curva que aparece en la gráfica se anota a continuación:

$$PST = -4.2837 + 1.64 (Aa)$$

$$R^2 = 0.75$$

En cuanto a las variables medidas en el extracto de los pecíolos el contenido relativo de materia seca en las partes aéreas mostró relación lineal cercana a la significancia con el contenido promedio de potasio en el extracto fresco de los pecíolos ($r=0.71$, $p=0.08$). Para el contenido relativo de materia seca en la raíz se encontró relación lineal negativa pero también no significativa

con el diferencial redox (REd) calculado para los datos de los extractos de peciolo ($r=-0.72$, $p=0.067$).

El cociente de la biomasa seca de la raíz y la parte aérea (PSR/PSA) no mostró correlación significativa ($p>0.05$) con la densidad de flujo de la radiación bajo las películas, si bien dicha correlación fue positiva ($r=0.59$) tal como fue reportado por Allard et al. (1991) y Barnes y Bugbee (1991).

Se encontraron correlaciones significativas del PSR/PSA con otras variables como el diámetro de los peciolo ($r=0.88$, $p<0.01$) y el pH del extracto de los peciolo ($r=-0.77$, $p<0.05$). Con la concentración de minerales en base seca en los folíolos y peciolo se obtuvieron varios coeficientes de correlación significativos que fueron negativos para el nitrato en los folíolos ($r=-0.77$, $p<0.05$), el magnesio en los folíolos ($r=-0.93$, $p<0.01$) y el potasio en los peciolo ($r=-0.92$, $p<0.01$), es decir, con aquellos elementos cuya concentración mostró correlación negativa con la irradiancia y la productividad de las plantas. Por otra parte, con la concentración de fósforo como fosfato en los peciolo el PSR/PSA se correlacionó positivamente ($r=0.78$, $p<0.05$) y lo mismo ocurrió con los cocientes de las concentraciones folíolo/peciolo para el azufre ($r=0.76$, $p<0.05$) y el potasio ($r=0.82$, $p<0.05$). Esto significa que la mayor acumulación relativa de azufre y potasio en los folíolos respecto a los peciolo se asoció con un mayor reparto relativo de biomasa hacia la raíz.

4.3.3.2. LONGITUD Y DIAMETRO DE LOS PECIOLOS Y AREA DE LA LAMINA FOLIAR.

Para estos tres caracteres se detectaron diferencias significativas al nivel $\alpha=0.01$ en los análisis de varianza para el factor tratamientos. Los valores promedio por tratamiento para estas variables se anotan en el Cuadro 42.

El promedio más bajo para la longitud del peciolo (LP) correspondió al tratamiento de la malla sombra simple 8.91 ± 0.70 cm. El más alto, con casi el doble de la longitud promedio, fue el de polietileno verde con 16.00 ± 0.66 cm. Es decir, la longitud del peciolo se relacionó de manera aproximadamente inversa con los valores promedio de densidad de flujo fotónico de la radiación.

Sin embargo las mayores longitudes, observadas en el polietileno verde y en el rojo, no correspondieron precisamente a los tratamientos con menor radiación. Correspondiendo con esto la correlación entre la longitud del peciolo y la densidad de flujo de la radiación fue negativa pero no significativa ($r=-0.64$, $p=0.11$). La longitud del peciolo es una respuesta que depende tanto de la irradiancia como del balance espectral a través de la acción de diferentes fotoreceptores (Smith, 1982), es probable que por ello la respuesta a la irradiancia no se ajustara a una tendencia lineal.

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

VARIABLE	TRATAMIENTO	PROMEDIO ± E.E.	
LONGITUD DEL PECIOLO (cm)			
	MSS	8.91±0.70	d*
	MSD	9.17±0.58	d
	NARANJA	10.06±0.31	cd
	BLANCO	10.95±0.63	bcd
	AZUL	11.95±0.56	bc
	ROJO	12.26±0.21	b
	VERDE	16.00±0.66	a
DIAMETRO DEL PECIOLO (mm)			
	AZUL	3.96±0.11	d
	NARANJA	4.13±0.13	cd
	MSD	4.43±0.15	bcd
	ROJO	4.57±0.16	bcd
	MSS	4.72±0.18	bc
	VERDE	4.89±0.15	b
	BLANCO	5.65±0.10	a
AREA FOLIAR PROMEDIO (cm²)			
	NARANJA	69.31±3.48	b
	AZUL	74.14±3.68	b
	MSS	75.93±4.00	b
	MSD	79.11±5.73	b
	ROJO	81.06±4.04	b
	BLANCO	83.46±4.30	b
	VERDE	113.91±8.07	a

* Los valores seguidos de la misma letra no difieren de manera significativa entre si de acuerdo a una prueba de Duncan. MSD es el tratamiento de malla sombra doble y MSS es el tratamiento de malla sombra simple.

En cuanto a las correlaciones con otras variables la longitud del peciolo se asoció positivamente con aquellas variables que se correlacionaron negativamente con la densidad de flujo de la radiación, como la concentración de calcio en base seca en los peciolos ($r=0.82$, $p=0.025$), el

nivel de sodio en el extracto de los peciolo ($r=0.87$, $p=0.01$) y la conductividad eléctrica en el mismo extracto de los peciolo ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otra parte, con los valores promedio del índice refractométrico la correlación fue negativa ($r=-0.85$, $p=0.015$).

En cuanto al diámetro del peciolo (DP) este carácter morfológico mostró también gran variación entre los tratamientos, correspondiendo el promedio más bajo al polietileno azul, con 3.96 ± 0.11 mm), y el promedio más alto al polietileno blanco con 5.65 ± 0.10 mm. No se detectó correlación significativa entre la cantidad de radiación bajo las películas y el diámetro del peciolo, si bien la asociación entre ambas variables fue positiva

El diámetro del peciolo no mostró relación significativa con la asimilación de CO_2 pero si en cambio se correlacionó de forma negativa con la concentración promedio de CO_2 en el dosel de las plantas ($r=-0.80$, $p=0.03$) y con el pH del extracto de los peciolo ($r=-0.90$, $p<0.01$). Con las concentraciones de minerales en base seca el diámetro del peciolo se correlacionó negativamente con la concentración de potasio en los peciolo ($r=-0.86$, $p=0.01$), con el contenido de cobre en los peciolo ($r=-0.79$, $p=0.035$), con la concentración de nitrato en los foliolos ($r=-0.86$, $p=0.01$) y con el contenido de magnesio en los foliolos ($r=-0.80$, $p=0.03$). En cambio, el diámetro del peciolo se asoció positivamente con el cociente de las concentraciones de azufre foliolo/peciolo ($r=0.76$, $p=0.047$), es decir se presentó mayor diámetro de los peciolo al aumentar la concentración de azufre en los foliolos respecto a los peciolo. De hecho la concentración de azufre en los peciolo se correlacionó de forma negativa aunque no significativa con el diámetro de los peciolo. El mismo efecto positivo se encontró con respecto al cociente foliolo/peciolo para la concentración de cobre ($r=0.80$, $p=0.028$).

El área foliar promedio por hoja (AF) mostró un rango de variación muy alto, de 69.31 ± 3.48 cm^2 para el polietileno naranja hasta 113.91 ± 8.07 cm^2 para el polietileno verde. Sin embargo, las diferencias entre los valores promedio del tratamiento de polietileno naranja con los restantes tratamientos fueron relativamente pequeñas y por ello formaron un grupo homogéneo en donde el único tratamiento estadísticamente diferente fue el polietileno verde. Por otra parte no se detectó correlación significativa entre los datos de área foliar y los de asimilación de CO_2 o densidad de flujo fotónico de la radiación.

Al igual que la longitud del peciolo el área foliar promedio por hoja mostró correlación positiva con el contenido de sodio del extracto de los peciolos ($r=0.86$, $p=0.046$) y con los valores mínimos de la conductividad eléctrica del mencionado extracto ($r=0.79$, $p=0.03$). También se presentó correlación positiva entre el área foliar y la concentración de calcio en los peciolos en base seca ($r=0.87$, $p=0.01$). Por otra parte los valores del área foliar promedio se correlacionaron significativamente con el cociente de la concentración en base seca de foliolo/peciolo en el caso del calcio ($r=0.85$, $p=0.015$) al igual que en el caso del cobre ($r=0.82$, $p=0.02$). Es interesante que el nivel de calcio en los peciolos modifique positivamente el área foliar siempre y cuando el mismo nivel de calcio en los peciolos se presente en cierta relación respecto a la concentración en los foliolos.

Dicho comportamiento pero a la inversa se presentó para el cobre, en donde la acumulación selectiva de cobre en los foliolos respecto a los peciolos se asoció con mayor área foliar. Dado que para este último elemento también se encontró dicha respuesta positiva para la longitud del peciolo ($r=0.81$, $p=0.028$), es probable que la respuesta de acumulación diferencial del cobre se relacione con la cantidad de radiación o la temperatura a la cual se vieron sometidas las plantas.

V. DISCUSION GENERAL

El uso de los filtros espectrales, bien sea las películas fotocromáticas de polietileno y polipropileno o las películas de polietileno y las mallas sombra, permitió modificar extensamente las características de la radiación transmitida por los mismos. Estas modificaciones se tradujeron a su vez en cambio en las actividades fisiológicas, en la morfología y en la acumulación de biomasa de las plantas.

En el primer trabajo experimental con las plantas de lechuga y películas fotocromáticas se encontró alta correlación entre los caracteres de la radiación y la respuesta de la planta en cuanto a la asimilación de CO_2 . Sin embargo dicha respuesta no se observó en la acumulación de biomasa y el rendimiento. Tanto la radiación como la actividad de asimilación de CO_2 fueron predictores pobres de la biomasa acumulada por las plantas en la cosecha.

Por otra parte los caracteres morfológicos de las plantas de lechuga, como la altura o longitud de las hojas así como la cantidad promedio de estructuras foliares, mostraron las respuestas esperadas de acuerdo a las diferencias en las variables de radiación bajo las películas. De acuerdo a estos resultados es probable que la ausencia de la respuesta esperada en la biomasa fuera debida a factores originalmente no considerados en el estudio, y no tanto a una falla intrínseca del sistema experimental en la obtención de las mencionadas respuestas. Aparentemente la limitación fue de tipo nutricional ya que, en el segundo trabajo experimental con *S. oleracea*, en donde se controlaron aquellos factores que se sospechaba fueron restrictivos, se obtuvieron las respuestas esperadas, en forma de correlaciones altas de la radiación con la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa por las plantas.

Aparentemente los resultados anteriores indican la separación de los sistemas de regulación de la morfología y de las estrategias adaptativas orientadas a optimizar la explotación del dosel respecto del conjunto de actividades de modulación y regulación relacionadas con la asimilación de CO_2 y la acumulación de biomasa.

5.1. CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE ESPECTRAL.

La máxima densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa registrada bajo las películas fotocromáticas se ubicó entre 1100 y 1300 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En cambio bajo las películas coloreadas de polietileno y las mallas sombra, a excepción de estos últimos tratamientos que alcanzaron niveles comparables de densidad de flujo de la radiación, los valores estuvieron abajo de los niveles de saturación lumínica que se han observado para diferentes especies C_3 y que se encuentran entre 800 y 1000 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación en el rango de 400 a 700 nm (Sanchez *et al.*, 1989 y datos del autor no publicados). Sin embargo, incluso dichos valores bajos de densidad de radiación fotosintéticamente activa fueron comparables a los óptimos reportados para el crecimiento de hortalizas de hoja bajo condiciones de iluminación artificial (Ito, 1989).

En el experimento con plantas de lechuga se llevó a cabo el registro del balance espectral utilizando un espectroradiómetro y por ello se cuenta con los datos sobre las densidades de flujo fotónico en cada banda espectral. Para el experimento con plantas de espinaca se contó únicamente con los datos de la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa. Dado que los estudios se llevaron a cabo a campo abierto en diferentes regiones geográficas se presentaron necesariamente diferencias en el tipo de suelo y en los regímenes de temperatura. Sin embargo, más que una desventaja, dicha variación fue importante ya que permitió la comparación de los resultados y obligó a meditar más profundamente acerca de la manera en que las plantas se adaptan y responden a la radiación bajo diversas condiciones.

Para el experimento de la lechuga con películas fotocromáticas la integral de la irradiancia fotosintética (IRFA) para el testigo sin película 801.30 MJ m^{-2} , con un promedio de 11.45 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$, por otro lado el promedio global de IRFA bajo las películas experimentales fue de 596.83 MJ m^{-2} , con un promedio de 8.53 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$, dando un diferencial en el período de crecimiento de 204.48 MJ m^{-2} a favor del testigo sin película. Por otro lado, el valor mínimo reportado de irradiancia fotosintética necesaria para un crecimiento adecuado de las plantas es de 1.25 a 2.5 $\text{MJ m}^{-2} \text{día}^{-1}$ (Vince-Prue y Canham, 1983), cantidad muy por abajo de la obtenida para los diferentes tratamientos. Este dato ilustra que las plantas de lechuga no fueron sometidas a cantidades deficientes de radiación, todos los tratamientos presentaron niveles de densidad de flujo fotónico de

radiación fotosintéticamente activa superiores a los niveles de saturación reportados (Sanchez *et al.*, 1989). Más bien la diferencia clave entre las películas se refirió al balance espectral de la radiación, que para el polietileno presentó características de sesgo al rojo en combinación con menor densidad de flujo promedio de radiación y para el polipropileno de sesgo al azul en combinación con mayor densidad de flujo de la radiación.

Los resultados sobre las características espectrales tan dispares encontradas en el polietileno vs. el polipropileno, con este último presentando un mayor enriquecimiento en radiación azul respecto al rojo, fueron inesperados. Este sesgo al azul de la radiación bajo las películas de polipropileno, detectado también como aumento en el índice espectral RRL, se correlacionó con menor actividad de asimilación de CO₂ y mayor acumulación de biomasa seca. En cambio para las películas de polietileno se presentó la situación contraria, es decir mayor actividad promedio de asimilación de CO₂ y menor acumulación de biomasa. Se encontró en ambos casos que el mayor efecto se debió a las diferencias en el sesgo espectral azul/rojo, y se encontró escaso efecto de la variación en el cociente RRL.

Estas respuestas contrarias en asimilación de CO₂ y en acumulación de biomasa encontradas entre las películas pudieron resultar de diferencias en la temperatura bajo las películas. A este respecto Salinas y Pearson (1994) detectaron un efecto negativo de la temperatura sobre el rendimiento de fruto en plantas de tomate bajo diferentes tipos de películas de polietileno en microtúneles. Sin embargo, en el trabajo experimental de la lechuga el diseño de los filtros espectrales permitió una adecuada ventilación y por ende no se detectaron temperaturas foliares diferentes entre las plantas bajo las películas de polietileno con respecto a las de polipropileno y tampoco correlación entre las actividad estomática o la asimilación de CO₂ y la temperatura.

Más que un efecto de la temperatura es probable que las necesidades de fertilización, e incluso de las necesidades hídricas, fueran diferentes entre las plantas. Esto de acuerdo a la cantidad total de radiación por un lado, y por otra parte de acuerdo al diferente balance espectral que pudo imponer diferentes exigencias sobre la cantidad y composición del aparato bioquímico de las plantas tal y como fue reportado por Kasperbauer (1988). Este efecto ha sido observado para diferentes especies de plantas y se sabe que la restricción en el aporte de agua (Demmig *et al.*,

1988), de CO₂ o bien de un elemento bajo una condición dada modifica la eficiencia del sistema fotosintético (Brooks, 1986; Morales *et al.*, 1994; Anderson *et al.*, 1995).

En la literatura consultada no se tienen antecedentes del reporte de diferencias entre películas fabricadas con distintas resinas. De hecho la literatura sobre películas para invernadero se centra en trabajos sobre características de transmisión de radiación fotosintéticamente activa en películas de resina de polietileno con diferentes aditivos para mejorar sus propiedades térmicas y de condensación de humedad. En dichos trabajos se encontró que la presencia de aditivos mejoró las características de transmisión de radiación en el rango activo para la fotosíntesis (Raviv y Allingham, 1983; Toneatti, 1989). Por otra parte en los reportes sobre el efecto del balance espectral en el desempeño de las plantas los resultados se refieren no al balance en un rango amplio, como el azul/rojo, concentrándose más bien en los efectos de modificar el balance en el rango estrecho RRL relacionado con la respuesta del fitocromo (Kasperbauer, 1988, 1992; McMahon *et al.*, 1991). Sin embargo, en el experimento con las películas fotocromáticas las diferencias en los balances RRL no se correlacionaron significativamente con las respuestas de las plantas y si, por otro lado, lo hicieron los valores del índice de sesgo azul/rojo.

Respecto a los aditivos fotocromáticos no se tienen antecedentes sobre su aplicación como aditivos en películas para invernadero. El efecto de dichos compuestos fue modificar apreciablemente la cantidad de radiación transmitida por las películas fotocromáticas respecto a las películas blanco, aumentando la cantidad de radiación en las bandas activas para la fotosíntesis (400-700 nm) bajo las películas de polietileno y disminuyéndola o cambiando la misma en forma mínima para el caso de las películas de polipropileno. Para el polietileno se tienen antecedentes de incremento en la transparencia a la radiación fotosintéticamente activa al añadir aditivos anticondensación en películas para invernadero (Toneatti, 1989) o en películas para microtúneles (Salinas y Pearson, 1994). Sin embargo para el polipropileno no se dispone de esta clase de información.

Aparentemente la interacción de los aditivos fotocromáticos con las películas de polietileno y polipropileno es compleja y genera respuestas no lineales en la transmisión de la radiación. Dichas respuestas se tradujeron en la modificación del complejo de caracteres que definen el balance

espectral y asimismo estas respuestas se encontraron entre las plantas bajo las películas. Efectivamente, al examinar la distribución de los datos de asimilación de CO_2 y de acumulación de biomasa seca para los tratamientos testigo se encontraron ajustes adecuados con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa acumulada durante la temporada. Dicha tendencia, con una respuesta lineal seguida de una meseta que indica el nivel de saturación lumínica, ha sido descrita por Hesketh y Moss (1963) y por Gates (1980). Sin embargo para las plantas bajo las películas fotocromáticas dicha distribución no se observó, encontrándose grandes diferencias entre los promedios de los tratamientos, diferencias debidas con toda seguridad a las modificaciones en el ambiente espectral.

En los resultados del segundo experimento, utilizando plantas de espinaca bajo películas comerciales de polietileno y mallas sombra, no se contó con la información respecto al balance espectral. Sin embargo los datos de la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa se correlacionaron muy bien con los de asimilación de CO_2 y ambos con los de biomasa, situación que no se consiguió en el experimento de la lechuga. Se observó una tendencia muy clara mayor densidad de flujo igual a mayor asimilación de CO_2 igual a mayor biomasa seca. Sin embargo en cuanto a los caracteres morfológicos no se observó dicha distribución y, al igual que en los resultados de la lechuga con películas fotocromáticas, al parecer la asimilación de CO_2 y la biomasa parecen estar regidos por esquemas de regulación diferentes a los de los caracteres morfológicos.

5.2. ASIMILACION DE CO_2 Y ACUMULACION DE BIOMASA SECA.

Se seleccionaron para los estudios aquí reportados plantas como la lechuga y la espinaca ya que ambas son modelos simples en donde las estructuras que llevan a cabo la captura de radiación y la asimilación de CO_2 son asimismo las estructuras que se cosechan. El transporte de fotosintatos de las hojas hacia el tallo y a la raíz, así como el transporte inverso de agua y minerales de la raíz a las hojas no está sometido a las complejidades de regulación que se presentan en las plantas en donde se cosecha fruta o semillas.

El hecho de reportar resultados para especies diferentes se basa en la estrategia del proyecto del cual los estudios aquí reportados forman parte. En lugar de seleccionar una especie como modelo de trabajo se llevaron a cabo estudios de la respuesta a la radiación sobre cierta cantidad de especies de plantas C3 y C4 con diferentes características de crecimiento y en las cuales las estructuras que se cosechan son hojas, tallos o tallos modificados o bien semillas o frutas. Estos trabajos experimentales se encuentran aún en curso.

Los valores máximos de asimilación de CO₂ para los diferentes tratamientos en las plantas de lechuga cayeron en el rango de 14 a 36 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO₂ con máximos de densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa entre 856 y 1599 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para la espinaca los valores de asimilación cayeron en el rango de 7.17 a 23.26 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de CO₂ con máximos de densidad de flujo de radiación entre 241.7 y 1238.5 $\mu\text{Mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se encontró correlación alta entre los valores de asimilación de CO₂ y la biomasa seca en el caso de la espinaca, pero no para la lechuga en la cual la correlación fue no significativa incluso al separar los datos de polietileno de los de polipropileno.

Aunque teóricamente puede esperarse relación lineal entre la actividad de asimilación de CO₂ y la biomasa seca acumulada por las plantas dicha relación no siempre se observa sobre todo al considerar cultivos de grano como la soya o el trigo. Las razones para explicar esta aparente paradoja son múltiples y fueron tratadas ampliamente por Gifford y Evans (1981). Entre otras razones se citan que las lecturas en hojas individuales no representan el comportamiento del dosel completo (Wells *et al.*, 1982), que las lecturas no representan la integración temporal de todo el proceso en la temporada de crecimiento (Gifford y Evans, 1981) o bien que por cuestiones de diseño anatómico la misma morfología de las hojas de las plantas con alta capacidad de asimilación de CO₂ es incompatible con altos rendimientos de semilla (Ogren, 1978).

La presencia de diferencias en biomasa seca no correlacionadas con las actividades de asimilación de CO₂ pudieron ser resultado de cambios en la asimilación de CO₂ posteriores a la formación del repollo, como las reportadas por Wheeler *et al.* (1994). Las lecturas de asimilación de CO₂ en la lechuga fueron realizadas únicamente en el período previo a la formación del repollo. Asimismo las mediciones se llevaron a cabo en hojas individuales y no en plantas o doseles

completos y es probable que las hojas envolventes no representasen el comportamiento de la planta completa como fue reportado por Wells *et al.* (1982) para la planta de soya.

Otra alternativa para explicar la ausencia de correlación entre la asimilación de CO₂ y la biomasa de la planta es la desviación selectiva de la maquinaria sintética hacia la síntesis de productos con mayor costo metabólico (Penning de Vries *et al.*, 1974). Si esto fue así entonces sería un punto importante en cuanto a la determinación de otras variables como el contenido relativo de materia seca y el índice de cosecha. Por otro lado, también la diferente estructura del dosel (índice de área foliar y ángulo foliar), que se sabe cambia en respuesta a las diferencias en irradiancia y calidad espectral, modifica la relación entre tasa de asimilación de CO₂ por hojas individuales y la producción de materia seca en la planta o dosel completo (Yoshida, 1972).

Todo esto sin embargo no explica el porqué en el caso de la espinaca si se observó correlación entre la asimilación de CO₂ y la biomasa de la planta. La comparación de los datos del experimento de la lechuga y películas fotocromáticas con los del experimento con espinacas apunta entonces a que la ausencia de correlación entre las lecturas de asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca surgió no tanto de restricciones innatas a la mecánica del proceso o como resultado de esquemas de muestreo inadecuados, más bien al parece dependió de restricciones ambientales que pudieron dar lugar por un lado a menor capacidad de asimilación de CO₂ (fotoinhibición), que la mayor actividad de asimilación de CO₂ no fuera acompañada de un incremento concomitante en el transporte de fotosintatos hacia las pozas metabólicas o bien que la respuesta dependa de las diferentes áreas geográficas en que se realizó el estudio. En cuanto a este último punto, sin embargo, la misma ausencia de correlación entre las lecturas de asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca ha sido observada en otras especies bajo condiciones de invernadero y campo abierto (datos del autor no publicados).

Para el caso de la lechuga la evidencia de restricciones en la asimilación de CO₂ y el transporte de fotosintatos es indirecta. Surge por un lado del hecho de encontrarse una relación negativa de la irradiancia y el enriquecimiento en azul con la asimilación de CO₂, cuando dicha relación ha sido reportada positiva en ambientes controlados (Britz y Sager, 1990). Por otra parte se tiene la mencionada ausencia de correlación entre la biomasa seca y la asimilación de CO₂ así como

la correlación positiva encontrada entre esta última y el área foliar específica (la cual generalmente se asocia con acumulación de carbohidratos no estructurales en las hojas), lo que indica que probablemente los valores bajos de asimilación de CO_2 tuvieron aparejados menor área foliar por cada unidad de biomasa seca. Esta última respuesta ha sido reportada en caso de restricciones ambientales como ausencia de agua o estrés salino, niveles subóptimos de nutrientes (Wright *et al.*, 1994) o bien niveles muy bajos de expresión de Rubisco (Fichtner *et al.*, 1993).

Kasperbauer (1987) reportó esta misma respuesta negativa en algodónero encontrando menor asimilación de CO_2 al aumentar el nivel de RRL (un indicador de sesgo hacia el azul) esto en base al peso fresco de la lámina foliar no encontrando diferencias en términos de área. Igualmente Warrington y Mitchell (1976) quienes trabajaron en un ambiente controlado con iluminación artificial, observaron un efecto negativo del enriquecimiento en azul sobre la acumulación de biomasa seca, sin embargo estos autores no estimaron directamente la asimilación de CO_2 .

Se sabe que los ambientes de radiación con sesgo espectral hacia el azul modifican la maquinaria bioquímica de captura de radiación y de reducción del CO_2 . Sin embargo los reportes indican que dichas modificaciones más bien se traducen mayor productividad de las plantas (Voskresenskaya, 1979). Entre los cambios reportados se tienen las modificaciones en el contenido de clorofila así como en el balance entre clorofila a y clorofila b que son determinados por la irradiancia y el balance azul/rojo (McMahon *et al.*, 1991; Valenzuela *et al.*, 1991) y por el valor del índice RRL (Kasperbauer, 1988). Dichas modificaciones se orientan hacia la adaptación de la actividad fotosintética a las condiciones de alta irradiancia.

En las plantas de espinaca se encontró que los niveles más altos de radiación se tradujeron en mayor asimilación de CO_2 y asimismo en lecturas más altas del índice refractométrico en los extractos de peciolo. Esto se correlacionó positivamente con la biomasa seca acumulada por las plantas. Dichos resultados concuerdan con los de Ito (1989) y de Britz y Sager (1990) quienes encontraron efecto positivo de la irradiancia global y del enriquecimiento en azul sobre el transporte de fotosintatos. Sin embargo es interesante que los resultados, tanto de Britz y Sager (1990) como de Ito (1989), marquen correlación positiva entre la asimilación de CO_2 y el enriquecimiento en azul y que hayan sido obtenidos, al igual que los datos para las espinacas, bajo condiciones de

relativamente baja densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (de 250 a 500 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los mencionados autores observaron una relación negativa entre la asimilación de CO_2 y el área foliar específica (una respuesta clásica al sombreado por vegetación) la cual fue positiva para el caso de la lechuga. De acuerdo a estos datos el efecto del sesgo espectral hacia el azul sobre la acumulación de biomasa por la planta puede tener cierta dependencia de la irradiancia global, siendo positivo en presencia de baja irradiancia y negativo arriba de cierto umbral de la misma.

En diferentes trabajos se ha observado que la adaptación de las plantas a la alta irradiancia, que consiste básicamente en modificaciones del aparato fotosintético (Schmid, 1991; Adamska *et al.*, 1992), de la morfología y estructura del dosel así como de la anatomía foliar, requiere que la radiación tenga un cierto contenido de azul (Britz y Sager, 1990; McMahon *et al.*, 1991). Por otro lado, la luz azul monocromática, o los ambientes espectrales muy enriquecidos en azul, promueven la descomposición de carbohidratos no estructurales e incrementa la tasa respiratoria en los tejidos tanto fotosintéticos como no fotosintéticos (Kowallik, 1982; Poffenroth *et al.*, 1992).

En las plantas de lechuga se observó menor asimilación de CO_2 en presencia de mayor irradiancia y de enriquecimiento en azul así como una disminución paralela en los valores del área foliar específica que indica probable acumulación de carbohidratos no estructurales en las hojas. Estos resultados parecen indicar por un lado que la mera presencia de cierto contenido de radiación azul no asegura la adaptación a la alta irradiancia y que para obtener una respuesta óptima a la radiación es necesario considerar otros factores como el estado hídrico de la planta (Demmig *et al.*, 1988) y el contenido de nutrientes en los tejidos tal como fue reportado para el fósforo (Brooks, 1986), el nitrógeno (Evans y Terashima, 1987) o el hierro (Morales *et al.*, 1994) en los tejidos.

El efecto de los niveles bajos de fósforo en los tejidos es interesante ya que bajo esta condición el rendimiento cuántico fotosintético se reduce, sin modificarse el contenido de clorofila o la absorbancia foliar. Se presenta entonces reducción tanto en la actividad como en la estabilidad de Rubisco y la actividad de asimilación de CO_2 disminuye modificarse apreciablemente la resistencia estomática o la concentración de CO_2 en el mesófilo (Brooks, 1986). Esta situación presenta cierto parecido con las respuestas observadas en el experimento con *L. sativa*, considerando tanto la baja asimilación de CO_2 como la probable acumulación de carbohidratos en

las hojas. Es probable que la deficiencia de fósforo, un problema común en los suelos calcáreos, fuera un factor que contribuyó a los resultados obtenidos.

Respecto a la relación entre la biomasa seca por planta y la integral de la irradiancia fotosintética en el experimento de la lechuga, no se detectó correlación consistente entre estas variables considerando el conjunto de los datos, es decir, fotocromáticos más tratamientos testigo. Sin embargo, tomando en cuenta solo los testigos bajo películas sin fotocromáticos y en el testigo sin película se encontró una fuerte relación lineal entre la irradiancia fotosintética y la biomasa seca promedio por planta ($R^2=0.99$, $p<0.01$). En el experimento de la espinaca no se contó con los datos de la integral de la irradiancia fotosintética pero también se encontró correlación lineal muy alta ($r=0.93$, $p<0.01$) entre la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa y la biomasa seca por planta.

En cuanto al contenido relativo de materia seca tanto en el experimento de la lechuga como en el de la espinaca se encontraron correlaciones positivas pero no significativas entre esta variable y la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa. Para la integral de la irradiancia fotosintética la respuesta observada en la lechuga fue prácticamente la misma que para la biomasa seca por planta, es decir, correlación significativa entre los datos de los tratamientos testigo pero ausencia de correlación para los datos de los tratamientos con fotocromáticos. Con los índices espectrales registrados en el experimento con las plantas de lechuga el contenido relativo de materia seca mostró correlación positiva con aquellos indicadores de sesgo hacia las bandas espectrales más energéticas como el rojo-rojo lejano y la densidad de flujo de radiación ultravioleta. Este último resultado también fue observado en *Cucumis sativus* por Britz y Adamse (1994) quienes demostraron que la exposición a niveles elevados de radiación UV incrementa la densidad del tejido foliar de las plantas al aumentar la acumulación de almidones en las hojas.

La respuesta lineal de la biomasa seca frente a la integral de la irradiancia fotosintética ha sido observada en estudios en ambientes controlados en presencia de baja irradiancia (Barnes y Bugbee, 1991) y fue también reportada por Warrington y Norton (1991) y Bugbee y Salisbury (1988) quienes simularon en cámaras de crecimiento las condiciones de la integral de irradiancia fotosintética observadas en campo abierto en zonas templadas. Por otra parte Bugbee y Salisbury

(1988) observaron la interacción de la integral de irradiancia fotosintética con el fotoperíodo y con la irradiancia instantánea en ausencia de diferencias en la calidad espectral, siendo mejor para obtener alta productividad (dado un valor de integral de irradiancia fotosintética) la presencia de fotoperíodos largos y bajos valores instantáneos de irradiancia.

En cuanto al contenido relativo de materia seca se reportó correlación positiva con la densidad de flujo de radiación total o de radiación fotosintéticamente activa en *Clusia minor*, una planta arbórea tropical (Franco *et al.*, 1991), así como en plantas de lechuga (Basoccu y Nicola, 1991). Al igual que aquí, en dichos trabajos se reportó asociación positiva entre el contenido relativo de materia seca y el peso seco de las plantas.

Considerando lo anterior es probable que las modificaciones en el balance espectral, inducidas por los aditivos fotocromáticos, desviaran la respuesta lineal esperada en la acumulación de materia seca y en el contenido relativo de materia seca frente a la cantidad de radiación fotosintéticamente activa. Es probable que este resultado sea consecuencia de diferentes necesidades hídricas o de nutrición, o bien de modificaciones en el balance hormonal o metabólico que surgieron en respuesta a los distintos ambientes espectrales. Estas diferencias de hecho se observaron en el experimento con plantas de espinaca, en donde resultó que la concentración de nitrato, fosfato, azufre, potasio y cobre en folíolos y peciolo así como la de potasio en los extractos frescos de peciolo, se correlacionaron con la acumulación de biomasa seca y fueron dependientes de la irradiancia.

En el experimento con películas fotocromáticas no se observaron diferencias significativas en los promedios de biomasa seca por planta para las películas de polietileno y polipropileno, sin embargo el mayor valor promedio correspondió a los tratamientos de polipropileno. Dichas películas mostraron asimismo valores más altos de los índices espectrales rojo-rojo lejano y azul/rojo. No se encontró por otra parte de manera global una relación lineal consistente entre la biomasa seca y los mencionados índices espectrales o aún con los datos promedio de radiación en los diferentes rangos del espectro desde el ultravioleta hasta el infrarrojo. Sin embargo, al separar los datos por tipo de resina (polietileno y polipropileno) se detectó relación lineal positiva y significativa entre el índice de sesgo al azul A/R y la biomasa seca por planta en los tratamientos

con polipropileno. Dicho resultado indica que bajo las condiciones en que se llevó a cabo el experimento las diferencias en biomasa seca fueron dependientes más del balance espectral que de la irradiancia fotosintética.

En el trabajo reportado por Warrington y Mitchell (1976), quienes utilizaron ambientes de crecimiento controlados, con densidades de flujo de radiación fotosintéticamente activa equivalentes a las registradas en la película de polietileno sin aditivos fotocromáticos, se observó mayor producción de biomasa seca con un balance espectral sesgado hacia el rojo que con uno sesgado hacia el azul, resultado contrario al observado en el experimento con lechugas y películas fotocromáticas en el caso del polipropileno. Con los datos disponibles la razón de esta contradicción es difícil de ubicar ya que, al parecer, depende de la interacción entre la densidad de flujo de radiación azul y la cantidad de radiación total. En cambio, los resultados en experimentos utilizando fuentes de luz monocromática mostraron mayor acumulación de biomasa con luz azul en comparación con la luz roja (Voskresenskaya, 1987; Drozdova *et al.*, 1987).

Otros autores reportaron anteriormente la dependencia positiva entre el sesgo espectral hacia bandas más energéticas y la biomasa seca total. Kasperbauer y Hunt (1992) la observaron en plántulas de algodónero creciendo sobre superficies reflectoras de diferentes colores que modificaron el índice rojo-rojo lejano (RRL). Se reportó también una relación positiva entre RRL y la biomasa aérea en plantas de frijol (Kaul y Kasperbauer, 1988) como resultado del mayor reparto selectivo de fotosintatos hacia las partes aéreas, no reportando los autores aumento en la biomasa total.

La respuesta en el reparto diferencial de biomasa entre las partes aéreas y la raíz se verificó en los dos experimentos aquí reportados en la forma del cociente entre las biomásas secas de la raíz y aérea (PSR/PSA). Para la lechuga se encontró correlación negativa y significativa entre esta variable y la irradiancia fotosintética (IF), mientras que con la asimilación de CO₂ la correlación fue positiva. Para las plantas de espinaca la correlación del cociente PSR/PSA y la densidad de flujo de la radiación bajo las películas fue positiva pero no significativa. Para la misma espinaca se encontró en cambio correlación del PSR/PSA con la concentración de minerales en base seca en los folíolos y peciolo, la cual si se relacionó con la cantidad de radiación a la cual fueron expuestas las plantas.

Es interesante la correlación positiva entre el cociente PSR/PSA y la asimilación de CO₂ en las plantas de lechuga, ya que en ausencia de diferencias en la densidad poblacional y de estrés hídrico o de nutrientes, tanto el cociente PSR/PSA como la asimilación de CO₂ son índices de lo adecuado del ambiente de radiación en que se desarrolló la planta. Este resultado se encontró asimismo en el experimento con las plantas de espinaca ya que el PSR/PSA mostró correlaciones positivas con todas las variables de acumulación de biomasa.

En ausencia de limitaciones hídricas o nutricionales la respuesta del diferente reparto selectivo de biomasa entre la raíz y las partes aéreas es controlada por el balance espectral rojo-rojo lejano a través de los fitocromos (Kasperbauer, 1987, 1988; Hunt *et al.*, 1989; Bradburne *et al.*, 1989; Kasperbauer y Hunt, 1992), por la densidad de flujo de la radiación fotosintéticamente activa por medio de las protoclorofilas (Allard *et al.*, 1991; Barnes y Bugbee, 1991) y por la densidad de flujo de radiación azul a través de los receptores de luz azul (Hunt *et al.*, 1989; Britz, 1990). Este reparto selectivo de biomasa PSR/PSA se categoriza como una de las respuestas primarias de las plantas frente al sombreado real o potencial por competidores si bien también se desencadena aplicando los estímulos adecuados de balance espectral de la radiación (Kasperbauer, 1988; Smith, 1995). Sin embargo, no solo la irradiancia o el balance espectral modifican este reparto selectivo, otros estímulos como la concentración de nutrientes o el balance de los mismos modifican la respuesta PSR/PSA y dicha modificación se ve aparejada con cambios en las formas de acumulación y el transporte de carbohidratos (Aloni *et al.*, 1991).

Solo para el conjunto de tratamientos con películas de polietileno se ajustaron los resultados a los previamente reportados en la literatura. Aún así la correlación entre el cociente PSR/PSA y el índice espectral RRL fue positiva pero no significativa. Factores más importantes fueron los índices amplios de sesgo espectral como el azul/rojo (A/R) y el azul/infrarrojo (A/IR). Los valores bajos de los índices R/IR y A/IR son, al igual que el RRL, indicadores del sesgo en el espectro hacia las bandas menos energéticas pero considerando un rango más amplio de bandas espectrales. Para el caso de los tratamientos con película de polipropileno no se detectaron correlaciones significativas entre el PSR/PSA y estas variables espectrales.

Existen antecedentes de ausencia de correlación entre el índice RRL y la acumulación de materia seca, como ocurrió en el trabajo de Barnes y Bugbee (1991) quienes no observaron diferencias en la acumulación de materia seca en plantas de trigo frente a valores muy diferentes del índice RRL e incluso con distintos niveles de radiación fotosintéticamente activa. Sin embargo estos autores utilizaron un ambiente de crecimiento con baja densidad de flujo de radiación fotosintéticamente activa ($200 \mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que para el estudio realizado con las películas fotocromáticas las condiciones fueron de crecimiento al aire libre con valores de densidad de flujo de la radiación mucho mayores. Es aparente entonces que la respuesta en productividad de materia seca inducida por un mayor valor de rojo-rojo lejano (que significa un mayor valor de Pfr/P) no es independiente del nivel de irradiancia fotosintética incidente sobre las plantas.

5.3. MORFOLOGIA DE LAS PLANTAS.

Tanto en el trabajo llevado a cabo con las películas fotocromáticas y *L. sativa* como en el de los filtros de polietileno y mallas sombra con *S. oleracea* se observaron modificaciones importantes en la morfología de las plantas. El área foliar específica y la altura de las plantas de lechuga fue muy sensible a la modificación de la radiación, mientras que para la espinaca el diámetro de los peciolo y el tamaño y morfología de las láminas foliares se vieron modificados por los distintos niveles de irradiancia. Por otra parte en el caso de la lechuga el proceso de formación del repollo y el índice de cosecha respondieron igualmente a las variaciones en la radiación bajo las películas.

En el experimento con la lechuga se encontró correlación positiva y significativa entre el área foliar específica y la asimilación de CO_2 , pero no entre la primera variable y la biomasa seca o el contenido relativo de materia seca. Por otro lado no se detectó relación entre el área foliar específica y el grosor de la lámina foliar, hecho reportado también por Britz y Adamse (1994).

En diferentes estudios se ha encontrado que el área foliar específica, una expresión de la distribución de la biomasa foliar por unidad de área, es un carácter muy sensible a la radiación. Adicionalmente, se ha encontrado variación significativa en AFE en diferentes especies de plantas frente a modificaciones en la concentración de CO_2 (Bhattacharya *et al.*, 1985; Ryle *et al.*, 1992), cantidad de carbohidratos no estructurales en la lámina foliar (Britz y Adamse, 1994), nivel hídrico

del suelo y de la planta (Wright *et al.*, 1994), la salinidad (Fitter y Hay, 1981) y la concentración de nutrientes minerales, como el azufre y el nitrógeno, en plantas de *Solanum tuberosum* cv. alpha (datos del autor no publicados).

Al parecer las modificaciones en el área foliar específica son respuestas orientadas hacia el ajuste del balance entre captación de luz y asimilación de CO₂ para una cierta situación ambiental en el contexto establecido por los programas de desarrollo y crecimiento potencial de la planta. De hecho, una de las respuestas más obvias al sombreado por competidores, situación que genera en las plantas heliófilas una serie de ajustes profundos en los programas de desarrollo, es el incremento en el área foliar específica (Kasperbauer, 1988). Esta modificación involucra el reparto de la biomasa foliar de tal forma que se consigue una mayor exploración del volumen de espacio disponible para la captura de radiación, además de adaptarse el equipo de pigmentos atrapadores de luz haciéndose más efectivos para condiciones de baja densidad de flujo fotónico. Los cambios en el área foliar específica se ha encontrado que dependen de manera compleja de la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa, del balance espectral rojo-rojo lejano y de la cantidad relativa de radiación azul (Kasperbauer, 1988; Schmid, 1991).

En las plantas de lechuga los resultados mostraron que el área foliar específica disminuyó frente al incremento en la densidad de flujo de la radiación o del enriquecimiento en azul, respuesta contraria a la mencionada respuesta al sombreado (Kasperbauer, 1988), y probablemente consecuencia de la adaptación inadecuada a los ambientes más ricos en radiación, resultando plantas de hábito de crecimiento más compacto, con mayor acumulación de biomasa seca por unidad de área foliar.

La correlación negativa entre el área foliar específica y la cantidad de radiación fue reportada también por Rajapakse y Kelly (1992), en crisantemos bajo condiciones de crecimiento en invernadero utilizando filtros espectrales de agua y soluciones de CuSO₄. Dado que tanto el agua como la solución de sulfato de cobre eliminan las radiaciones de onda larga la respuesta se obtuvo entonces en un ambiente con sesgo espectral hacia el azul. De igual forma el incremento en la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa y en el índice espectral RRL se correlacionaron negativamente con el área foliar específica en el estudio de Bradburne *et al.* (1989), mientras que Kasperbauer (1988) logró modificar el área foliar específica de plantas de tabaco y

soya manipulando el balance RRL encontrando correlación negativa entre este último y el área foliar específica. Kephart *et al.* (1992) reportaron también un aumento en el área foliar específica y en el tamaño de las láminas foliares como resultado de exposición a menor irradiancia. Resultados también obtenidos por Allard *et al.* (1991) quienes determinaron que el mayor tamaño de las hojas en plantas sometidas a baja irradiancia fue resultado de la disminución en el número de células del mesófilo por unidad de área y por el aumento consecuente de la cantidad de espacios aéreos intercelulares.

Otros autores, como Britz y Sager (1991) quienes utilizaron fuentes de luz artificial, observaron también el aumento en el área foliar específica en plantas de soya en presencia de niveles bajos de radiación azul en combinación con mayor cantidad de radiación de onda larga. En dicho trabajo, sin embargo, se reportó relación inversa entre el área foliar específica y la asimilación de CO₂, hecho contrario al observado en el experimento con las lechugas y tal vez resultado de la relativamente baja irradiancia (500 $\mu\text{M m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DRFA) que ellos utilizaron. Por otro lado, coincidiendo con los resultados aquí reportados Allard *et al.* (1991) detectaron correlación inversa entre el área foliar específica y la densidad de flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa, modificando esta última sin variar la calidad espectral. Para la lechuga, sin embargo, las correlaciones más altas se encontraron con las variables de radiación expresadas en términos de irradiancia (energía) más que cuando se expresaron en términos de densidad de flujo fotónico.

La altura promedio de *L. sativa* se correlacionó negativa y significativamente con la irradiancia y con el enriquecimiento en azul de la radiación. Para las plantas de espinaca se encontró también un efecto negativo de la cantidad de radiación bajo las películas, pero dicho efecto no fue significativo ya que la respuesta fue también dependiente del color del filtro de polietileno. Sin embargo, tanto en el primero como en el segundo experimentos la altura promedio de las plantas, o bien la longitud de las estructuras foliares que es equivalente a la altura, se correlacionaron negativamente con aquellas variables de la planta que fueron promovidas por la mayor cantidad de radiación. Esta correlación se refirió tanto a las variables morfológicas, a las fisiológicas y bioquímicas así como a los contenidos de minerales en base seca.

En diferentes reportes la altura de planta aparece como un factor muy sensible a la cantidad de radiación y al balance espectral de la misma. El factor subyacente reportado es la modificación en la longitud de los entrenudos y de las láminas foliares más que modificaciones en la cantidad de nudos en el tallo (Smith, 1982). La radiación UV y azul son efectivas en inducir inhibición de alargamiento del tallo (Cosgrove, 1981) mientras que la radiación rojo lejano tiene el efecto contrario (Kasperbauer, 1988). En los trabajos experimentales aquí reportados no fue medida la longitud de los entrenudos, por lo que no se sabe si en realidad dicho carácter fue modificado. Si en cambio se registró la longitud de los peciolo y la longitud de las láminas foliares, los cuales fueron modificados en la forma descrita en otros reportes.

Se ha visto por otra parte que la respuesta a la radiación azul o UV depende de manera compleja del trasfondo ambiental de radiación, sobre todo el balance entre azul y rojo y de la irradiancia, así como del estado de desarrollo de la planta (Liscum y Hangarter, 1991; Warpeha y Kaufman 1990). El efecto negativo del sesgo espectral hacia el azul o ultravioleta sobre la altura promedio de las plantas fue reportado para el índice RRL por McMahon *et al.* (1991) y por Rajapakse *et al.* (1992) para el RRL y el A/R en crisantemos en invernadero. Por otro lado el efecto negativo de la alta irradiancia sobre la altura de planta fue reportado por Rajapakse *et al.* (1992).

Los resultados de los reportes anteriores fueron confirmados en el experimento con las películas fotocromáticas en donde, efectivamente, se observó correlación positiva entre la altura de planta y los índices espectrales indicadores de sesgo hacia el rojo. Sin embargo también se observó un efecto positivo y significativo de la irradiancia fotosintética y de la irradiancia en la banda del rojo, pero no de la densidad de flujo fotónico de dichas bandas espectrales, sobre la cantidad de hojas por planta, es decir, en este caso la cantidad de energía de la radiación bajo las películas fotocromáticas si modificó el número de nudos en el tallo.

Este mismo efecto fue reportado en plantas de lechuga por Basoccu y Nicola (1991) quienes encontraron efecto positivo de la mayor irradiancia sobre el número de hojas y sobre el diámetro del repollo. Sin embargo, en el presente estudio, a pesar de que potencialmente mayor número de hojas pudiera implicar mayor rendimiento de biomasa aérea o de repollo, no se detectó relación de estas

variables con el número de hojas. Se observó en cambio correlación negativa entre el número promedio de hojas y el área foliar específica la cual disminuyó frente al aumento en la irradiancia.

5.4. BIOMASA FRESCA Y RENDIMIENTO.

En el experimento con *L. sativa* la biomasa fresca de las plantas mostró correlación positiva con el contenido de radiación roja en las películas de polietileno y lo contrario ocurrió en las películas de polipropileno en donde el sesgo hacia el azul incrementó la biomasa. El rendimiento se correlacionó positivamente con la biomasa de las plantas pero no con las características de la radiación. Esta respuesta diferencial al tipo de resina utilizada probablemente es una faceta de la sensibilidad ambiental (Jinks y Pooni, 1988) del genotipo que se utilizó en el estudio. Respecto a la densidad de flujo de la radiación activa para la fotosíntesis no se obtuvo respuesta consistente en ninguna de las variables de biomasa o rendimiento. Para este último probablemente por el hecho de que en su determinación entran en acción una serie de factores genéticos y de desarrollo que involucran interacción de las respuestas a la radiación con otras variables del ambiente.

El efecto de la modificación en las características de la radiación sobre el comportamiento productivo de las plantas es sujeto de atención desde hace años. Pendleton *et al.* (1967) reportaron incrementos sustantivos en el rendimiento de plantas de maíz (*Zea mays* L.) al iluminar la parte baja del dosel con radiación solar procedente de un reflector ubicado cerca del suelo. De esta manera los autores demostraron que en ausencia de restricciones de fertilizantes o de agua la cantidad de radiación en la parte inferior del dosel limita la productividad potencial.

Dado que las plantas son sistemas orgánicos que capturan y transducen la energía de los fotones entonces se esperaría una relación directa entre la radiación y el rendimiento. Sin embargo, tal parece que dicha relación directa en realidad solo ocurre hasta cierto grado en los eventos fotoquímicos primarios de la fotosíntesis, no en los procesos metabólicos posteriores hasta llegar a la expresión del rendimiento. Con todo y ello incluso en los primeros eventos fotoquímicos la relación entre la energía capturada y la realmente transducida es variable de acuerdo a las condiciones de crecimiento (Demmig-Adams y Adams, 1996).

La biomasa fresca y el rendimiento son caracteres complejos que dependen de una componente genética y de la integración de respuestas fisiológicas como la asimilación de CO₂, el transporte de fotosintatos, la absorción y transporte de agua y minerales del suelo y la diferenciación y crecimiento de las estructuras que se cosechan. La determinación por la componente genética es importante pero se ve modificada por la acción de diferentes programas de desarrollo desencadenados por las características del ambiente, a esta característica de mayor o menor modificación se le llama sensibilidad ambiental (Jinks y Pooni, 1988) y es un punto importante en el desarrollo de nuevas variedades de plantas.

Se ha demostrado que los caracteres fenotípicos bioquímicos, anatómicos y morfológicos son cambiados por la acción de estímulos de radiación como el balance rojo/rojo lejano o la cantidad de radiación azul (Quail, 1991; Kasperbauer, 1992). Se sabe, por otra parte, que gran cantidad de enzimas relacionadas con la fotosíntesis y el metabolismo de carbohidratos, proteínas y otros componentes metabólicos dependen para su expresión, actividad o estabilidad de las características de la radiación (Anderson, 1986; Evans, 1987; Allen, 1992; Demmig-Adams y Adams, 1996).

La cuestión de la diferente respuesta a la radiación por las plantas en los dos experimentos se relaciona al parecer con las diferentes necesidades de las plantas bajo los ambientes espectrales contrastantes. No puede desdeñarse sin embargo el hecho de que el estudio involucró dos especies diferentes y distintas localidades, factores que se sabe son importantes en la determinación de las respuestas (Jinks y Pooni, 1988). Sin embargo, otros trabajos experimentales acerca del efecto de la radiación realizados con otras especies muestran las mismas tendencias observadas para la localidad de Saltillo (Arias *et al.*, 1995) y la de Michoacán (datos del autor no publicados). En base a ello se afirma que las respuestas diferenciales a la radiación en el estudio con la lechuga y con la espinaca dependieron de las restricciones que se presentaron para el aprovechamiento óptimo de la radiación por parte de las plantas.

Respecto a lo anterior, de manera previa a la realización del experimento con la espinaca se llevó a cabo una intensa colecta de información acerca del desempeño de diferentes especies de plantas bajo condiciones distintas de suelo, temperaturas del aire, tiempo estacional, manejo

agronómico tecnificado vs. tradicional, etc. Durante dos años (1995 y 1996) se colectó dicha información respecto a la tasa de crecimiento, productividad, contenidos de nutrientes en los tejidos, dinámica de la asimilación de CO₂ y de los componentes de los extractos de peciolo, frutas y tallos y análisis de los contenidos de almidones en los tejidos así como de la actividad de algunas enzimas del metabolismo del carbono como la SPS (sacarosa fosfato sintasa) y la alfa-amilasa. Dicha información (datos del autor no publicados) se combinó con los resultados del análisis causal realizado con los datos de la lechuga y surgió la siguiente interpretación.

En ausencia de restricciones de cualquier clase se tiene una relación causal y lineal entre la densidad de flujo de la radiación, la asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa seca y hasta cierto punto el rendimiento. De acuerdo a reportes de cultivos en invernadero aparentemente es más sencillo conseguir dicha relación con niveles bajos de irradiancia (Ito, 1989; y comunicación personal Agrodynamics, Inc.) que con niveles altos. Con niveles cercanos a la saturación incluso no se presenta correlación entre la asimilación de CO₂ por hojas individuales y la acumulación de biomasa (P.S. Nobel, comunicación personal).

En este caso al menos parte de los factores restrictivos se tienen bien identificados refiriéndose a las diferencias en el tiempo de respuesta de los sistemas de captura de radiación y lo de los sistemas bioquímicos de fijación y transporte del carbono (Demmig *et al.*, 1988), pero no se tienen correlacionados con respuestas de la planta que constituyan índices confiables del desempeño actual y futuro de la planta. Dichos índices, como fue indicado por Jinks y Pooni (1988), serían de gran utilidad en los programas de mejoramiento genético. Se sabe por un lado que las restricciones dependen del estado hídrico y nutricional de la planta (Demmig *et al.*, 1988), de la temperatura (Gray *et al.*, 1994), del fotoperíodo y del tipo de metabolismo fotosintético, de la variedad o cultivar de la especie en cuestión y, como se mencionó, de factores inherentes a la mecánica de la captación y transducción de la radiación, del posterior uso del poder reductor y energía química en la reducción del carbono, nitrógeno y azufre y del transporte y metabolismo de los fotosintatos producidos (Anderson *et al.*, 1995).

VL CONCLUSIONES

Se determinaron los índices espectrales que mostraron mayor correlación con las actividades fisiológicas de las plantas y con la productividad de las mismas. Dicho resultado fue dependiente de la clase de resina utilizada en la fabricación de los filtros espectrales. Las propiedades innatas de transmisión de cada clase de resina fueron modificadas con el uso de los aditivos fotocromáticos y del mismo modo las respuestas de las plantas bajo cada combinación de resina, fotocromático y concentración del mismo fueron diferentes. Estos resultados indican que es posible buscar las combinaciones específicas de materiales para la fabricación de polímeros que sean adecuadas para cierto tipo de planta de cultivo.

Las películas de polipropileno mostraron un sesgo hacia el azul en la radiación transmitida mientras que las películas de polietileno mostraron sesgo hacia el rojo. Con la adición de los aditivos fotocromáticos la transparencia de las películas de polipropileno a la radiación en el rango fotosintéticamente activo disminuyó con respecto al testigo sin fotocromático, lo contrario resultó para las películas de polietileno en donde el testigo sin polietileno mostró una menor transparencia a la radiación en comparación con las películas en donde se añadieron fotocromáticos. A pesar de que las películas de polipropileno mostraron mayor densidad de flujo de radiación activa para la fotosíntesis la asimilación de CO_2 , la biomasa por planta y el rendimiento fueron menores en comparación con las plantas bajo las películas de polietileno.

Los índices indicadores de sesgo hacia el rojo mostraron efecto positivo sobre la asimilación de CO_2 y la productividad en los tratamientos de polietileno. En la película de polipropileno ocurrió lo contrario ya que el sesgo hacia el azul en la radiación marcó un efecto positivo sobre la productividad, no así sobre la asimilación de CO_2 la cual no presentó una relación consistente con la acumulación de biomasa y el rendimiento. El mejor índice espectral predictor del comportamiento de la planta de lechuga fue el A/R (azul/rojo) y se mostró superior al índice RRL (rojo/rojo lejano) más utilizado en la literatura.

El mejor predictor de la respuesta de la asimilación de CO_2 fue un compuesto lineal de un conjunto de variables de la radiación. Dicho compuesto lineal se construyó con variables de

densidad de flujo, de irradiancia y de calidad espectral. Sin embargo, no se encontró un compuesto lineal que funcionara como predictor para las variables de biomasa o para el rendimiento. Para estas últimas se encontró que los mejores predictores de la productividad fueron las variables morfológicas y de reparto selectivo de biomasa, no así la asimilación de CO₂.

Se construyó a continuación un diagrama causal que involucró todas las variables de respuesta de la planta más las variables básicas de radiación. Dicho diagrama causal se analizó utilizando un método de coeficientes de sendero. Los resultados indicaron la presencia de efectos importantes de la radiación sobre la productividad de la lechuga pero canalizados a través de las variables morfológicas, de reparto selectivo de biomasa y variables fisiológicas intermedias entre la asimilación de CO₂ y la acumulación de biomasa. No se encontraron efectos directos sustanciales de la radiación sobre la productividad.

Con los resultados anteriores no fue posible construir un modelo predictivo que involucrara las características de la radiación y todas las facetas del comportamiento de la planta de lechuga hasta llegar al rendimiento. Sin embargo, el modelo predictivo de la actividad de asimilación de CO₂ considerando la cantidad de radiación y el balance espectral presentó un buen desempeño.

En el segundo experimento realizado se utilizaron plantas de espinaca y se determinaron los contenidos de nutrientes minerales en los tejidos además de medir una serie de variables bioquímicas que caracterizan el ambiente interno de la planta. Se encontraron correlaciones lineales altas entre la densidad de flujo de la radiación, las variables de asimilación de CO₂, las variables bioquímicas y la biomasa de las plantas.

Los mejores predictores de la productividad de las plantas de espinaca fueron la densidad de flujo de la radiación activa para la fotosíntesis, la asimilación de CO₂, el punto de compensación para la asimilación de CO₂, el índice refractométrico y el potencial redox de los extractos de los peciolo. En el caso del índice refractométrico y el potencial redox su utilidad radica en la sencillez de las determinaciones además de que muestran alta correlación con las lecturas de asimilación de CO₂. Las concentraciones de minerales determinados en base seca en los tejidos mostraron menor capacidad predictiva.

VII. LITERATURA CITADA

- Acock, B. and D. Pasternak. 1986. Effects of CO₂ Concentration on Composition, Anatomy, and Morphology of Plants. In: H.Z. Enoch and B.A. Kimball (Eds.). Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Crops. Volume II. Physiology, Yield, and Economics. CRC Press, Inc. pp. 41-52.
- Adamska, I., I. Ohad, K. Kloppstech. 1992. Synthesis of the Early Light-Inducible Protein is Controlled by Blue Light and Related to Light Stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:2610-2613.
- Ahmad, M. and A.R. Cashmore. 1993. HY4 Gene of *A. thaliana* Encodes a Protein with Characteristics of a Blue-Light Photoreceptor. *Nature* 366:162-166.
- Allard, G., C.J. Nelson and S.G. Pallardy. 1991. Shade Effects on Growth of Tall Fescue: I. Leaf Anatomy and Dry Matter Partitioning. *Crop Sci.* 31:163-167.
- Allen, J.F. and N.G. Holmes. 1986. Electron Transport and Redox Titration. In: M.F. Hipkins and N.R. Baker (Eds.). Photosynthesis Energy Transduction a Practical Approach. IRL Press Limited, Oxford. pp. 103-141.
- Allen, J.F., K. Alexciev and G. H kansson. 1995. Regulation by Redox Signalling. *Current Biology* 5:869-872.
- Anderson, J.M. 1986. Photoregulation of the Composition, Function, and Structure of Thylakoid Membranes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 37:93-136.
- Anderson, J.M., W.S. Chow and Y.I. Park. 1995. The Grand Design of Photosynthesis: Acclimation of the Photosynthetic Apparatus to Environmental Cues. *Photosynth. Res.* 46:129-139.
- Arias, G., F. Orona, V. Ruiz, G.E. Terán, A. Benavides and F. Hernández. 1995. Use of Nacreous Plastics to Increase Spinach Productivity. *Plasticulture* 107:50-56.
- Ballaré, C.L., A.L. Scopel and R.A. Sánchez. 1990. Far-Red Radiation Reflected from Adjacent Leaves: An Early Signal of Competition in Plant Canopies. *Science* 247:329-332.
- Baraldi, R., G. Cristoferi, O. Facini and B. Lercari. 1992. The Effect of Light Quality in *Prunus cerasus*: I. Photoreceptors Involved in Internode Elongation and Leaf Expansion in Juvenile Plants. *Photochem. Photobiol.* 56:541-544.
- Barceló, J. 1979. Fotomorfogénesis. En: C.V. Córdoba (Coordinador). *Biología Celular y Molecular*. H. Blume Ediciones, Madrid. p. 397-444.
- Barnes, C. and B. Bugbee. 1991. Morphological Responses of Wheat to Changes in Phytochrome Photoequilibrium. *Plant Physiol.* 97:359-365.

- Basoccu, L. and S. Nicola. 1991. Light Conditions, Timing Fertilization and Water Availability Influence on Nursery Development of Lettuce Seedlings and their Effect on Field Productivity. *Acta Horticulturae*. 287:399-404.
- Behr, U. and H.J. Wiebe. 1992. Relation Between Photosynthesis and Nitrate Content of Lettuce Cultivars. *Scientia Horticulturae* 49:175-179.
- Benavides, A. 1997. Reporte para Vivero Tanaquillo 1996. Monitoreo y Resultados Experimentales. Frexport, S.A. de C.V. Zamora, Michoacán.
- Berg, V.S. and S. Heuchelin. 1990. Leaf Orientation of Soybean Seedlings. I. Effect of Water Potential and Photosynthetic Photon Flux Density on Paraheliotropism. *Crop Sci.* 30:631-638.
- Bethke, P.C. and M.C. Drew. 1992. Stomatal and Nonstomatal Components to Inhibition of Photosynthesis in Leaves of *Capsicum annuum* During Progressive Exposure to NaCl Salinity. *Plant Physiol.* 99:219-226.
- Bhattacharya, N.C., P.K. Biswas, S. Bhattacharya, N. Sionit and B.R. Strain. 1985. Growth and Yield Response of Sweet Potato to Atmospheric CO₂ Enrichment. *Crop Sci.* 25:975-981.
- Boardman, N.K. 1977. Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.
- Bowler, C., G. Neuhaus, H. Yamagata and N.H. Chua. 1994. Cyclic GMP and Calcium Mediate Phytochrome Phototransduction. *Cell* 77:73-81.
- Bradburne, J.A., M.J. Kasperbauer and J.N. Mathis. 1989. Reflected Far-Red Light Effects on Chlorophyll and Light-harvesting Chlorophyll Protein (LCH-II) Contents under Field Conditions. *Plant Physiol.* 91:800-803.
- Britz, S.J. and P. Adamse. 1994. UV-B Induced Increase in Specific Leaf Weight of Cucumber as a Consequence of Increased Starch Content. *Photochem. Photobiol.* 60:116-119.
- Britz, S.J. and J.C. Sager. 1990. Photomorphogenesis and Photoassimilation in Soybean and Sorghum Under Broad Spectrum or Blue-Deficient Light Sources. *Plant Physiol.* 94:448-454.
- Brooks, A. 1986. Effects of Phosphorus Nutrition on Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase Activation, Photosynthetic Quantum Yield and Amounts of Some Calvin-cycle Metabolites in Spinach Leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:221-237.
- Brooks, A. and G.D. Farquhar. 1985. Effect of Temperature on the CO₂/O₂ Specificity of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase and the Rate of Respiration in the Light. *Planta* 165:397-402.
- Buck, M.F. and D. Vince-Prue. 1985. Photomodulation of Stem Extension in Light-Grown Plants: Evidence for Two Reactions. *Plant Cell Physiol.* 26:1251-1261.

- Bugbee, B. and F.B. Salisbury. 1988. Exploring the Limits of Crop Productivity: Photosynthetic Efficiency of Wheat in High Irradiance Environments. *Plant Physiol.* 88:869-878.
- Cao, W.X. and T.W. Tibbitts. 1991. Potassium Concentration Effect on Growth, Gas Exchange and Mineral Accumulation in Potatoes. *J. Plant Nutr.* 14:525-537.
- Chanter, D.O. 1981. The Use and Misuse of Linear Regression Methods in Crop Modelling. In: D.A. Rose and D.A. Charles-Edwards (Eds.). *Mathematics and Plant Physiology*. Academic Press, Inc. New York.
- Chamovitz, D.A. and X.W. Deng. 1996. Light Signaling in Plants. *Critical Rev. Plant Sci.* 15:455-478.
- Chiu, T.F. and C. Bould. 1976. Effects of Calcium and Potassium on ⁴⁵Ca Mobility, Growth and Nutritional Disorders of Strawberry Plants (*Fragaria* spp.). *J. Hortic. Sci.* 51:525-531.
- Cornish, P.S. 1992. Use of High Electrical Conductivity of Nutrient Solution to Improve the Quality of Salad Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) Grown in Hydroponic Culture. *Aust. J. Exp. Agric.* 32:513-520.
- Corré, N.C. 1983. Growth and Morphogenesis in Sun and Shade Plants. I. The Influence of Light Intensity. *Acta Bot. Neerl.* 32:49-62.
- Cosgrove, D.J. 1981. Rapid Suppression of Growth by Blue Light. Occurrence, Time Course, and General Characteristics. *Plant Physiol.* 67:584-590.
- Dale, J.E. 1988. The Control of Leaf Expansion. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:267-295.
- Danon, A. and S.P. Mayfield. 1994. Light-regulated Translation of Chloroplast Messenger RNAs through Redox Potential. *Science* 266:1717-1719.
- Daubenmire, R.F. 1974. *Plants and Environment. A Textbook of Autoecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Decoteau, D.R., M.J. Kasperbauer and P.G. Hunt. 1989. Mulch Surface Color Affects Yield of Fresh-market Tomatoes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114:216-219.
- Dedonder, A., R. Rethy, H. Fredericq, M. van Montagu, E. Krebbers. 1993. *Arabidopsis rbcS* Genes are Differentially Regulated by Light. *Plant Physiol.* 101:801-808.
- Delhon, P., A. Gojon, T. Tillard and I. Passama. 1995. Diurnal Regulation of NO₃⁻ Uptake in Soybean Plants. I. Changes in NO₃⁻ Influx, Efflux, and N Utilization in the Plant During the Day-Night Cycle. *J. Exp. Bot.* 46:1595-1602.

- Demmig, B., K. Winter, A. Krüger and F.C. Czygan. 1988. Zeaxanthin and the Heat Dissipation of Excess Light Energy in *Nerium oleander* Exposed to a Combination of High Light and Water Stress. *Plant Physiol.* 87:17-24.
- Demmig-Adams, B. and W.W. Adams III. 1996. The Role of Xanthophyll Cycle Carotenoids in the Protection of Photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1:21-26.
- Donahue, R. and V.S. Berg. 1990. Leaf Orientation of Soybean Seedlings: II. Receptor Sites and Light Stimuli. *Crop Sci.* 30:638-643.
- Drozdova, I.S., N.P. Voskresenskaya and I. Filippovich. 1986. Effect of Light Quality on the Polyribosomes of the Developing Chloroplast Matrix of Peas. *Fiziologiya Rasteni* 33:843-849.
- Drozdova, I.S., V.V. Bondar and N.P. Voskresenskaya. 1987. Joint Effect of Light-Regulated Reactions by Red and Blue Light on Photosynthesis and Morphogenesis in Radish Plants. *Fiziologiya Rasteni* 34:786-794.
- Evans, J.R. 1987. The Relationship between Electron Transport Components and Photosynthetic Capacity in Pea Leaves Grown at Different Irradiances. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:9-19.
- Evans, J.R. and I. Terashima. 1987. Effects of Nitrogen Nutrition on Electron Transport Components and Photosynthesis in Spinach. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:59-68.
- Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317-345.
- Fichtner, K., W.P. Quick, E.D. Schulze, H.A. Mooney, S.R. Rodermel, L. Bogorad and M. Stitt. 1993. Decreased Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxygenase in Transgenic Tobacco Transformed with "Antisense" Rbcs. V. Relationship between Photosynthetic Rate, Storage Strategy, Biomass Allocation and Vegetative Plant Growth at Three Different Nitrogen Supplies. *Planta* 190:1-9.
- Fick, K.R., S.M. Miller, J.D. Funk, L.R. McDowell and R.H. Houser. 1976. *Methods of Mineral Analysis for Plant and Animal Tissues.* University of Florida, Gainesville, FL. USA.
- Fischer, R.A. 1968. Stomatal Opening in Isolated Epidermal Strips of *Vicia faba*. I. Response to Light and CO₂-free Air. *Plant Physiol.* 43:1947-1952.
- Fitter, A.H. and R.K.M. Hay. 1981. *Environmental Physiology of Plants.* Academic Press Inc. (London) Ltd. London.
- Fox, J. (1980). Effect Analysis in Structural Equation Models. *Soc. Metho. Res.* 9:3-28.
- Franco, A.C., E. Ball and U. Luttge. 1991. The Influence of Nitrogen, Light and Water on CO₂ Exchange and Organic Acid Accumulation in the Tropical C3-CAM Tree, *Clusia minor*. *J. Exp. Bot.* 42:597-603.

Frankland, B. 1986. Perception of Light Quantity. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff // Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 219-235.

Gaina, R. and E. Silli. 1973. The Effect of Cu and B on some Physiological Processes in Maize Plants. *Studii si Cercetari de Biologie, Botanica* 25:151-158.

Galston, A.W., P.J. Davies, R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

Gates, D.M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag New York, Inc. New York.

Giacomelli, G.A. and W.J. Roberts. 1993. Greenhouse Covering Systems. *Hort Technology* 3:50-58.

Gifford, R.M. and L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, Carbon Partitioning, and Yield. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32:485-512.

Gilmartin, P.M., L. Sarokin, J. Memelink and N.H. Chua. 1985. Molecular Light Switches for Plant Genes. *Plant Cell* 2:369-378.

Gray, G.R., S.R. Boese and N.P.A. Huner. 1994. A Comparison of Low Temperature Growth vs. Low Temperature Shifts to Induce Resistance to Photoinhibition in Spinach (*Spinacia oleracea*). *Physiol Plant.* 90:560-566.

Grierson, D. y S.N. Covey. 1991. *Biologia Molecular de las Plantas*. Editorial Acribia, S.A. Zaragoza, España.

Hair, J.F., R.E. Anderson, R.L. Tatham, W.C. Black. 1987. *Multivariate Data Analysis*. Macmillan Publishing Company, New York.

Haupt, W. 1986. Photomovement. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. pp. 415-441.

Heath, O.V.S. 1941. Experimental Studies of the Relation Between Carbon Assimilation and Stomatal Movement. II. Part I. *Ann. Bot. Lond. N.S.* 5:455-500.

Hendricks, S.B. and H.A. Borthwick. 1965. The Physiological Functions of Phytochrome. In: T.W. Goodwin (Ed.). *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press, Inc. London Ltd. London, U.K. p.405-436.

Hesketh, J.D. and D.N. Moss. 1963. Variation in the Response of Photosynthesis to Light. *Crop Sci.* 3:107-110.

Ho, L.C. 1976. The Relationship Between the Rates of Carbon Transport and of Photosynthesis in Tomato Leaves. *J. Exp. Bot.* 27:89-97.

- Hoerl, A.E. and R.W. Kennard. 1970. Ridge Regression: Applications to Nonorthogonal Problems. *Technometrics* 12:69-82.
- Holmes, M.G. and H. Smith. 1975. The Function of Phytochrome in Plants Growing in the Natural Environment. *Nature* 254:512-514.
- Hollander y Wolfe. 1973. *Nonparametric Statistical Methods*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Hughes, A.P. 1959. Effects of the Environment on Leaf Development in *Impatiens parviflora* DC. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 56:161-165.
- Hunt, P.G., M.J. Kasperbauer, T.A. Matheny. 1989. Soybean Seedling Growth Responses to Light Reflected from Different Colored Soil Surfaces. *Crop Sci.* 29:130-133.
- Hunt, R. 1990. *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman Ltd., London, U.K.
- Ito, T. 1989. More Intensive Production of Lettuce under Artificially Controlled Conditions. *Acta Horticulturae*. 260:381-389.
- Jang, J.C. and J. Sheen. 1994. Sugar Sensing in Higher Plants. *Plant Cell* 6:1665-1679.
- Jinks, J.L. and H.S. Pooni. 1988. The Genetic Basis of Environmental Sensitivity. In: B.S. Weir, E.J. Eisen, M.M. Goodman and G. Namkoong (Eds.). *Proceedings of the Second International Conference in Quantitative Genetics*. Sinauer Associates, Inc. p. 505-522.
- Kamiya, A. 1994. Effects of Far-Red Light on K⁺ Fluxes in a Colorless Mutant of *Chlorella*. *Plant and Cell Physiology* 35:131-134.
- Kasperbauer, M.J. 1987. Far-Red reflection from Green Leaves and Effects on Phytochrome-Mediated Assimilate Partitioning under Field Conditions. *Plant Physiol.* 85:350-354.
- Kasperbauer, M.J. 1988. Phytochrome Involvement in Regulation of the Photosynthetic Apparatus and Plant Adaptation. *Plant Physiol. Biochem.* 26:519-524.
- Kasperbauer, M.J. 1992. Phytochrome Regulation of Morphogenesis in Green Plants: From the Beltsville Spectrograph to Colored Mulch in the Field. *Photochem. Photobiol.* 56:823-832.
- Kasperbauer, M.J. and P.G. Hunt. 1990. Phytochrome Regulation of Morphogenesis in Cotton Under Field Conditions. *Agron. Abst.* 124-125.
- Kasperbauer, M.J. and P.G. Hunt. 1992. Cotton Seedling Morphogenic Responses to FR/R Ratio Reflected from Different Colored Soils and Soil Covers. *Photochem. Photobiol.* 56:579-584.
- Kasperbauer, M.J. and D.L. Karlen. 1986. Light-Mediated Bioregulation of Tillering and Photosynthate Partitioning in Wheat. *Physiol. Plant.* 66:159-163.
- Kaufman, L.S. 1993. Transduction of Blue-Light Signals. *Plant Physiol.* 102:333-337.

- Kaul, K. and M.J. Kasperbauer. 1988. Row Orientation Effects on FR/R Light Ratio, Growth and Development on Field-Grown Bush Bean. *Physiol. Plant.* 74:415-417.
- Kephart, K.D., D.R. Buxton, S.E. Taylor. 1992. Growth of C3 and C4 Perennial Grasses Under Reduced Irradiance. *Crop Sci.* 32:1033-1038.
- Kowallik, W. 1982. Blue Light Effects on Respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:51-72.
- Kronenberg, G.H.M. and R.E. Kendrick. 1986. The Physiology of Action. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 99-114.
- Kuhlemeier, C., P.J. Green and N.H. Chua. 1987. Regulation of Gene Expression in Higher Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38:221-257.
- Laskowski, M.J. and W.R. Briggs. 1989. Regulation of Pea Epicotyl Elongation by Blue Light. Fluence-Response Relationships and Growth Distribution. *Plant Physiol.* 89:293-298.
- Le Bot, J. and E.A. Kirkby. 1992. Diurnal Uptake of Nitrate and Potassium During the Vegetative Growth of Tomato Plants. *J. Plant Nutr.* 15:247-264.
- Li, C.C. 1986. *Path Analysis*. The Boxwood Press. Pacific Grove, Ca. USA.
- Lidon, F.C. and F.S. Henriques. 1991. Limiting Step on Photosynthesis of Rice Plants Treated with Varying Copper Levels. *J. Plant Physiol.* 138:115-118.
- Lin, C.T., M. Ahmad, D. Gordon and A.R. Cashmore. 1995. Expression of an *Arabidopsis* Cryptochrome Gene in Transgenic Tobacco Results in Hypersensitivity to Blue, UV-A, and Green Light. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:8423-8427.
- Liscum, E. and R.P. Hangarter. 1991. *Arabidopsis* Mutants Lacking Blue Light-Dependent Inhibition of Hypocotyl Elongation. *Plant Cell* 7:685-694.
- Luttge, U. and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. Springer-Verlag New-York, Inc.
- Marmé, D. 1979. Red Light-Induced Association of Phytochrome with Particulate Subcellular Material. In: E. Reid (Ed.). *Plant Organelles*. Ellis Horwood Limited, Chichester. p. 159-164.
- Maroto, J.V. 1983. *Horticultura Herbácea Especial*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España.
- Matheny, T.A., P.G. Hunt and M.J. Kasperbauer. 1992. Potato Tuber Production in Response to Reflected Light from Different Colored Mulches. *Crop Sci.* 32:1021-1024.
- McMahon, M.J., J.W. Kelley, D.R. Decoteau, R.E. Young and R.K. Pollock. 1991. Growth of *Dendranthema x grandiflorum* (Ramat.) Kitamura under Various Spectral Filters. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116:950-954.

- Mitchell, C.A., T. Leakakos and T.L. Ford. 1991. Modification of Yield and Chlorophyll Content in Leaf Lettuce by HPS Radiation and Nitrogen Treatments. Hort. Sci. 26:1371-1374.
- Mohr, H. and W. Shropshire. 1983. An Introduction to the Photomorphogenesis for the General Reader. In: W. Shropshire and H. Mohr (Eds.). Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology Volume 16 A. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg. p. 24-38.
- Monteith, J.L. 1976. Spectral Distribution of Light in Leaves and Foliage. In: H. Smith (Ed.). Light and Plant Development. Butterwoth & Co. (Publishers) Ltd. London, U.K. p. 447-461.
- Monteith, J.L. 1977. Climate and Efficiency of Crop Production in Britain. Phil. Trans. R. Soc. London. Series B. 281:277-294.
- Morales, F., A. Abadía, R. Belkhdja and J. Abadía. 1994. Iron Deficiency-Induced Changes in Photosynthetic Pigment Composition of Field-Grown Pear (*Pyrus communis* L.) Leaves. Plant Cell Environ. 17:1153-1160.
- Morowitz, H.J. 1968. Energy Flow in Biology: Biological Organization as a Problem in Thermal Physics. Academic Press, Inc. N.Y.
- Nii, N. 1997. Changes of Starch and Sorbitol in Leaves Before and After Removal of Fruits from Peach Trees. Ann. Bot. 79:139-144.
- Ogren, W.L. 1978. Increasing Carbon Fixation by Crop Plants. In: Proc. 4th Int. Congr. Photosynthesis. D.O. Hall, I. Coombs and T.W. Goodwin (Eds.). The Biochemical Society, London.
- Palacios, M. 1995. Telas Plásticas en la Agricultura. Memorias del Simposium Internacional de Tecnologías Agrícolas con Plásticos. León, Gto. México. pp. 71-77.
- Patil, B.C., Y.C. Panchal and K.V. Janardhan. 1987. Photosynthesis and Associated Leaf Characters of Bidi Tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) As Influenced by Levels of Potash. J. Potassium Res. 3:122-128.
- Pearcy, R.W. 1991. Radiation and Light Measurements. In: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney and P.W. Rundel (Eds.). Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation. Chapman and Hall, London. pp. 97-116.
- Pedhazur, E.J. 1982. Multiple Regression in Behavioral Research. Holt, Rinehart and Winston, Inc., Fort Worth, Texas.
- Pendleton, J.W., D.B. Egli and D.B. Peters. 1967. Response of *Zea mays* L. to a "Light Rich" Field Environment. Agron. J. 59:395-397.
- Penning de Vries, F.W.T., A.H.M. Brunsting and A.H. van Laar. 1974. Products Requirements and Efficiency of Biosynthesis, a Quantitative Approach. J. Theoretical Biol. 45:339-377.

- Poffenroth, M., D.B. Green and G. Tallman. 1992. Sugar Concentrations in Guard Cells of *Vicia faba* Illuminated with Red or Blue Light. Analysis of High Performance Liquid Chromatography. *Plant Physiol.* 98:1460-1471.
- Quail, P.H. 1991. Phytochrome: A Light-Activated Molecular Switch that Regulates Plant Gene Expression. *Annu. Rev. Genet.* 25:389-409.
- Quero, E., G.E. Terán, A. Benavides, I. Quero, F. Hernández, J.H. Burgueño. 1992. Efecto de Películas con Aditivos Fotocromáticos sobre la Asimilación de CO₂ en Plantas de Fresa. Programa de Nuevas Tecnologías para la Agricultura. Centro de Investigación en Química Aplicada, Saltillo, México.
- Radoglou, K.M., P. Aphalo, P.G. Jarvis. 1992. Response of Photosynthesis, Stomatal Conductance and Water Use Efficiency to Elevated CO₂ and Nutrient Supply in Acclimated Seedlings of *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Bot.* 70:257-264.
- Rajapakse, N.C. and J. W. Kelly. 1992. Regulation of Chrysanthemum Growth by Spectral Filters. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117:481-485.
- Raviv, M. and Y. Allingham. 1983. Characteristics of Modified Polyethylene Films. *Plasticulture* 59:3-12.
- Reyes, M.H. y A. Benavides. 1993. El Análisis de Senderos en la Investigación Agronómica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, México.
- Reymond, P., T.W. Short, W.R. Briggs and K.L. Poff. 1992. Light-Induced Phosphorylation of a Membrane Protein Plays an Early Role in Signal Transduction for Phototropism in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:4718-4721.
- Rozek, S. and R. Wojciechowska. 1990. Effect of Light and Growth Regulators on the Circadian Rhythmicity of Nitrate Reductase and Nitrite Reductase Activities in Greenhouse Lettuce Leaves. *Folia Horticulturae* 2:53-64.
- Ryle, G.J.A., C.E. Powell and V. Tewson. 1992. Effect of Elevated CO₂ on the Photosynthesis, Respiration and Growth of Perennial Ryegrass. *J. Exp. Botany* 43:811-818.
- Salinas, J.C. and S. Pearson. 1994. Low Tunnels Combined with Mulch: Effects of Different PE Films on the Micro-environment and Yield of Tomatoes. *Plasticulture* 104:13-21.
- Salisbury, F.B. and C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing, Inc. USA.
- Sanchez, C.A., R.J. Allen and B. Schaffer. 1989. Growth and Yield of Crisphead Lettuce under Various Shade Conditions. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114:884-890.
- Sánchez-Fernández, R., M. Fricker, L.B. Corben, N.S. White, N. Sheard, C.J. Leaver, M. Van Montagu, D. Inzé and M.J. May. 1997. Cell Proliferation and Hair Tip Growth in the *Arabidopsis*

- Root are Under Mechanistically Different Forms of Redox Control. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:2745-2750.
- Sasaki, T., Y. Honda, M. Umekawa and M. Nemoto. 1985. Control of Certain Diseases of Greenhouse Vegetables with Ultraviolet-Absorbing Vinyl Films. *Plant Dis.* 69:530-533.
- Schmid, R. 1991. Relationship Between Light Quality Dependence and Irradiance Adaptation of Photosynthesis in *Acetabularia mediterranea*. *Photochem. Photobiol.* 53:347-352.
- Serger, H. and W. Schmidt. 1986. Diversity of Photoreceptors. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 137-158.
- Servaites, J.C., D.R. Geiger, M.A. Tucci and B.R. Fondy. 1989. Leaf Carbon Metabolism and Metabolite Levels During a Period of Sinusoidal Light. *Plant Physiol.* 89:403-408.
- Shibles, R. 1976. Committee Report: Terminology Pertaining to Photosynthesis. *Crop Sci.* 16:437-439.
- Shumilova, A.A. and I.M. Magomedov. 1989. Change in Photosynthetic Metabolism of Sugarbeet with Increased Concentration of Sodium Chloride in Nutrient Solution. *Fiziologiya i Biokhimiya Kul'turnykh Rastenii* 21:13-17.
- Siddiqi, M.Y. and A.D.M. Glass. 1986. A Model for the Regulation of K⁺ Influx, and Tissue Potassium Concentrations by Negative Feedback Effects Upon Plasmalemma Influx. *Plant Physiol.* 81:1-7.
- Skinner, P.W. and M.A. Matthews. 1990. A Novel Interaction of Magnesium Translocation with the Supply of Phosphorus to Roots of Grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Cell Environ.* 13:821-826.
- Smith, H. 1982. Light Quality, Photoreception and Plant Strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:481-518.
- Smith, H. 1986. The Perception of Light Quality. In: R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg (Eds.). *Photomorphogenesis in Plants*. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 187-217.
- Steel y Torrie. 1985. *Bioestadística. Principios y Procedimientos*. Libros McGraw-Hill de México, S.A. de C.V. México, D.F.
- Stephan, M. 1979. La Fertilisation de la Latue de Serre. Journées d'études INVUFLEC, Paris, p. 87.
- Stewart, G.W. 1987. Collinearity and Least Squares Regression. *Statist. Science* 2:68-100.
- Tanada, T. 1968. A Rapid Photo-reversible Response of Barley Root Tips in the Presence of 3-Indole Acetic Acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 59:376-380.

- Terán, G.E., I. Quero, F. Hernández, A. Benavides, E. Quero, J. Romero. 1993. Monitoreo Remoto del Medio Ambiente: Un Ejemplo en el Cultivo de Hortalizas. *Comunicaciones en Estadística y Medio Ambiente* 1:41-47.
- Terzaghi, W.B. and A.R. Cashmore. 1995. Light-Regulated Transcription. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46:445-474.
- Thompson, W.F. and M.J. White. 1991. Physiological and Molecular Studies of Light-Regulated Nuclear Genes in Higher Plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:423-466.
- Tobin, E.M. and J. Silverthorne. 1985. Light Regulation of Gene Expression in Higher Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36:569-593.
- Toneatti, P. 1989. "Anti-fog" Films, Facts and Fiction. *Plasticulture* 84:6-12.
- Uzunova, A. 1990. Effect of Toxic Concentrations of Copper on the Photosynthetic Apparatus of Seedlings of *Pinus nigricans*. *Fiziologiya-na-Rastenyata* 16:3-11.
- Valenzuela, H.R., B. Schaffer and S.K. O'Hair. 1990. Shade and Nitrogen Influence Gas Exchange and Growth of Cocoyam (*Xanthosoma sagittifolium*). *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 115:1014-1018.
- Van Quy, L., T. Lamaze and M.L. Champigny. 1991. Short-term Effects of Nitrate on Sucrose Synthesis in Wheat Leaves. *Planta* 185:53-57.
- Van Volkenburgh, E., R.E. Cleland and M. Watanabe. 1990. Light Stimulated Cell Expansion in Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Leaves. II. Quantity and Quality of Light Required. *Planta* 182:77-80.
- Vince-Prue, D. and A.E. Canham. 1983. Horticultural Significance of Photomorphogenesis. In: W. Shropshire and J. Mohr (Eds.). *Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Volume 16B.* Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp. 518-544.
- Voskresenskaya, N.P. 1979. Effect of Light Quality on Carbon Metabolism. In: M. Gibbs and E. Latzko (Eds.). *Photosynthesis II. Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes.* Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. p. 174-180.
- Voskresenskaya, N.P. 1987. Light-Controlled Reactions and the Activity of the Photosynthetic Apparatus. *Fiziologiya Rastanii* 34:669-684.
- Wareing, P.F. and I.D.J. Phillips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants.* Pergamon Press Ltd., Oxford, U.K.
- Warpeha, K.M.F. and L.S. Kaufman. 1990. Two Distinct Blue-Light Responses Regulate the Levels of Transcripts of Specific Nuclear Coded Genes in Pea. *Planta* 182:553-558.
- Wassink, E.C. and J.A.J. Stolwijk. 1956. Effects of Light Quality on Plant Growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:373-400.

- Wei, N., D.A. Chamovitz and X.W. Deng. 1994a. *Arabidopsis* COP9 is a Component of a Novel Signaling Complex Mediating Light Control of Development. *Cell* 78:117-124.
- Wei, N., S.F. Kwok, A.G. von Arnim, A. Lee, T.W. McNellis, B. Piekos and X.W. Deng. 1994b. *Arabidopsis* Cop8, Cop10, and Cop11 Genes are Involved in Repression of Photomorphogenic Development in Darkness. *Plant Cell* 6:629-643.
- Weiss, D. 1995. El Uso del Plástico para Invernaderos como Filtro para el Desarrollo de la Planta. Memorias del Simposium Internacional de Tecnologías Agrícolas con Plásticos. León, Gto. México. pp. 101-104.
- Wellmann, E. 1983. UV Radiation in Photomorphogenesis. In: W. Shropshire and H. Mohr (Eds.). *Photomorphogenesis. Encyclopedia of Plant Physiology Volume 16 B*. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, Germany. p. 745-760.
- Wells, R., L.L. Schulze, D.A. Ashley, H.R. Boerma and R.H. Brown. 1982. Cultivar Differences in Canopy Apparent Photosynthesis and their Relationship to Seed Yield in Soybeans. *Crop Sci.* 22:886-890.
- Wheeler, R.M., C. L. Mackowiak, J.C. Sager, N.C. Yorio, W.M. Knott, W.L. Berry. 1994. Growth and Gas Exchange by Lettuce Stands in a Closed, Controlled Environment. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 119:610-615.
- Wright, G.C., R.C. Nageswara-Rao and G.D. Farquhar. 1994. Water-use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination in Peanut under Water Deficit Conditions. *Crop Sci.* 34:92-97.
- Yoshida, S. 1972. Physiological Aspects of Grain Yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:437-464.
- Zeiger, E. 1983. The Biology of Stomatal Guard Cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34:441-475.
- Zeiger, E., C. Grivet, S.M. Assmann, G.F. Deitzer and M.W. Hannegan. 1985. Stomatal Limitation to Carbon Gain in *Paphiopedilum* sp. (Orchidaceae) and its Reversal by Blue Light. *Plant Physiol.* 77:456-460.

