



UNIVERSIDAD DE CHILE  
Doctorado en Nutrición y Alimentos  
Programa Interfacultades

**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**Doctorado en Nutrición y Alimentos**

**EFFECTO DE LA APLICACIÓN DE ESPECTROS DE LUZ SOBRE LAS  
CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS, EL COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO  
Y LA CALIDAD FUNCIONAL DE HOJAS DE LECHUGA PRODUCIDAS  
HIDROPÓNICAMENTE**

**Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Grado de  
Doctor en Nutrición y Alimentos**

**Programa Interfacultades**

**Facultad de Ciencias Agronómicas, Facultad de Ciencias Químicas y  
Farmacéuticas, Facultad de Medicina, Facultad de Ciencias Veterinarias y  
Pecuarias e Instituto de Nutrición y Tecnología de Alimentos**

**Por: Cristian Andrés Hernández Adasme**

**Diciembre, 2023**

**Director de Tesis: Víctor Hugo Escalona Contreras**

**Co-director de Tesis: Herman Silva Ascencio**

**Santiago, 2023**



UNIVERSIDAD DE CHILE  
Doctorado en Nutrición y Alimentos  
Programa Interfacultades

**EFFECTO DE LA APLICACIÓN DE ESPECTROS DE LUZ SOBRE LAS CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS, EL COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO Y LA CALIDAD FUNCIONAL DE HOJAS DE LECHUGA PRODUCIDAS HIDROPÓNICAMENTE**

Por

**CRISTIAN ANDRÉS HERNÁNDEZ ADASME**

**Tesis presentada y aprobada como parte de los requisitos para optar al Grado Académico de Doctor en Nutrición y Alimentos**

**COMITÉ DE TESIS**

**DIRECTOR DE TESIS**

**Dr. Víctor Escalona Contreras**

---

**Aprobado**

**CO-DIRECTOR DE TESIS**

**Dr. Herman Silva Ascencio**

---

**Aprobado**

**COMISIÓN INFORMANTE DE TESIS**

**Dra. Carolina Valenzuela Venegas**

---

**Aprobado**

**Dr. Juan Álvaro Martínez-Carrasco**

---

**Aprobado**

**Dr. Claudio Pastenes Villareal**

---

**Aprobado**

**Dr. Ricardo Pertuzé Concha**

---

**Aprobado**



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**Doctorado en Nutrición y Alimentos**  
**Programa Interfacultades**

**A mi madre, Olga, y mis hijos Maite, Florencia y Nicolás.**



## AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Sergio y Olga, por darme el apoyo y las herramientas necesarias para llegar a donde estoy. Gracias por siempre estar.

A mi tía Ana, por acompañarme siempre, por nunca bajar los brazos y creer en mí. Eres la mejor.

A mi tía Flor, por su apoyo, sus retos, su paciencia y aliento.

A mis hermanas, Macarena y Karina, mis tíos, Luis y Paulina por acompañarme en este viaje.

A mi compañera de vida, Francisca, por el apoyo, empuje y las ganas de estar. Eres lo máximo.

A mi profesor guía, Víctor Hugo Escalona, por sus consejos, apoyo incondicional y la confianza entregada para ser parte de lo que es hoy nuestro laboratorio.

A mi profesor co-guía, Herman Silva, por sus consejos, retos y apoyo.

A Rocío Bascuñán, María Angélica Ormeño, Paula Pimentel, Javier Saavedra, Carolina Salazar, Carolina Salinas, Alejandro Abarca, Guillermo Toro y Alan Zamorano por el apoyo entregado para llevar a cabo esta tesis doctoral.



## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
HIPÓTESIS.....	8
OBJETIVO GENERAL.....	8
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	11
CAPÍTULO 1. Germinación y crecimiento de plántulas de lechuga verde y roja en condiciones controladas bajo diferentes espectros de luz LED y su efecto posterior en las plantas jóvenes de lechuga.....	11
CAPÍTULO 2. Efecto del enriquecimiento de la luz ambiente en distintos periodos de cultivo sobre la calidad y la actividad antioxidante de plantas de lechuga cv. Lavinia.....	35
CAPÍTULO 3. Evaluación del comportamiento fisiológico, crecimiento y propiedades antioxidantes de la lechuga en dos estados fenológicos bajo el enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED.....	51
CONCLUSIONES GENERALES.....	102
BIBLIOGRAFÍA.....	104



## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Composición de la solución nutritiva usada en el cultivo hidropónico de lechuga.....	28
<b>CAPÍTULO 1: Germinación y crecimiento de plántulas de lechuga verde y roja en condiciones controladas bajo diferentes espectros de luz LED y su efecto posterior en las plantas jóvenes de lechuga.</b>	
Cuadro 1.1. Valores de germinación (%) (PG), coeficiente de la velocidad de germinación (CVG) y velocidad de germinación (VG) de las semillas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) bajo diferentes tratamientos de luz.....	38
Cuadro 1.2. Peso fresco, peso seco, porcentaje de peso seco, longitud de la hoja y número de hojas de plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz.....	40
Cuadro 1.3. Concentración de clorofila a, clorofila b, carotenoides y relación clorofila a/b en plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz.....	42
Cuadro 1.4. Peso fresco, peso seco, porcentaje de peso seco y número de hojas de las plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo solo luz ambiente en invernadero durante 14 días y cuyas plántulas crecieron bajo diferentes tratamientos de luz.....	45
Cuadro 1.5. Concentración de clorofila a, clorofila b, carotenoides y relación clorofila a/b de plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo solo luz ambiente en invernadero por 14 días y cuyas plántulas crecieron bajo diferentes tratamientos de luz.....	46
<b>CAPÍTULO 2. Efecto del enriquecimiento de la luz ambiente en distintos periodos de cultivo sobre la calidad y la actividad antioxidante de plantas de lechuga cv. Lavinia.</b>	
Cuadro 2.1. Temperatura, temperatura mínima, temperatura máxima y humedad relativa en el interior del invernadero durante el experimento realizado en cada periodo.....	58
Cuadro 2.2. Descripción de los tratamientos de suplementación de luz (A, Azul; Br, Blanco-r; BR, Blanco-R; R, Rojo B y Blanco como control) aplicados para el crecimiento de las plantas de lechuga 'Lavinia' durante 14 días en cada periodo de crecimiento.....	59
Cuadro 2.3. Resumen del análisis de la varianza para las cinco variables analizadas en el estudio.....	62
Cuadro 2.4. Peso fresco de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.....	62
Cuadro 2.5. Porcentaje de peso seco (PPS) de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.....	63
Cuadro 2.6. Concentración de fenoles totales de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.....	66
Cuadro 2.7. Capacidad antioxidante de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.....	66



### **CAPÍTULO 3. Evaluación del comportamiento fisiológico, crecimiento y propiedades antioxidantes de la lechuga en dos estados fenológicos bajo el enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED.**

Cuadro 3.1. Descripción de los tratamientos de luz en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas hidropónicamente en invernadero durante 14 días. Experimento 1.....	82
Cuadro 3.2. Descripción de los tratamientos de luz en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas hidropónicamente en invernadero durante 28 días. Experimento 2.....	82
Cuadro 3.3. Condiciones para realizar las RT-qPCR.....	85
Cuadro 3.4. Secuencia de los cebadores utilizados para la cuantificación relativa en tiempo real.....	85
Cuadro 3.5. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	87
Cuadro 3.6. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	87
Cuadro 3.7. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	89
Cuadro 3.8. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	89
Cuadro 3.9. Asimilación de CO <sub>2</sub> , conductancia estomática, transpiración y concentración interna de CO <sub>2</sub> de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	94
Cuadro 3.10. Asimilación de CO <sub>2</sub> , conductancia estomática, transpiración y concentración interna de CO <sub>2</sub> de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	95
Cuadro 3.11. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).....	96
Cuadro 3.12. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).....	97
Cuadro 3.13. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).....	99
Cuadro 3.14. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).....	100
Cuadro 3.15. Capacidad antioxidante y concentración de fenoles totales de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	102



Cuadro 3.16. Capacidad antioxidante y concentración de fenoles de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	102
Cuadro 3.17. Capacidad antioxidante y concentración de fenoles de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	103
Cuadro 3.18. Capacidad antioxidante y concentración de fenoles de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	103
Cuadro 3.19. Concentración de compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	105
Cuadro 3.20. Concentración de compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	105
Cuadro 3.21. Concentración de los compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	107
Cuadro 3.22. Concentración de los compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	107





## LISTA DE FIGURAS

### **CAPÍTULO 1: Germinación y crecimiento de plántulas de lechuga verde y roja en condiciones controladas bajo diferentes espectros de luz LED y su efecto posterior en las plantas jóvenes de lechuga.**

Figura 1.1. Caracterización de los espectros de luces LED utilizados en el experimento.....	32
Figura 1.2. Diagrama de los tratamientos de luz utilizados durante el crecimiento de las plántulas de lechuga y su posterior cultivo en el invernadero.....	35
Figura 1.3. Distribución de las plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (roja) cultivadas en invernadero bajo solo luz ambiente por 14 días post-trasplante, luego de que las plántulas fueron tratadas con diferentes espectros de luz en cámara de crecimiento más el control en luz ambiente.....	36
Figura 1.4. Concentración total de antocianinas de las plántulas de lechuga 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz.....	43
Figura 1.5. Morfología de plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) (A) y 'Carmolí' (rojo) (B) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz.....	43

### **CAPÍTULO 2. Efecto del enriquecimiento de la luz ambiente en distintos periodos de cultivo sobre la calidad y la actividad antioxidante de plantas de lechuga cv. Lavinia.**

Figura 2.1. Diagrama de la disposición de los diferentes tratamientos de suplementación con luz LED en condiciones de invernadero.....	57
Figura 2.2. Luz integral diaria (LID) para la luz ambiente en el invernadero en cada periodo (líneas) y LID para cada lámpara durante el experimento.....	58
Figura 2.3. Caracterización del espectro resultante de cada tratamiento de luz al enriquecer la luz ambiente del invernadero con cada lámpara LED.....	59
Figura 2.4. Número de hojas planta <sup>-1</sup> de la lechuga 'Lavinia' cultivada en diferentes periodos.....	64

### **CAPÍTULO 3. Evaluación del comportamiento fisiológico, crecimiento y propiedades antioxidantes de la lechuga en dos estados fenológicos bajo el enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED.**

Figura 3.1. Condiciones ambientales durante los 14 días de cultivo de la lechuga 'Levistro'.....	79
Figura 3.2. Condiciones ambientales durante los 28 días de cultivo de la lechuga 'Levistro'.....	79
Figura 3.3. Tratamientos de diferentes espectros de luz que enriquecieron a la luz ambiente del invernadero.....	81
Figura 3.4. Distribución de los tratamientos de enriquecimiento de luz en cada sistema de NFT utilizado en el experimento.....	81
Figura 3.5. Asimilación de CO <sub>2</sub> (A), conductancia estomática (B), transpiración (C) y concentración interna de CO <sub>2</sub> (D) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).....	91
Figura 3.6. Asimilación de CO <sub>2</sub> (A), conductancia estomática (B), transpiración (C) y concentración interna de CO <sub>2</sub> (D) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).....	92



Figura 3.7. Expresión relativa de los genes cumarato 3-hidroxilasa (*C3H*) y flavonol sintasa (*FLS*) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz durante el primer (A y B) y segundo (C y D) periodo de cultivo..... 109

Figura 3.8. Expresión relativa de los genes cumarato 3-hidroxilasa (*C3H*) y flavonol sintasa (*FLS*) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz durante el primer (A y B) y segundo (C y D) periodo de cultivo..... 111



## LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS O NOMENCLATURA

A	: Luz azul
AC	: Antioxidant capacity
ANT	: Antocianinas
A:V:R:RL	: Relación azul: verde: rojo: rojo lejano
B	: Luz blanca
AVR1	: Luz mixta 1
AVR2	: Luz mixta 2
Br	: Luz blanca-r
BR	: Luz blanca-R
BGR1	: Mixed light 1
BGR2	: Mixed light 2
CA	: Capacidad antioxidante
CTA	: Concentración total de antocianinas
CAR	: Carotenoides
CE	: Conductancia estomática
CFT	: Concentración de fenoles totales
<i>CHI</i>	: Gen <i>chalcona isomerasa</i>
CHL	: Clorofila
<i>CHS</i>	: Gen <i>chalcona sintasa</i>
Ci	: Concentración interna de CO <sub>2</sub>
<i>COMT</i>	: Gen <i>ácido cafeico metil-O-transferasa</i>
CM	: Cuadrado medio
CVG	: Coeficiente de velocidad de germinación
<i>C3H</i>	: Gen <i>cumarato-3-hidroxilasa</i>
<i>C4H</i>	: Gen <i>cinamato-4-hidroxilasa</i>
d	: Días
DDS	: Días después de siembra
Di	: Tiempo transcurrido desde la siembra
<i>DRF</i>	: Gen <i>dihidroflavonol reductasa</i>
DWP	: Dry weight percentage
E1	: Experimento 1
E2	: Experimento 2
EAG	: Equivalente ácido gálico
EE	: Error estándar
ET	: Equivalente a Trolox
<i>F3H</i>	: Gen <i>flavanona-3-hidroxilasa</i>
<i>F3'H</i>	: Gen <i>flavonoide-3-hidroxilasa</i>
FD	: Factor de dilución
<i>FLS</i>	: Gen <i>flavonol sintasa</i>
<i>FS-2</i>	: Gen <i>flavona sintasa-2</i>
Fv/Fm	: Eficiencia máxima del fotosistema II
FW	: Fresh weight
gl	: Grados de libertad
h	: Horas



HPS	:	<i>High Pressure Sodium lights</i>
L	:	Tratamiento luz
LED	:	<i>Light Emitting Diode</i>
LID	:	Luz integral diaria
MM	:	Masa molar
Ni	:	Número de semillas germinadas en el día i
NFT	:	<i>Nutrient film technique</i>
PAL	:	Gen <i>fenilalanina amonioliasa</i>
PF	:	Peso fresco
PG	:	Porcentaje de germinación
PhyA	:	Fitocromo A
phyB	:	Fitocromo B
PPS	:	Porcentaje de peso seco
PS	:	Peso seco
R	:	Luz roja
RFA	:	Radiación fotosintéticamente activa
R:A	:	Relación rojo:azul
RT-qPCR	:	Reacción en cada de la polimerasa en tiempo real
T	:	Transpiración
TPC	:	Total phenol concentration
VG	:	Velocidad de germinación
4CL	:	4-cumarato:CoA ligasa
18S	:	Gen <i>ARN ribosomal 18S</i>



## RESUMEN

La luz puede definirse a partir de tres variables principales: la intensidad, correspondiente a la cantidad de luz que incide sobre una superficie en un tiempo determinado y medida en micromoles por metro cuadrado por segundo ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); el espectro, que describe la composición de colores o longitudes de onda ( $\lambda$ ) de la fuente luminosa, expresado en nanómetros (nm); y el fotoperiodo, o número de horas de luz y oscuridad, frecuentemente expresado en horas. La luz es un factor vital para el crecimiento y desarrollo de los vegetales ya que impulsa el proceso fotosintético y la fotomorfogénesis. En la actualidad, la modificación del espectro de luz tiene un impacto sobre el crecimiento y desarrollo, así como también, en la calidad y concentración de compuestos bioactivos de las plantas producidas bajo sistemas forzados (invernadero e *indoor*). Sin embargo, el efecto de la variación del espectro de luz sobre las características de los vegetales depende de varios factores, tales como, la especie, cultivar, estado fenológico, periodo de cultivo en invernadero, etc. Esto trae como consecuencia que, los resultados de la literatura no puedan ser extrapolados y, por lo tanto, la investigación debe ser específica para cada especie, e incluso, para cada cultivar. En este escenario, este trabajo de tesis indaga, a través de distintos experimentos, la influencia de la modificación del espectro de luz sobre las características fisiológicas, agronómicas, actividad antioxidante y expresión diferencial de genes asociados a la formación de compuestos fenólicos en plantas de lechuga cultivadas en distintos periodos del año.

Contextualizando, el capítulo 1 abordó el efecto de la suplementación de diferentes espectros de luz LED sobre la germinación, las características agronómicas y la concentración de pigmentos en plántulas de lechuga verde 'Levistro' y lechuga roja 'Carmolí' cultivadas en cámara de crecimiento y el efecto subsecuente sobre las plantas jóvenes cultivadas en invernadero bajo luz ambiente. El experimento consistió en tres ensayos. En el primer ensayo se evaluó el efecto de distintos espectros de luz LED cuya relación Azul (A):Verde (V):Rojo (R):Rojo lejano (RL) (A:V:R:RL) y relación Rojo:Azul (R:A) fueron: 100:0:0:0 y 0:1 (luz azul (A)); 52:27:21:0 y 0,4:1 (luz mixta 1 (AVR1)); 29:53:17:1 y 0,6:1 (luz mixta 2 (AVR2)) y 0:0:100:0 y R:A = 1:0 (luz roja (R)) a baja radiación fotosintéticamente activa (RFA) ( $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h de luz) y oscuridad (control) sobre la germinación de los cultivares de lechuga mencionados anteriormente en una cámara de crecimiento con temperatura controlada ( $20 \pm 1,2^\circ\text{C}$ ). En el ensayo 2, se evaluó el efecto de las mismas condiciones de luz y crecimiento del primer ensayo sobre las características agronómicas y la concentración de pigmentos de las plántulas de ambos cultivares en comparación con la luz ambiente (control, 29:16:29:26, R:A = 1:1,  $451 \pm 66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En el tercer ensayo, las plántulas desarrolladas bajo los diferentes espectros de luz en cámara de crecimiento fueron trasplantadas a un sistema hidropónico en el invernadero para evaluar el efecto posterior sobre el crecimiento de lechugas jóvenes. Como resultado se obtuvo que los cultivares responden diferente a los espectros de luz. De esta forma en 'Levistro', la luz R redujo el porcentaje de germinación, mientras que A y AVR1 aceleraron la germinación y aumentaron el número de semillas germinadas. Mientras que, R retrasó la germinación y disminuyó el número de semillas germinadas respecto a la oscuridad en 'Carmolí'. El peso fresco (PF) de las plántulas aumentó bajo AVR2 y R, lo que coincidió con el mayor número y longitud de las hojas. Tras el trasplante, el PF fue mayor bajo AVR2 y A, coincidiendo con el mayor número de hojas. A



y AVR1 aumentaron el porcentaje de peso seco (PPS) de las plántulas, pero no hubo diferencias significativas después del trasplante. En relación con la concentración de clorofila (CHL) a y b, aumentaron bajo AVR2 en ambos cultivares de lechuga; sin embargo, la relación CHL a/b fue más alta bajo AVR1 en las plántulas de 'Levistro' y A en plántulas de 'Carmolí', tras el trasplante fue mayor bajo A en las plantas de 'Levistro' y R en plantas de 'Carmolí'. La concentración de antocianinas (ANT) de las plántulas de 'Carmolí' fue mayor bajo A y AVR1, pero aumentó significativamente bajo el control en luz ambiente. La modificación del espectro a baja intensidad afecta significativamente el proceso de germinación y el crecimiento de las plántulas de lechuga, aunque las diferencias dependen del cultivar. Las luces con un alto componente azul afectan positivamente al proceso de germinación, acelerándolo y aumentando las semillas germinadas por día. Además, las luces de alto componente azul mejoraron el PPS, la relación CHL a/b y la concentración de ANT en las plántulas de lechuga. Además, la luz de amplio espectro como la AVR2 afecta positivamente al PF de las plántulas y, junto con la luz azul, incrementaron el PF en aproximadamente un 18% en la lechuga joven cultivada en condiciones de luz ambiente.

El capítulo 2 indagó el impacto del enriquecimiento de la luz ambiente del invernadero con distintos espectros de luz LED sobre las características agronómicas y la actividad antioxidante de las plantas jóvenes de lechuga 'Lavinia' en diferentes periodos de crecimiento. Los tratamientos de luz LED fueron: Azul (A), Blanco-r (Br), Blanco-R (BR), Rojo (R) y Blanco (B, como control). Así, el enriquecimiento de la luz ambiente con cada una de las luces LED rindió los siguientes espectros cuya relación A:V:R:RL y la relación R:A fueron, respectivamente: 50:20:20:105 y 0,4:1; 25:30:40:5 y 1,6:1; 15:15:63:7 y 4,2:1; 10:10:75:5 y 7,5:1 y 30:45:20:5 y 0,7:1. El enriquecimiento de la luz ambiente con las luces LED de distintos espectros se aplicaron durante 14 días a principios de otoño, a finales de otoño y en invierno. A principios de otoño, a finales de otoño y en invierno, la radiación fotosintéticamente activa bajo los tratamientos de luz estuvo entre 361 y 495, 222 y 304, y 297 y 407  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. A principios de otoño las plantas de lechuga aumentaron el PF en comparación con el otoño tardío y el invierno, debido al mayor número de hojas. A principios de otoño, sólo la lechuga bajo R tuvo un peso inferior. En general, Br (25:30:40:5 y 1,6:1) y BR (15:15:63:7 y 4,2:1) aumentaron significativamente el porcentaje de peso seco (PPS) respecto al control independiente del periodo de crecimiento. La concentración de fenoles totales (CFT) y la capacidad antioxidante (CA) fueron mayores a principios de otoño, seguidos por los de invierno y finales de otoño. El espectro bajo R (10:10:75:5 y 7,5:1) disminuyó el CFT y la CA en todos los periodos de crecimiento. Este estudio mostró que la calidad de las plantas de lechuga 'Lavinia' cultivadas a principios de otoño mejoró el PPS bajo los espectros que poseían una relación R:A entre 1,6 (Br, 25:30:40:5) y 4,2 (BR, 15:15:63:7). Por otro lado, un mayor componente rojo disminuyó la actividad antioxidante. Finalmente, la mayoría de las variables responden a la interacción de la luz con el periodo de crecimiento; por lo tanto, no se puede considerar el efecto de la luz o el periodo de crecimiento por separado.

El capítulo 3 evaluó el efecto del enriquecimiento de la luz ambiente con distintos espectros de luz LED sobre la fisiología, características agronómicas, propiedades antioxidantes y la expresión diferencial de genes asociados a la formación de fenilpropanoides en dos estados fenológicos de plantas de lechuga 'Levistro' (jóvenes y maduras) cultivadas en invernadero. Esta investigación



consistió en dos experimentos. En el experimento 1 (E1) la luz ambiente del invernadero fue enriquecida con diferentes espectros de luz LED por 14 días de manera de obtener a cosecha plantas de lechuga 'Levistro' jóvenes. Mientras que, en el experimento 2 (E2) la luz ambiente del invernadero fue enriquecida con los mismos espectros de luz LED del E1 por 28 días de manera de obtener a cosecha plantas de lechuga 'Levistro' maduras. Cada experimento fue repetido una vez en el tiempo, obteniéndose dos periodos de cultivo para cada experimento. Los tratamientos de luz LED fueron Azul (A), Blanco (B, testigo), azul-rojo (AR) y Rojo (R). Como control se consideró la luz ambiente del invernadero. Así, el enriquecimiento de la luz ambiente con cada una de las luces LED rindió, para el E1, los siguientes espectros cuya relación A:V:R:RL y la relación R:A fueron, respectivamente: 60:16:16:8 y 0,3:1; 28:42:22:8 y 0,8:1; 31:20:40:9 y 1,3:1; 15:20:57:8 y 3,8:1. Mientras que, el espectro (A:V:R:RL) y la relación R:A para el control del E1 fue 26:30:30:14 y 1,2:1, respectivamente. Para el E2, los espectros (A:V:R:RL) y la relación R:A fueron, respectivamente: 62:15:15:8 y 0,2:1; 30:39:23:8 y 0,8:1; 31:19:41:9 y 1,3:1; 15:17:60:8 y 4,0:1. Mientras que, el espectro (A:V:R:RL) y R:A para el control del E2 fue 26:31:30:13 y 1,2:1, respectivamente. La RFA alcanzada bajo las lámparas LED, en ambos experimentos, fue entre 300 y 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un fotoperiodo de 12 h luz. Mientras que, la RFA alcanzada bajo el control, en el E1 para ambos periodos de crecimiento, fue de 750  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aproximadamente, y en el E2 alcanzó para el primer periodo y segundo periodo de crecimiento 702 y 510  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Los resultados obtenidos en el E1 mostraron que la asimilación de  $\text{CO}_2$  fue mayor bajo el control en luz ambiente (25:30:31:14; R:A 1,2:1) en ambos periodos de crecimiento. Sin embargo, esto no se tradujo en un mayor PF y PPS en las plantas jóvenes de lechuga 'Levistro', a pesar de la mayor RFA bajo el control, que fue aproximadamente el doble de la alcanzada bajo los tratamientos de enriquecimiento con luz LED. Además, entre el testigo (B, blanca) y el resto de los tratamientos de enriquecimiento con luz LED no se observaron diferencias significativas para las características agronómicas (PF, PPS, número de hojas) y la actividad antioxidante (CFT y CA). El índice relativo de la concentración de clorofila aumentó, en ambos periodos de crecimiento, a medida que las plantas crecieron sin haber diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento y el control en luz ambiente. Por otro lado, en ambas estaciones de crecimiento, la concentración de ácido clorogénico fue mayor bajo el tratamiento de enriquecimiento con luz AR (primer periodo de crecimiento: 31:20:40:9 y 1,3:1; segundo periodo de crecimiento: 31:19:41:9 y 1,3:1) en comparación al testigo (B, blanca) y el control en luz ambiente. Mientras que, la concentración de quercetina fue significativamente mayor bajo el testigo (B, blanca) y el tratamiento de enriquecimiento con luz LED AR (primer periodo de crecimiento: 31:20:40:9 y 1,3:1; segundo periodo de crecimiento: 31:19:41:9 y 1,3:1) con respecto al control en luz ambiente (R:A 1,2:1). Estos resultados coincidieron con la mayor expresión relativa de los genes de las enzimas *cumarato 3-hidroxilasa (C3H)* y *flavonol sintasa (FLS)*, precursoras del ácido clorogénico y quercetina, respectivamente.

Los resultados del E2 mostraron que la asimilación de  $\text{CO}_2$  varió con el día de evaluación. En general, el control en luz ambiente incrementó la asimilación de  $\text{CO}_2$  frente a los tratamientos de enriquecimiento con luces LED en los distintos días de evaluación. Sin embargo, las diferencias en la asimilación de  $\text{CO}_2$  no promovieron un mayor PF y PPS en las plantas de lechuga madura bajo el control en luz ambiente, en comparación con las plantas bajo los distintos



tratamientos de enriquecimiento con luz LED, a pesar de que la RFA bajo el control en luz ambiente fue casi el doble de la alcanzada en los tratamientos de enriquecimiento con luz LED. De manera similar a lo observado en el E1, entre el testigo (B, blanca) y el resto de los tratamientos de enriquecimiento con luz LED no se notaron diferencias significativas para las características agronómicas (PF, PPS, número de hojas) y la actividad antioxidante (CFT y CA). Además, el índice relativo de la concentración de clorofila aumentó, en ambos periodos de crecimiento, a medida que las plantas crecían sin haber diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento y el control en luz ambiente. Por otro lado, la concentración de los ácidos clorogénico y chicórico aumentó bajo el tratamiento de enriquecimiento con luz LED azul (primer periodo de crecimiento: 47:22:21:10 y 0,5:1; segundo periodo de crecimiento: 50:20:20:10 y 0,4:1) y AR (primer periodo de crecimiento: 33:15:44:8 y 1,3:1; segundo periodo de crecimiento: 29:21:42:8 y 1,5:1) en comparación al control en luz ambiente (R:A 1,2:1). Este resultado fue consistente con la mayor expresión relativa del gen de la enzima *cumarato 3-hidroxilasa* bajo el tratamiento de enriquecimiento con la luz LED AR. En cuanto a la concentración de quercetina, los resultados no fueron consistentes entre los periodos de crecimiento. En el primer periodo de crecimiento, el control en luz ambiente (25:30:31:14 y 1,2:1) aumentó significativamente la concentración de quercetina total solo frente al tratamiento de enriquecimiento con luz LED R (16:16:60:8 y 3,8:1). Mientras que, en el segundo periodo de crecimiento, no se observaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (25:30:30:15 y 1,2:1), el testigo (luz LED blanca, 29:37:25:93 y 0,9:1) y el resto de los tratamientos de enriquecimiento con luz LED. A nivel de significancia biológica (considerando el cambio de una vez en la expresión relativa de genes), la expresión relativa del gen *FLS* no mostró diferencias bajo el control, el testigo (B, blanca) y los tratamientos de enriquecimiento con luz LED en ambos periodos de evaluación. A la luz de los resultados, la variación del espectro de luz en condiciones de invernadero modificó el perfil fenólico y la expresión de genes de enzimas asociadas a la formación de polifenoles de la lechuga 'Levistro', siendo el enriquecimiento de la luz ambiente con luz LED AR (relación R:A entre 1,3:1 y 1,5:1) la más efectiva en promover positivamente y de manera consistente la concentración de ácidos fenólicos, especialmente la del ácido clorogénico a través de la expresión relativa significativa del gen asociado a la enzima *cumarato 3 hidroxilasa (C3H)*. Mientras que, el testigo (B, blanca) y luz AR (relación R:A entre 0,8:1 y 1,3:1) aumentó la concentración del principal flavonoide encontrado en lechuga 'Levistro', quercetina, durante la aplicación por 14 días. Por otro lado, las características agronómicas, fisiológicas y la actividad antioxidante de las plantas de lechuga 'Levistro' jóvenes y maduras en invernadero fueron similares entre los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente, indicando que una RFA equivalente a la mitad de lo observado en la luz ambiente ( $300-350 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) es adecuada y suficiente para el óptimo crecimiento y desarrollo de las plantas jóvenes y maduras de lechuga 'Levistro'. Lo anterior permite asumir un ahorro energético significativo para la producción de lechuga con miras a un cultivo en cámaras totalmente controladas.





## ABSTRACT

Light can be defined from three main variables: intensity, which can be understood as the amount of light incident on a surface in a given time, measured in micromoles per square meter per second ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); spectrum, which describes the color or wavelength composition ( $\lambda$ ) of the light source, expressed in nanometers (nm); and photoperiod, or number of hours of light and darkness, often expressed in hours. Light is a vital factor for plant growth and development as it drives the photosynthetic process and photomorphogenesis. Currently, modification of the light spectrum has an impact on growth and development, as well as on the quality and concentration of bioactive compounds in plants produced under forced systems (indoor and greenhouse). However, the effect of light spectrum variation on plant characteristics depends on several factors, such as the species, cultivar, phenological stage, greenhouse cultivation period, etc. Consequently, literature results cannot be extrapolated and, therefore, research must be specific for each plant species and even for each cultivar. In this scenario, this thesis work investigates, through different experiments, the influence of the modification of the light spectrum on the physiological and agronomic characteristics, antioxidant activity and differential expression of genes associated with the formation of phenolic compounds in lettuce plants grown in different periods of the year.

Contextualizing, chapter 1 addressed the effect of supplementation of different LED light spectra on germination, agronomic characteristics and pigment concentration in 'Levistro' green lettuce and 'Carmoli' red lettuce seedlings grown in growth chamber and the subsequent effect on young plants grown in greenhouse under ambient light alone and derived from seedlings grown in growth chamber. The experiment consisted of three trials. In the first trial, the effect of different LED light spectra whose Blue (B):Green (G):Red (R):Far Red (FR) ratio (B:G:R:FR) and Red:Blue (R:B) ratio were: 100:0:0:0 and 0:1 (blue light (B)); 52:27:21:0 and 0.4:1 (mixed light 1 (BGR1)); 29:53:17:1 and 0.6:1 (mixed light 2 (BGR2)), and 0:0:100:0 and 1:0 (red (R)) at low photosynthetically active radiation (PAR) ( $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and 12 h light) and darkness (control) on germination of the above lettuce cultivars in a temperature-controlled growth chamber ( $20 \pm 1.2^\circ\text{C}$ ). In trial 2, the effect of the same light and growth conditions of the first trial on the agronomic characteristics and pigment content of seedlings of both lettuce cultivars was evaluated in comparison with ambient light (control, 29:16:29:26, R:A = 1:1,  $451 \pm 66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). In the third trial, seedlings developed under the different light spectra in growth chamber were transplanted to a hydroponic system in the greenhouse to evaluate the subsequent effect on the growth of young lettuce. As a result, it was found that cultivars respond differently to light spectra. Thus, in 'Levistro', R light reduced the germination percentage, while A and BGR1 accelerated germination and increased the number of germinated seeds. Whereas R delayed germination and decreased the number of germinated seeds relative to dark in 'Carmoli'. Seedling fresh weight (FW) increased under BGR2 and R, which coincided with increased leaf number and length. After transplanting, FP was higher under BGR2 and A, coinciding with the highest number of leaves. A and BGR1 increased the dry weight percent (DWP) of seedlings, but there were no significant differences after transplanting. In relation to chlorophyll concentration (CHL) a and b increased under BGR2 in both lettuce cultivars; however, the CHL a/b ratio was higher under BGR1 in 'Levistro' seedlings and A in 'Carmoli' seedlings, after transplanting it was



higher under A in 'Levistro' plants and R in 'Carmoli' plants. The anthocyanin concentration (ANT) of 'Carmoli' seedlings was higher under A and BGR1, but significantly increased under ambient light control. Spectrum modification at low intensity significantly affects the germination process and growth of lettuce seedlings, although the differences depend on the cultivar. High blue component lights positively affect the germination process, accelerating it and increasing the number of germinated seeds per day. In addition, high blue component lights improved DWP, CHL a/b ratio and ANT concentration in lettuce seedlings. In addition, broad-spectrum light such as BGR2 positively affects seedling FW and, together with blue light, increased FW by approximately 18% in young lettuce grown under ambient light conditions.

Chapter 2 investigated the impact of greenhouse ambient light enrichment with different LED light spectra on the agronomic characteristics and antioxidant activity of young 'Lavinia' lettuce plants at different growth periods. The LED light treatments were: Blue (B), White-r (Wr), White-R (WR), Red (R) and White (W, as control). Thus, the enrichment of ambient light with each of the LED lights yielded the following spectra whose B:G:R:FR ratio and R:B ratio were, respectively: 50:20:20:20:105 and 0.4:1; 25:30:40:5 and 1.6:1; 15:15:63:7 and 4.2:1; 10:10:75:5 and 7.5:1 and 30:45:20:5 and 0.7:1. Ambient light enrichment with LED lights of different spectra was applied in early autumn, late autumn and winter for 14 days. In early autumn, late autumn and winter, photosynthetically active radiation under the light treatments was between 361 and 495, 222 and 304, and 297 and 407  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively. In early autumn lettuce plants increased FW compared to late autumn and winter, due to the higher number of leaves. In early autumn, only lettuce under R (10:10:75:5 and 7.5:1) had a lower weight. Overall, Wr (25:30:40:5 and 1,6:1) and WR (15:15:63:7 and 4,2:1) significantly increased DWP relative to the control independent of growth period. Total phenol concentration (TPC) and antioxidant capacity (AC) were highest in early fall, followed by winter and late fall. The spectrum under R (10:10:75:5 and 7.5:1) decreased TPC and AC in all growth periods. This study showed that the quality of 'Lavinia' lettuce plants grown in early autumn improved DWP under spectra possessing an R:A ratio between 1.6 (Wr, 25:30:40:5) and 4,2 (WR, 15:15:63:7) and 4.2. On the other hand, a higher red component decreased antioxidant activity. Finally, most of the variables respond to the interaction of light with growing season; therefore, the effect of light or growing season cannot be considered separately.

Chapter 3 evaluated the effect of ambient light enrichment with different LED light spectra on the physiology, agronomic characteristics, antioxidant properties and differential expression of genes associated with phenylpropanoid formation in two phenological stages of 'Levistro' lettuce plants (young and mature) grown in greenhouses. This research consisted of two experiments. In experiment 1 (E1) the ambient greenhouse light was enriched with different LED light spectra for 14 days to harvest young 'Levistro' lettuce plants. While, in experiment 2 (E2) the greenhouse ambient light was enriched with the same LED light spectra of E1 for 28 days to obtain mature 'Levistro' lettuce plants at harvest. Each experiment was repeated once in time, resulting in two growing periods for each experiment. The LED light treatments were blue (B), white (W, internal control), blue-red (BR) and red (R). The ambient light of the greenhouse was considered as a control. Thus, the enrichment of the ambient light with each of the LED lights yielded, for E1, the following spectra whose B:G:R:FR ratio and R:B ratio were, respectively:



60:16:16:16:8 and 0.3:1; 28:42:22:8 and 0.8:1; 31:20:40:9 and 1.3:1; 15:20:57:8 and 3.8:1. Whereas, the spectrum (B:G:R:FR) and R:A ratio for the E1 control was 26:30:30:14 and 1.2:1, respectively. For E2, the spectra (B:G:R:FR) and R:B ratio were, respectively: 62:15:15:15:8 and 0.2:1; 30:39:23:8 and 0.8:1; 31:19:41:9 and 1.3:1; 15:17:60:8 and 4.0:1. Whereas, the spectrum (B:G:R:FR) and R:A of the control, in E2, were 26:31:30:13 and 1.2:1, respectively. The PAR achieved under LED lamps, in both experiments, was between 300 and 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  approximately with a photoperiod of 12 h light. While, the PAR achieved under the control, in E1 for both growth periods, was 750  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  approximately, and in E2 it reached for the first and second growth periods 702 and 510  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively. The results obtained in E1 showed that  $\text{CO}_2$  assimilation was higher under ambient light control (25:30:31:14; R:A 1.2:1) in both growth periods. However, this did not translate into higher FW and DWP in young 'Levistro' lettuce plants, despite the higher PAR under the control, which was approximately twice that achieved under the LED light enrichment treatments. In addition, between the internal control (W, white) and the rest of the LED enrichment treatments, no significant differences were observed for agronomic characteristics (FW, DWP, leaves number) and antioxidant activity (TPC, and AC). The relative index of chlorophyll concentration increased, in both growing seasons, as plants grew with no significant differences between the enrichment treatments and the ambient light control. On the other hand, in both growing seasons, chlorogenic acid concentration was higher under the AR light enrichment treatment (first growing period: 31:20:40:9 and 1.3:1; second growing period: 31:19:41:9 and 1.3:1) compared to the internal control (W, white) and the ambient light control. While, quercetin concentration was significantly higher under the internal control (B, white) and LED AR light enrichment treatment (first growth period: 31:20:40:9 and 1.3:1; second growth period: 31:19:41:9 and 1.3:1) with respect to the ambient light control (R:A 1.2:1). These results coincided with the higher relative gene expression of the enzymes *coumarate 3-hydroxylase (C3H)* and *flavonol synthase (FLS)*, precursors of chlorogenic acid and quercetin, respectively.

E2 results showed that  $\text{CO}_2$  assimilation varied with the day of evaluation. In general, the ambient light control increased  $\text{CO}_2$  assimilation versus the LED enrichment treatments on the different evaluation days. However, differences in  $\text{CO}_2$  assimilation did not promote higher FW and DWP in mature 'Levistro' lettuce plants under ambient light control compared to plants under the different LED enrichment treatments, even though PAR under ambient light control was almost twice that achieved in LED enrichment treatments. Similar to what was observed in E1, no significant differences were observed between the internal control (W, white) and the rest of the LED enrichment treatments for agronomic characteristics (FW, DWP, leaves number) and antioxidant activity (TPC and AC). In addition, the relative index of chlorophyll concentration increased, in both growth periods, as plants grew with no significant differences between the enrichment treatments and the ambient light control. On the other hand, the concentration of chlorogenic and chicoric acids increased under enrichment treatment with blue LED light (first growth period: 47:22:21:10 and 0.5:1; second growth period: 50:20:20:10 and 0.4:1) and AR (first growth period: 33:15:44:8 and 1.3:1; second growth period: 29:21:42:8 and 1.5:1) compared to the control in ambient light (R:A 1.2:1). This result was consistent with the higher relative expression of the *coumarate 3-hydroxylase* enzyme gene under the enrichment



treatment with LED AR light. As for quercetin concentration, the results were not consistent between growth periods. In the first growth period, the ambient light control (25:30:31:14 and 1.2:1) significantly increased total quercetin concentration versus the LED R light enrichment treatment (16:16:60:8 and 3.8:1). While, in the second growth period, no significant differences were observed between the control in ambient light (25:30:30:30:15 and 1.2:1), the internal control (white LED light, 29:37:25:93 and 0.9:1) and the rest of the LED light enrichment treatments. At the level of biological significance (considering the one-fold change in relative gene expression), the relative expression of the *FLS* gene showed no differences under the ambient light control, internal control (W, white) and LED light enrichment treatments in both evaluation periods. In light of the results, varying the light spectrum under greenhouse conditions modified the phenolic profile and gene expression of enzymes associated with polyphenol formation of 'Levistro' lettuce, with ambient light enrichment with LED AR light (R:B ratio 1.3:1 and 1.5:1) being the most effective in positively and consistently promoting phenolic acid concentration, especially that of chlorogenic acid through significant relative expression of the gene associated with the enzyme *coumarate 3 hydroxylase (C3H)*. Whereas the internal control (W, white) and AR light (R:A ratio between 0.8:1 and 1.3:1) increased the concentration of the main flavonoid found in young 'Levistro' lettuce plant, quercetin, during application for 14 days. On the other hand, the agronomic and physiological characteristics and the antioxidant activity of young and mature 'Levistro' lettuce plants in the greenhouse were similar between the different light enrichment treatments, the internal control and the ambient light control, indicating that an PAR equivalent to half of that observed in ambient light ( $300\text{-}350\ \mu\text{moles m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ ) is adequate and sufficient for the optimal growth and development of young and mature 'Levistro' lettuce plants. This allows us to assume significant energy savings for lettuce production with a view to cultivation in fully controlled chambers.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

La radiación solar es necesaria para proporcionar energía a los sistemas metabólicos de las plantas (Lefsrud et al., 2006) y es ampliamente conocido que la luz es uno de los factores más importantes en la modulación del crecimiento y desarrollo de las plantas a través de diferentes fotoreceptores (Bures et al., 2018). Sin embargo, la luz puede ser uno de los estreses ambientales más comunes, pudiendo afectar indirectamente las concentraciones de una serie de moléculas elementales en las plantas al afectar la actividad enzimática y las tasas fotosintéticas (Lefsrud et al., 2006) así como también, varias rutas metabólicas particulares de diferentes maneras en varias especies de plantas (Bliznikas et al., 2012). Bian et al. (2014) señalan que la condición de luz (calidad de luz, intensidad de luz y fotoperiodo) es una de las variables ambientales más importantes en la regulación del crecimiento, desarrollo y acumulación de fitoquímicos de los vegetales, particularmente para los producidos en ambientes controlados, mientras que, Lin et al. (2013) indican que los cambios del espectro de luz evocan diferentes respuestas morfo-genéticas y fotosintéticas que pueden variar entre las diferentes especies de plantas, haciéndose específicas según lo señalado por Hernández y Kubota (2016) y estarían relacionada con la fase del crecimiento de la planta (Chen et al., 2014 y Chang y Chang, 2014). Por otro lado, Bian et al. (2014) observaron que el efecto de la calidad de la luz en la acumulación de fitoquímicos varía entre especies o cultivares, incluso bajo las mismas condiciones de cultivo y estrategias de modulación de luz. Así, se han observado efectos positivos y negativos sobre las propiedades antioxidantes y la calidad nutricional de las hortalizas (Bliznikas et al. 2012). En vista de lo anterior, las fotorepuestas son de importancia práctica en las últimas tecnologías de cultivo de plantas, ya que la posibilidad de adaptar los espectros de iluminación permite a propósito controlar el crecimiento, el desarrollo y la calidad nutricional de las plantas (Lin et al., 2013). Se sabe que la luz roja y azul afectan las fotorepuestas de las plantas vía fotoreceptores (Chen et al., 2017). Según Bures et al. (2018) los fotoreceptores denominados criptocromos absorben fotones de las longitudes de onda ultravioleta, azul y verde, mientras que, los fotoreceptores llamados fitocromos perciben los cambios entre las proporciones de luz roja y roja lejana, lo que coincide por lo mencionado por Demotes-Mainard et al. (2016) y Hernández y Kubota (2016). Con respecto a los estados fenológicos, en las hortalizas podemos encontrar brotes, que son semillas germinadas que suelen carecer de pigmentación (Verlinden, 2020), microgreens que son micro-hortalizas tiernas e inmaduras, que generalmente tienen dos cotiledones completamente desarrollados y la apariencia incipiente de una o dos hojas verdaderas (Verlinden, 2020), plántulas o almácigos que son plantas que poseen entre tres a cuatro hojas verdaderas desarrolladas, plantas jóvenes o tipo *baby* que poseen alrededor de 10 hojas verdaderas y plantas adultas o maduras que presentan alrededor de 15 hojas verdaderas o más.

### Efecto de la luz azul sobre los vegetales

En brotes de diferentes especies, Kwack et al. (2015) observaron que el aumento de la intensidad de la luz de espectro azul (R:A = 0:1) desde 12,5 a 100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (18 h luz) suprimió la elongación del hipocótilo en alfalfa, brócoli, trébol, colinabo, rábano y rábano rojo. Además, entre espectros, la luz azul (R:A = 0:1) disminuyó el largo del hipocótilo en los brotes de brócoli,



colirrábano, rábano y rábano rojo en comparación a la luz roja (R:A = 1:0) y luz verde (100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz). Por otro lado, en brotes de dos cultivares de poroto mungo (*Vigna radiata* L.) la aplicación de luz de espectro azul (R:A = 0:1) con un fotoperiodo de 16 h luz, por 8 días, provocó una disminución del PF frente a los brotes crecidos bajo luz de espectro rojo (R:A = 1:0) y blanco (Livadariu et al., 2020). En cuanto al metabolismo secundario, Qian et al. (2016) observaron que la luz LED de espectro azul (R:A = 0:1) (30  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz) provocó los niveles más altos de compuestos fenólicos y antocianinas y la más alta capacidad antioxidante en brotes de kale 'DFZC' en comparación a la luz blanca, luz de espectro rojo (R:A = 1:0) y oscuridad, luego de 7 días de exposición a los distintos espectros de luz.

A nivel de plántulas, Hernández y Kubota (2016) notaron que el PF y PS disminuyó con el aumento de la fracción de luz azul (100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz) hasta cuando el cultivo de las plántulas de pepino 'Cumlaude' se realizó bajo una proporción de azul:rojo de 3:1. Los resultados obtenidos por Ohashi-Kaneko et al. (2007) mostraron que el PS de las plántulas de lechuga 'Redfire' y espinaca 'Okame', 37 días después de germinación, fue más bajo en la luz azul fluorescente (75:24:1:0, R:A = 0:1) que la luz blanca fluorescente (10:46:44:0, R:A = 4,4:1), roja fluorescente (2:19:79:0, R:A = 39,5:1) y roja-azul fluorescente (26:22:52:0, R:A = 2:1) a una RFA de 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 horas de luz. Por el contrario, Saito et al. (2010) y Shimizu et al. (2011) notaron un mayor PS en las plántulas de lechuga verde 'Greenwave' cultivada bajo luz de espectro azul (R:A = 0:1) con respecto a aquellas cultivadas bajo luz de espectro rojo (R:A = 1:0), luz azul-roja (16.7:0:83.3, R:A = 5:1), luz similar a la luz fluorescente (29.8:39.6:30.7:0, R:A = 1:1) y luz similar a la luz natural del sol (33.4:33.9:32; R:A 1:1) a una RFA de 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz. Así mismo, Muneer et al. (2014) observaron un aumento en el PF y PS de las plántulas de lechuga roja 'Hongyeom' bajo la luz de espectro azul (R:A = 0:1), sobre todo cuando la RFA alcanza 238  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) en relación a la luz de espectro verde y espectro rojo (R:A = 1:0) a 80 y 238  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz). De acuerdo con la investigación de Hernández y Kubota (2014) el efecto del enriquecimiento de la luz ambiente del invernadero con luces que aumentaban la fracción azul en su espectro dependió de la cantidad de radiación. Así, las plántulas de pepino 'Cumlaude' en condiciones de alta luz integral diaria (16,2  $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), no se encontraron diferencias significativas para las características agronómicas entre las diferentes relaciones azul:rojo, mientras que a una baja luz integral diaria el PS, el número de hojas y el área foliar disminuyeron con el aumento de la relación azul:rojo. A nivel morfológico, Hernández y Kubota (2016) observaron que la longitud del hipocótilo y el área foliar en plántulas de pepino 'Cumlaude' disminuyeron con el aumento de la fracción de luz azul en el espectro de la luz azul-roja hasta que la proporción fue de 75% azul y 25% rojo. Además, y de forma inesperada, la luz de espectro azul (100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz) promovió una mayor altura de planta, hipocótilo y longitud del epicótilo con relación a la luz azul-roja con proporciones de 0:100%, 10:90%, 30:70%, 50:50% y 75:25%. En espinaca 'Okame', Ohashi-Kaneko et al. (2007) observaron que el área foliar y la longitud del peciolo de las plántulas fueron significativamente menor con la suplementación de luz azul fluorescente (300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) en comparación con la luz de espectro rojo fluorescente (2:19:79:0, R:A = 39,5:1), luz blanca fluorescente (10:46:44:0, R:A = 4,4:1) y luz azul-roja (26:22:52:0; R:A = 2:1). Respecto del metabolismo secundario, Baek et al. (2013) señalaron que la luz de espectro azul tiene un efecto significativo sobre el desarrollo de



antocianinas en plántulas de lechuga roja 'hongyeomjeokchukmyeon' y 'aram', propiciando su desarrollo cuando hubo un 58% o 69% de luz roja y 42% o 31% de luz azul a una RFA de entre 163 y 184  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

En plantas jóvenes, el proceso fotosintético puede modificarse con la luz de espectro azul. Por ejemplo, Muneer et al. (2014) observaron que la fotosíntesis neta, conductancia estomática, la tasa de transpiración y la eficiencia del fotosistema II (Fv/Fm), en lechuga roja 'Hongyeom', aumentaron cuando se iluminaron con luz de espectro azul a 238  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  versus la luz de espectro rojo y verde a 80 y 238  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz). En lechuga roja 'Red Romaine' la tasa fotosintética fue significativamente menor bajo luz de espectro azul (R:A = 0:1) lo cual trajo como consecuencia un menor PF y PS en comparación a la luz azul-roja-roja lejana (34,6:52,4:6,6; R:A = 1,5:1) con una RFA de 150  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Han et al., 2019). De forma similar, Flores et al. (2022a) encontraron que una luz con mayor fracción de luz azul (32,8:42,5:21,7:2,4 R:A = 0,7:1) disminuyó el PF de la endivia 'Crispum Rizada' y lechuga verde 'Romana Long Blonde Galaica' frente a una luz con un espectro de mayor fracción de luz roja (16,9:20,5:49:7:12,3; R:A = 3:1) a una RFA de 100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz). En relación con el metabolismo secundario, Han et al. (2019) observaron que la luz de espectro azul (R:A = 0:1) promovió la acumulación de antocianinas en lechuga roja 'Red Romaine' frente a la luz roja (R:A = 1:0) y fluorescente a una RFA de 150  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por su parte, Flores et al. (2022a) en general no encontró diferencias significativas en la concentración de fenoles totales, la concentración de flavonoides totales y la capacidad antioxidante en endivia 'Crispum Rizada' y lechuga verde 'Romana Long Blonde Galaica' bajo luz con mayor fracción de luz azul (32,8:42,5:21,7:2,4 R:A = 0,7:1) y luz con un espectro de mayor fracción de luz roja (16,9:20,5:49:7:12,3; R:A = 3:1) a una RFA de 100  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz).

En plantas maduras, Amoozgar et al. (2017) señalaron que la luz de espectro azul (R:A = 0:1) propició una mejor formación de cabeza de las plantas de lechuga 'Grizzly' frente a la luz de espectro rojo (R:A = 0:1) y la luz ambiente del invernadero (300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz). En lechuga verde de hoja de roble var. *crispa* que fueron cultivadas bajo luz de espectro azul (R:A = 0:1) (133  $\pm$  5  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz) se observó un menor PF, PS y diámetro de tallo, así como también un menor número de hojas en comparación a la luz fluorescente con adición de 50% de luz de espectro rojo y la luz fluorescente con adición de 47% de luz de espectro azul (Chen et al., 2014). Resultados similares fueron obtenidos en lechuga roja 'Cherokee' y verde 'Waldmann's' donde el número de hojas y el PS disminuyeron en la medida que aumentó el componente azul en el espectro de luz desde 0% a 100% azul (270  $\pm$  5  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante un fotoperíodo de 18 h) (Clavijo-Herrera et al., 2018). En otras especies, como en plantas de frutillas, Choi et al. (2015) observaron una producción notablemente más alta en invernadero cuando la luz ambiental se enriqueció con 75  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por 6 horas diarias, con luz LED de espectro azul (R:A = 0:1) por todo el periodo del cultivo en comparación a la luz de espectro rojo (R:A = 1:0). En cuanto a los metabolitos secundarios de plantas maduras, Chen et al. (2014) observaron una menor concentración de carotenoides totales en lechuga verde de hoja de roble var. *crispa* bajo la luz LED de espectro azul (R:A = 0:1) con respecto a la luz fluorescente que se le añadió 49,9% de luz de espectro rojo y a la luz fluorescente que se le añadió 47,3% de luz de espectro azul (133  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz).



## Efecto de la luz roja sobre los vegetales

En estadios muy tempranos, como son los brotes (germinados que suelen carecer de pigmentación) Kwack et al. (2015) observaron un aumento notable en el peso fresco (PF) de los brotes de brócoli y rábano cuando se utilizó una luz de espectro rojo (R:A = 1:0) a  $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  versus luz roja, azul o verde a 0; 12,5; 25 y  $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un fotoperiodo de 18 h luz. De manera similar, la luz de espectro rojo (R:A = 1:0) indujo un mayor PF en brotes de dos variedades de poroto mungo (*Vigna radiata* L.) frente a la luz de espectro azul (R:A 0:1), blanco y luz solar luego de 8 días de exposición (16 h luz) (Livadariu et al., 2020). Por otro lado, Kwack et al. (2015) observaron una supresión en la elongación del hipocótilo en colinabo bajo la luz de espectro rojo (R:A = 1:0), mientras que, para los brotes de alfalfa y trébol la supresión de la longitud del hipocótilo se redujo cuando la intensidad de la luz roja fue superior a  $25 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bajo 18 h luz. Así mismo, mostraron que la concentración de fenoles totales se redujo al aumentar la intensidad de la luz de espectro rojo en los brotes de alfalfa y rábano rojo. En los brotes de poroto mungo, el efecto de la luz de espectro rojo sobre los polifenoles fue variedad-específico, ya que indujo una mayor concentración de polifenoles en la variedad M2 en comparación con la concentración de polifenoles en la variedad M1 (Livadariu et al., 2020).

En estadios más avanzados como son las plántulas, Ohashi-Kaneko et al (2007) observaron un peso seco (PS) del brote y área foliar de Komatsuna (*Brassica campestris* L. 'Komatsuna') significativamente mayor bajo la luz de espectro rojo fluorescente (2:19:79:0; R:A = 39,5:1) en comparación con la luz blanca fluorescente (10:46:44:0; R:A = 4,4:1) a una RFA de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz. En plántulas de lechuga verde 'Greenwave' la aplicación de luz de espectro rojo promovió un incremento de la fotosíntesis neta que coincidió con un mayor PF y PS al comparar con la luz de espectro azul (R:A = 0:1), luz azul-roja (16.7:0:83.3:0; R:A = 5:1), luz similar a la luz fluorescente (29.8:39.6:30.7:0; R:A = 1:1) y luz similar a la luz natural del sol (33.4:33.9:32:0; R:A 1:1) a una RFA de  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz (Saito et al., 2010; Shimizu et al., 2011). De manera similar, los resultados de Chen et al. (2014) mostraron que las plántulas de lechuga verde de hoja de roble var. *crispa* presentaron una mayor tasa de crecimiento en altura cuando se cultivaron en luz fluorescente-roja (fluorescente:roja = 50,1:49,9) y luz de espectro rojo (R:A = 1:0) ( $133 \pm 5 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h de luz). Morfológicamente hablando, Ohashi-Kaneko et al. (2007) observaron que las plántulas de lechuga roja 'Redfire' aumentaron el área foliar específica bajo la luz de espectro rojo fluorescente (2:19:79:0, R:A = 39,5:1) con respecto a la luz de espectro blanco fluorescente (10:46:44:0, R:A = 4,4:1), azul fluorescente (75:24:1:0, R:A = 0,01:1) y roja-azul fluorescente (26:22:52:0, R:A = 2:1) a una RFA de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz. En lechuga verde 'Greenwave', la luz de espectro rojo (R:A = 1:0) provocó hojas y peciolo más alargados en comparación a la luz de espectro azul (R:A = 0:1), luz azul-roja (16.7:0:83.3:0, R:A = 5:1), luz similar a la luz fluorescente (29.8:39.6:30.7:0, R:A = 1:1) y luz similar a la luz natural del sol (33.4:33.9:32:0, R:A 1:1) a una RFA de  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz (Saito et al., 2010; Shimizu et al., 2011). De acuerdo con Chen et al. (2014) las plántulas obtenidas con luz de espectro rojo parecieron frágiles y escasas debido a que presentaron tallos largos y delgados con hojas de color verde claro.





En el cultivo de plantas jóvenes de lechuga roja 'Sunmang' y verde 'Grand Rapid TBR', la fotosíntesis fue menor bajo las luces de mayor componente rojo (13:0:87:0, R:A = 6,9:1; 0:9:91:0, R:A = 1:0; 15:8:77:0, R:A = 5,2:1) en comparación con las luces con un menor componente de luz roja (24:0:76:0, R:A = 3,1:1; 34:0:66:0, R:A = 1,9:1; 24:8:68:0, R:A = 2,8:1) y luz fluorescente blanca (28:50:18:4, R:A = 0,6:19) a una RFA de 173  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz. Sin embargo, el PF y PS fue mayor bajo las luces de mayor componente rojo (13:0:87:0, R:A = 6,9:1; 0:9:91:0, R:A = 1:0; 15:8:77:0, R:A = 5,2:1) (Son y Oh, 2015). Por el contrario, Lee et al. (2015) observaron una tasa fotosintética menor en las plantas de lechuga roja 'Sunmang' cultivadas bajo una luz de espectro rojo (132  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) en comparación con luces con distintas proporciones de rojo (R) y rojo lejano (RL) (R:RL = 0,7; 1,2; 4,1 y 8,6) y luz blanca fluorescente (27:53:20:0; R:A = 0,7:1), aunque esta última promovió un menor PF y PS en las plantas. Los resultados de Pennisi et al. (2020) mostraron que el PF y PS de las plantas de lechuga 'Rebelina' tendieron a aumentar en la medida que el componente rojo de luz aumentó desde una relación R:A = 0,5:1 hasta R:A = 4:1. En específico, el PF y PS fue significativamente mayor bajo las luces azul-rojo con una R:A = 4:1, 3:1, 2:1 versus R:A = 1:1, 0,5:1 y la lámpara blanca fluorescente (27:44:26:3; R:A = 1:1) (215  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). En cuanto a los metabolitos secundarios, la concentración de flavonoides en lechuga 'Rebelina' tendieron a aumentar en la medida que el componente rojo de luz aumentó desde una relación R:A = 0,5:1 hasta R:A = 4:1, y fue significativamente superior en las luces cuya relación R:A fue 2:1 y 3:1 frente a la relación R:A de 1:1 y 0,5:1 y la lámpara fluorescente blanca (R:A = 1:1) a una RFA de 215  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) (Pennisi et al., 2020). Los resultados de Li y Kubota (2009) mostraron que adición de luz de espectro rojo a la luz blanca (12:29:57:2, R:A = 4,8:1) a 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 horas luz) exacerbaron la concentración de fenoles totales en la lechuga 'Red Cross' frente a la luz blanca (23:51:24:2, R:A = 1:1), luz blanca más UV-A (22:51:25:2, R:A = 1,1:1), y luz blanca más rojo lejano (15:34:17:34, R:A = 1,1:1). En lechuga roja 'Redfire', espinaca 'Okame' y komatsuna (*Brassica campestris* L. cv. Komatsuna), la luz de espectro rojo (2:19:79:0, R:A = 39,5:1) disminuyó la concentración de ácido ascórbico en comparación a luz de espectro azul (75:24:1:0, R:A = 0:1) y azul-rojo (26:22:52, R:A = 2:1) a una RFA de 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (12 h luz). Así mismo, la luz de espectro rojo (2:19:79:0, R:A = 39,5:1) redujo la concentración de carotenoides de la espinaca 'Okame' y komatsuna (*Brassica campestris* L. cv. Komatsuna) frente a luz de espectro azul (75:24:1:0, R:A = 0:1) y azul-rojo (26:22:52:0, R:A = 2:1) (300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) (Ohashi-Kaneko et al., 2007). En plantas maduras, la aplicación de luz de espectro rojo (R:A = 1:0) disminuyó significativamente el PF y PS de las plantas de lechuga verde de hoja de roble var. *crispa* en comparación a la luz blanca fluorescente a la que se le añadió luz de espectro rojo (fluorescente:roja = 50,1:49,9) (Chen et al., 2014). En contraste, el PS bajo la luz de espectro rojo (R:A = 1:0) fue significativamente mayor que la luz azul (R:A = 0:1), azul-rojo (R:A = 1:1) y luz fluorescente a 133  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz (Chen et al., 2014). Amoozgar et al. (2017) notaron que el PF y PS de lechuga verde 'Grizzly' disminuyó significativamente bajo la luz de espectro rojo (R:A = 1:0) con respecto a la luz de espectro azul (R:A = 0:1), luz azul-rojo (R:A = 3:7), luz blanca y luz ambiente del invernadero a una intensidad de 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz. Por el contrario, Borowski et al., (2015) observaron que a medida que aumentaba la fracción roja de la luz hasta llegar a una luz de espectro rojo monocromático (200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) el PF de la lechuga verde



'Królówa Majowych' aumentó junto con el área foliar. Así mismo, la forma de roseta de las plantas fue más ancha en la medida que se incrementó la fracción roja del espectro de luz. Por otro lado, la luz roja puede promover el proceso fotosintético de las plantas. Por ejemplo, Amoozgar et al. (2017) observaron que la fotosíntesis de la lechuga 'Grizzly' cultivada bajo luz de espectro rojo (R:A = 1:0) mostró una asimilación de CO<sub>2</sub> significativamente mayor que la luz de espectro azul (R:A = 0:1), luz azul-rojo (R:A = 3:7), luz blanca y luz ambiente del invernadero a una intensidad de 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz. En cuanto a los metabolitos secundarios, Chen et al. (2014) observaron una menor concentración de carotenoides totales en lechuga verde de hoja de roble var. *crispa* bajo la luz espectro rojo en comparación con la luz azul, azul-rojo, fluorescente-rojo (fluorescente:rojo = 50,1:49,9) y fluorescente-azul (fluorescente:azul = 52,7:47,3) (133  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz). Por su parte, Choi et al. (2015) mencionaron que la concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante (DPPH y ABTS) en frutos de frutilla aumentó bajo la luz LED de espectro rojo en comparación a la luz de espectro azul (R:A = 0:1) y luz de espectro rojo-azul (R:A = 7:3) a una RFA de 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz.

### **Efecto de la combinación de luz roja y azul sobre los vegetales**

En plántulas de pepino cultivadas en invernadero bajo enriquecimiento de luz, Hernández y Kubota (2014) observaron que diferentes relaciones de rojo y azul (R:A = 1:0; R:A = 24:1; R:A = 5,3:1) a una misma RFA (54  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz) tuvieron la misma capacidad fotosintética, sugiriendo que los tratamientos de proporción R:A no causaron ningún cambio en el aparato fotosintético de la plántulas. Por el contrario, Shimizu et al. (2011) observaron que la tasa de fotosíntesis de las plántulas de lechuga verde 'Greenwave' fue mayor en la luz rojo-azul cuyo porcentaje de azul:verde:rojo fue 16.7:0:83.3 (R:A = 5:1) en comparación a la luz de espectro azul (R:A = 0:1), luz que imita a la luz fluorescente (29.8:39.6:30.7; R:A = 1:1), luz que imita a la luz solar (33.4:33.9:32; R:A 1:1) y la luz fluorescente (200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). En cuanto a las características agronómicas, Hernández y Kubota (2014) notaron que, cuando la relación R:A disminuyó, es decir, aumento la fracción azul, hubo una reducción del PS, número de hojas y área foliar en las plántulas de pepino cuando hubo una baja acumulación de radiación diaria en el invernadero. Mientras que, cuando la radiación acumulada fue alta, el incremento de la fracción azul del espectro de luz no afectó el crecimiento de las plántulas. Por su parte, Shimizu et al. (2011) señalaron que la longitud del tallo de las plántulas de lechuga verde 'Greenwave' disminuyó en luz de espectro rojo-azul (16.7:0:83.3; R:A = 5:1) en relación con la luz de espectro rojo (R:A = 1:0) o espectro azul (R:A = 0:1) a una RFA de 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz. Con relación a los metabolitos secundarios, Bantis et al. (2016) obtuvieron que la concentración de fenoles totales, en dos cultivares de albahaca 'Lettuce Leaf' y 'Red Rubin' cultivadas bajo una luz de espectro con alto componente azul-verde (UV-A:A:V:R:RL = 1:20:39:35:5; R:A= 1,8:1), fue significativamente mayor que las luces de alto componente rojo (0:12:19:61:8; R:A = 5,1:1; 0:8:2:65:25; R:A = 8,1:1), luz con moderado componente azul y rojo (0:14:16:53:17; R:A =3,8:1) y la luz blanca fluorescente (0:35:24:37:4; R:A = 1,1:1) a una RFA 200  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h de luz.



En el cultivo de plantas jóvenes, Han et al. (2019) notaron que las luces de espectro rojo-azul (44:0,2:51,9:0,7; R:A = 1,2:1 y 34,6:0,6:52,4:6,6; R:A = 1,5:1) promovieron un mayor PF en lechuga roja 'Red Romaine' con respecto a las luces de espectro monocromático azul (R:A = 0:1) y rojo (R:A = 1:1) y la lámpara fluorescente blanca (22,3:26,5:24,9:3,1; R:A = 1,1:1) a una RFA de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . En plantas de lechuga 'Red Cross', Li y Kubota (2009) indicaron que el PF y PS bajo luz de espectro con un alto componente rojo (luz blanca-roja; 12:29:57:2; R:A = 4,8:1) a  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 horas luz) no fueron afectados significativamente en comparación a la luz blanca sola (23:51:24:2; R:A = 1:1) y la luz blanca más UV-A (22:51:25:2; R:A = 1,1:1), de hecho la luz de espectro blanco más rojo lejano (15:34:17:34; R:A = 1,1:1) fue la que exacerbó significativamente el PF y PS. En cuanto a los compuestos secundarios, Han et al. (2019) señalaron que las luces de espectro rojo-azul (44:0,2:51,9:0,7; R:A = 1,2:1 y 34,6:0,6:52,4:6,6; R:A = 1,5:1) aumentaron la concentración de antocianinas en las plantas de lechuga roja 'Red Romaine' al compararlas con la luz de espectro azul (R:A = 0:1,) roja (R:A = 1:0) y la lámpara fluorescente blanca (22,3:26,5:24,9:3,1; R:A = 1,1:1) a una RFA de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por su parte, Li y Kubota (2009) mostraron un aumento de la concentración de carotenoides (xantofilas y  $\beta$ -caroteno) y antocianinas en las plantas de lechuga 'Red Cross' bajo la luz blanca con adición de luz de espectro azul (54:31:14:1; R:A = 0,3:1) a  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) versus la luz blanca sola (23:51:24:2; R:A = 1:1) y la luz blanca más verde (16:69:14:1; R:A = 0,9:1). Por otro lado, la luz blanca con adición de luz espectro rojo (12:29:57:2; R:A = 4,8:1) incrementó la concentración de fenoles totales frente a la luz blanca que se le añadió UV-A (22:51:25:2; R:A = 1,1:1), rojo lejano (15:34:17:34; R:A = 1,1:1) y luz fluorescente blanca (23:51:24:2; R:A = 1:1) a una RFA  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) (Li y Kubota, 2009). En las plantas de lechuga roja 'Sunmang' y verde 'Grand Rapid TBR', la concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante fue significativamente mayor bajo la luz de espectro 34:0:66:0 (R:A = 1,9:1) en comparación a las luces de mayor componente rojo (13:0:87:0 R:A = 6,9:1; 0:9:91:0 R:A = 1:0; 15:8:77:0 R:A = 5,2:1) y luz fluorescente blanca (28:50:18:4, R:A = 0,6:19) a una RFA de  $173 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz (Son y Oh, 2015).

En plantas maduras, Shen et al. (2014) mostraron que, a una misma RFA ( $600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) las plantas de lechuga 'Dasusheng' alcanzó un nivel similar de fotosíntesis neta bajo LED rojo-azul (R:A= 9:1) en comparación con lámparas fluorescentes blanca y aumentó significativamente cuando el fotoperiodo paso de 12 h a 24 h independiente del espectro de luz (rojo-azul; R:A= 9:1 o lámpara fluorescente blanca). En cuanto a las características agronómicas, Wojciechowska et al. (2015) observaron que el rendimiento de plantas de canónigo (*Valerianella locusta* L.) (g roseta<sup>-1</sup>) y PS de rosetas fueron más altos luego de la exposición por 60 días de luz roja-azul (R:A = 9:1) ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) cuando se enriqueció la luz ambiente del invernadero durante el invierno en comparación a la luz roja-azul (R:A = 1:1), a la luz LED roja (R:A = 1:0), luz HPS y luz LED blanca (A:V:R = 45.6:35.1:19.3; R:A = 0,4:1). Mientras que, Shen et al. (2014) señalaron que las lámparas de LED rojo-azul (R:A = 9:1) permitieron que las plantas de lechugas 'Dasusheng' crecieran y se desarrollaran normalmente, aunque fueron plantas menos compactas, con menos hojas pero más largas que las plantas cultivadas bajo luz blanca fluorescente a una RFA de  $600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por el contrario, Lin et al. (2013) notaron que el PF y PS de las hojas y raíces de las plantas de lechuga verde 'Boston' (*Lactuca sativa* L. var.



*capitata*) tratadas con la luz de espectro azul-rojo-blanco y luz fluorescente blanca fueron más altos que los de las plantas tratadas con la luz de espectro rojo-azul ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). Por su parte, Choi et al. (2015) observaron una producción de frutillas notablemente más alta en invernadero cuando la luz ambiente fue enriquecida con 6 horas de luz LED roja-azul (R:A = 7:3;  $75 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) durante todo el periodo de crecimiento del cultivo. En cuantos a los metabolitos secundarios, Piovene et al. (2015) observaron que la capacidad antioxidante (FRAP), la concentración de fenoles totales y la concentración de flavonoides totales en albahaca dulce fue mayor bajo la luz roja-azul independiente de su relación R:A (0,7:1; 1,1:1; 1,5:1; 5,5:1) en comparación a la luz blanca fluorescente (R:A = 0,5:1). En frutos de frutilla, Choi et al. (2015) encontraron que la concentración de compuestos fenólicos y ácidos orgánicos se vió favorecida cuando la luz ambiente del invernadero se enriqueció con luz LED de espectro rojo y azul (R:A = 7:3) por 6 h con una RFA de  $75 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por su parte, Piovene et al. (2015) encontraron que, la capacidad antioxidante (FRAP) en albahaca fue significativamente menor bajo la luz azul-roja (R:A = 0,7:1) con respecto a las luces azul-roja cuya R:A fue 1,1:1; 1,5:1 y 5,5:1 y la luz blanca fluorescente, mientras que la concentración de flavonoides totales fue significativamente menor en la luz blanca fluorescente en comparación a la luz azul-roja independiente de su relación R:A (Piovene et al., 2015). En canónigo, Wojciechowska et al. (2015) observaron que la mayor concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante (DPPH) fue bajo la luz de espectro roja-azul en proporción de 9:1 ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) en comparación a la luz de espectro rojo (R:A = 1:0), luz roja-azul (R:A 1:1) y luz LED de espectro blanco. Por su parte Etae et al. (2020) observaron una mayor concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante (DPPH y ABTS) en lechuga verde hoja de roble 'Iceland' cuando fue cultivada bajo una lámpara LED de espectro 39:1:59:1 (R:A = 1,5:1) a una RFA de  $111 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  versus una lámpara fluorescente de espectro 32:44:20:4 (R:A = 0,6:1) con una RFA de  $36 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y una lámpara LED de espectro 43:2:55:1 (R:A = 1,3:1) a una RFA de  $45 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

La literatura muestra que, el efecto del espectro de luz ha sido estudiado en diferentes hortalizas. Sin embargo, las respuestas son altamente específicas a la especie, al cultivar y a la etapa fenológica del cultivo, limitando su extrapolación y haciendo necesario llevar a cabo estudios independientes y detallados. En particular, la información del efecto de la modificación del espectro de luz sobre distintos estados fenológicos de la lechuga en periodos distintos de crecimiento es escaso.

## HIPÓTESIS

La aplicación de luz blanca, roja, azul y la combinación de luz roja y azul provocan una alteración de la ruta de los fenilpropanoides, aumentando la calidad funcional y modificando las características fisiológicas de las plantas de lechuga respecto a plantas sometidas a luz ambiente.

## OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de espectros de luz en comparación a la luz ambiente sobre las características fisiológicas, agronómicas, capacidad antioxidante y expresión diferencial de genes asociados a la formación de compuestos fenólicos en hojas de lechuga.



## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- I. Evaluar variables ambientales, variables en la solución nutritiva y el comportamiento fisiológico de las plantas de lechuga bajo los distintos espectros de luz y luz ambiente.
- II. Evaluar las características agronómicas y la concentración de pigmentos en plantas de lechuga bajo los distintos espectros de luz y luz ambiente.
- III. Evaluar la calidad funcional de hojas de lechuga bajo los distintos espectros de luz y luz ambiente.
- IV. Evaluar la influencia de los distintos espectros de luz y luz ambiente sobre la formación de compuestos fenólicos y la expresión diferencial de los genes *PAL*, *C3H*, *COMT*, *4CL*, *CHS*, *CHI*, *FS-2*, *F3'H* y *FLS* que están involucrados en la formación de dichos compuestos fenólicos en las hojas de lechuga.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los diferentes experimentos fueron realizados en las instalaciones del Centro de Estudios de Postcosecha (CEPOC) que pertenece a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile (33° 34' S, 70° 38' O).

La solución nutritiva utilizada en los experimentos bajo hidroponía se detalla en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Composición de la solución nutritiva usada en el cultivo hidropónico de lechuga.

Fertilizante	Concentración (g 100L <sup>-1</sup> )
Nitrato de calcio	11,6
Nitrato de magnesio	22,1
Fosfato monopotásico	26,4
Nitrato de potasio	22,3
Nitrato de amonio	14,0
Ácido bórico	0,04
Sulfato de manganeso	0,12
Sulfato de cobre	0,01
Molibdato de amonio	0,01
Sulfato de zinc	0,01
Quelato de hierro (6% Fe)	0,7

### i. Variables evaluadas

i.1. *Peso fresco*: Las hojas se pesaron con una balanza analítica (RADWAG, AS/100/C/2, Radom, Polonia) y se registró el peso fresco en gramos (g)

i.2. *Porcentaje de peso seco*: Las hojas se pesaron con una balanza analítica (RADWAG, AS/100/C/2, Radom, Polonia) y se registró el peso fresco. A continuación, las hojas se secaron a 70°C en una estufa con circulación de aire (LabTech, modelo LDOS50F, Corea) hasta que el peso



seco fue constante. El porcentaje de peso seco (PMS) se determinó mediante la siguiente expresión:

$$PPS = (1 - [(PF - PS)/PF]) * 100$$

Donde PF es el peso fresco y PS el peso seco.

i.3. Número y longitud de las hojas: Se contabilizó el número total de hojas por cada plántula o planta al momento de la cosecha. El largo de la hoja se midió desde la inserción del peciolo hasta el ápice, utilizando una regla.

i.4. *Concentración de clorofilas y carotenoides*: El método descrito por Lichtenthaler y Wellburn (1983) fue usado para medir las concentraciones de clorofila (CHL) (CHL a y CHL b) y carotenoides (CAR). Primero, 100 mg de tejido foliar se sometieron a una extracción en 2 mL de etanol al 96% (v/v) y centrifugación a 7300 g durante 5 min a 4°C (centrífuga marca Hermle modelo Z326K, Wehingen, Alemania). A continuación, se midió la absorbancia con un lector de microplacas (Asys UVM 340, Biochrom, Cambridge, Reino Unido).

i.5. *Concentración de fenoles totales*: La concentración de fenoles totales se determinó utilizando el reactivo de Folin-Ciocalteu (Swain & Hillis, 1959). Se mezclaron la solución de Folin al 10% (200 µL) y el homogeneizado (100 µL) obtenido al extraer las muestras de hojas secas (20 mg) con metanol al 70%. Después de 5 min de tiempo de equilibrio, se añadieron 800 µL de solución de Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> (0,7 M) al extracto, se agitó, se incubó durante 60 min a temperatura ambiente y se midió la absorbancia a 765 nm (lector de microplacas Asys UVM 340, Biochrom, Cambridge, Reino Unido). La concentración de fenoles totales se calculó utilizando una curva estándar de ácido gálico y se expresó como mg de equivalentes de ácido gálico (EAG) g PS<sup>-1</sup>.

i.6. *Capacidad antioxidante por FRAP*: Se utilizó la metodología señalada por Benzie y Strain (1996) con ciertas modificaciones. El homogeneizado preparado, mezclando 20 mg de muestra de polvo de hoja con 1 mL de metanol al 70% y, posteriormente, se centrifugó a 10.500 g durante 10 minutos a 4°C (centrífuga Hermle Brand modelo Z326K, Wehingen, Alemania). A continuación, los homogeneizados se filtraron con filtros de jeringa de 0,45 µm. La solución FRAP incluía 100 mL de tampón de acetato (0,3 M, pH 3,6), 10 mL de 10 mM de 2, 4, 6-tripiridil-s-triazina en 40 mM de HCl y 10 mL de 20 mM de FeCl<sub>3</sub> · 6H<sub>2</sub>O a 10:1:1 (v/v/v) y 600 µL de reactivo se calentaron a 37 °C y se mezclaron con 20 µL de muestra de homogeneizado en los posillos de la microplaca durante 30 s. Como control, se midió la absorbancia de la solución FRAP después de 30 min de reacción a 593 nm (lector de microplacas Asys UVM 340, Biochrom, Cambridge, Reino Unido). La curva de calibración se obtuvo utilizando una serie de Trolox que iba de 0 a 1600 mM y se expresó como equivalente a Trolox (mg ET g PS<sup>-1</sup>).



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### **CAPÍTULO 1: Germinación y crecimiento de plántulas de lechuga verde y roja en condiciones controladas bajo diferentes espectros de luz LED y su efecto posterior en las plantas jóvenes de lechuga**

Los resultados de este experimento han sido publicados en: Italian Journal of Agronomy 2022; volumen 17, 1982. <https://doi.org/10.4081/ija.2022.1982>

#### Resumen

El espectro y la intensidad de la luz desempeñan un papel importante en el metabolismo primario y secundario de las plantas. Una baja intensidad puede hacer que el proceso fotosintético sea menos eficiente, mientras que un espectro inadecuado puede perjudicar el crecimiento y la calidad de las plantas. Este estudio investigó el efecto de diferentes espectros de luz LED a baja intensidad sobre la germinación y el crecimiento de plántulas de lechuga (*Lactuca sativa* L.) de hoja verde 'Levistro' y hoja roja 'Carmolí' en una cámara de temperatura controlada y el posterior impacto sobre las características agronómicas de las plantas cultivadas en un invernadero solo con luz ambiente. Para ello se utilizaron diferentes espectros de luces LED cuya relación Azul (A):Verde (V):Rojo (R):Rojo lejano (RL) y relación Rojo:Azul (R:A) fueron: luz azul (A) 100:0:0:0, R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1), 52:27:21:0, R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2), 29:53:17:1, R:A = 0,6:1 y rojo (R), 0:0:100:0, R:A = 1:0, a una baja intensidad ( $55 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un fotoperiodo de 12 h luz. El experimento se llevó a cabo en tres ensayos. En el ensayo 1 (germinación) se evaluó el efecto de la exposición por cuatro días de los diferentes espectros de luces LED, más una condición de oscuridad (control) sobre la germinación de lechuga 'Levistro' (hoja verde) y 'Carmolí' (hoja roja) en una cámara de temperatura controlada ( $20 \pm 1,2^\circ\text{C}$ ). En el ensayo 2 (estado plántula), se evaluó el efecto de las mismas condiciones de las luces LED usadas en el primer ensayo sobre las características agronómicas y la concentración de pigmentos de las plántulas de lechuga 'Levistro' y 'Carmolí' en comparación con la luz ambiente (control; 29:16:29:26; R:A = 1:1;  $451 \pm 66 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) luego de 30 días de exposición a los tratamientos de luz. En el ensayo 3 (estado planta joven, 8-10 hojas), las mismas plántulas de ambos cultivares que crecieron en la cámara de temperatura controlada bajo los diferentes espectros de luz LED a baja intensidad fueron trasplantadas a un sistema hidropónico (NFT) en invernadero por 14 días bajo solo luz ambiente para evaluar el efecto posterior sobre las características agronómicas y concentración de pigmentos de lechugas *baby*. Los resultados de este estudio mostraron que, en el ensayo 1 (germinación), el espectro de luz rojo redujo el porcentaje de germinación, mientras que las luces con un mayor componente azul (A y AVR1) aceleraron la germinación y aumentaron el número de semillas germinadas en 'Levistro'. El espectro de luz rojo también retrasó la germinación y disminuyó el número de semillas germinadas en 'Carmolí' en comparación con la oscuridad. En el ensayo 2 (estado de plántula) AVR2 y R aumentaron significativamente el PF de las plántulas, lo que coincidió con el mayor número de hojas y longitud de éstas en comparación con la luz ambiente. Además, el peso fresco (PF) fue significativamente mayor en 'Levistro' que en 'Carmolí'. Por el contrario, las luces de mayor componente azul (A y AVR1) aumentaron el porcentaje de peso seco (PPS) de las plántulas.



Adicionalmente, en ambos cultivares la concentración de clorofila (CHL) a y b fue mayor bajo AVR2; sin embargo, la relación CHL a/b fue más alta bajo AVR1 en 'Levistro' y A en 'Carmolí'. Por otro lado, la concentración de antocianinas (ANT) de las plántulas de 'Carmolí' se incrementó bajo las luces de mayor componente azul (A y AVR1), pero aumentó significativamente bajo luz ambiente (control) con una intensidad más alta. En el ensayo 3, las plantas jóvenes, cuyos plantines crecieron bajo AVR2 y A, mostraron el mayor PF tras el crecimiento por 14 días en invernadero, lo cual coincidió con el mayor número de hojas. Adicionalmente, las plantas jóvenes no presentaron diferencias significativas para el PPS 14 días post-trasplante. Por otro lado, la concentración de CHL fue mayor en aquellas plantas jóvenes cuyo plantín fue cultivado bajo A. Esta investigación indicó que la variación del espectro a baja intensidad puede modificar positivamente el crecimiento y la concentración de pigmentos de las plántulas de lechuga, aunque el efecto depende del cultivar. Esta modificación mejoró el rendimiento de las plantas durante el crecimiento en invernadero después del trasplante, especialmente de las plántulas cultivadas bajo A y AVR2.

## 1.2. Materiales y métodos

El experimento consistió en tres ensayos consecutivos para determinar los efectos de la aplicación de diferentes espectros de luces LED sobre la lechuga verde 'Levistro' y lechuga roja 'Carmolí' en distintas etapas del cultivo y el efecto posterior sobre plantas jóvenes cultivadas en invernadero bajo solo luz ambiente. En el primer ensayo se realizó una germinación simulada de semillas de lechuga de los cultivares mencionados bajo distintos espectros de luz, seguido de un segundo ensayo en plántulas de estos cultivares crecidos bajo los mismos espectros de luces LED en una cámara con temperatura controlada. Por último, se comprobó el efecto posterior en el crecimiento de las plantas jóvenes de los mismos cultivares en el invernadero a principios de otoño. Ambos cultivares, 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo), pertenecen al tipo de lechuga denominado Lollo (*Lactuca sativa* var. *acephala*) y se caracterizan por sus hojas sueltas, bordes rizados y lámina ondulada. Además, se estudiaron cultivares verdes y rojos para evaluar la concentración de pigmentos (CHLs CAR, y ANTs) en la respuesta de la planta al espectro de la luz. Los ensayos 1 y 2 se realizaron a temperatura controlada en una cámara de crecimiento con tratamientos de luz LED. El ensayo 3 se realizó en un invernadero en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

### 1.2.1. Ensayo 1. Germinación de semillas de lechugas verdes y rojas en cámara de crecimiento

#### 1.2.1.1. Condiciones del tratamiento experimental

Las semillas de lechuga verde 'Levistro' y roja 'Carmolí' (Rijk Zwaan, De Lier, Holanda) germinaron sobre cuatro capas de papel saturado de agua en placas de Petri. Se utilizaron cuatro placas de Petri con 50 semillas cada una por cultivar. Las placas Petri se colocaron en una cámara de crecimiento con temperatura controlada ( $20 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ ),  $44 \pm 8\%$  de humedad relativa y bajo diferentes tratamientos de luz LED. Para los tratamientos de luz, se utilizaron lámparas LED de diferentes espectros. Los espectros fueron: luz azul (A) 100:0:0:0; R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1) 52:27:21:0; R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2) (29:53:17:1; R:A = 0,6:1) y rojo (R) 0:0:100:0; R:A = 1:0 (Figura 1.1). La oscuridad se utilizó como control. Las lámparas se encendieron





automáticamente durante 12 horas (de 8:00 a 20:00). La intensidad de la luz de cada lámpara se ajustó mediante un regulador de intensidad a  $55 \mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . La medición de la distribución de energía espectral de los LEDs y de las intensidades se registró entre 380 y 780 nm (Figura 1) utilizando un espectroradiómetro (Asense Tek, Taiwán), se reguló la densidad de flujo de fotones fotosintéticos bajo las lámparas a nivel de las plantas. Los tratamientos de luz LED se separaron espacialmente entre sí por un espacio de 0,5 m. Después de cuatro días bajo los tratamientos de luz y sólo cuando las semillas alcanzaron una longitud de radícula de  $\geq 3$  mm, se consideró a las plántulas como germinadas (ISTA, 1999).

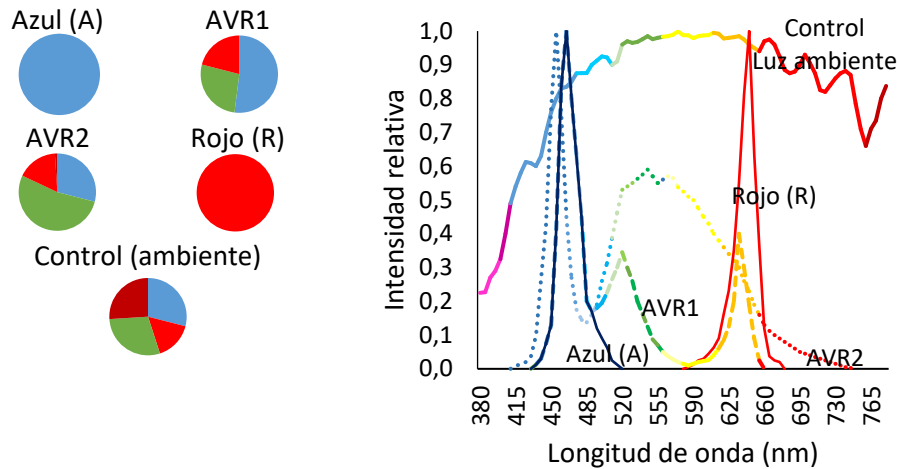


Figura 1.1. Caracterización de los espectros de luces LED utilizados en el experimento. Luz azul (A, 100:0:0:0, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, 52:27:21:0, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, 29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y rojo (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue  $55$  y  $451 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

### 1.2.1.2. Evaluaciones

3.2.1.2.1. Porcentaje de germinación: Los porcentajes de germinación (PG) se calcularon según la siguiente ecuación:

$$GP = (N/Nt) * 100$$

Donde N y Nt fueron las semillas germinadas por día hasta el día 4 y el número total de semillas sembradas al principio, respectivamente.

1.2.1.2.2. Coeficiente de la velocidad de germinación: El coeficiente de la velocidad de germinación (CVG) se utilizó como el número de días en que se alcanzó la máxima germinación.

El CVG se calculó según la ecuación adaptada de Rodríguez et al. (2008).

$$CVG = \Sigma (Ni - Di) / \Sigma Ni$$



Donde  $N_i$  y  $D_i$  eran el número de semillas germinadas en el día  $i$  ( $i = 1, 2, 3$  y  $4$ ) y el tiempo transcurrido desde la siembra (días), respectivamente.

3.2.1.2.3. La velocidad de germinación: La velocidad de germinación (VG) indica el número de semillas que germinaron diariamente. La VG se calculó según el método González-Zertuche y Orozco-Segovia (1996).

$$VG = \sum (N_i) / \sum t \quad (3)$$

Donde  $N_i$  y  $t$  son el número de semillas germinadas en el día  $i$  y el tiempo de germinación desde la siembra hasta la germinación de la última semilla germinada, respectivamente.

#### 1.2.1.3. Análisis estadístico de las mediciones de la germinación

El ensayo se estableció en un diseño completamente aleatorio con una estructura factorial de  $5 \times 2$  con cuatro repeticiones. Cada repetición fue una placa de Petri independiente, y cada placa tenía 50 semillas de lechuga. El primer factor fue el espectro de luz LED, que tenía cinco niveles: luz azul (A) 100:0:0:0; R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1) 52:27:21:0; R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2) (29:53:17:1; R:A = 0,6:1) y rojo (R) 0:0:100:0; R:A = 1:0, más el control (oscuridad). El segundo factor correspondió al cultivar de lechuga: 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo). Los resultados se presentan como valores promedio  $\pm$  error estándar (EE). Los datos se evaluaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías (prueba F,  $p \leq 0,05$ ). La normalidad de los residuos se comprobó mediante la prueba de Shapiro Wilk ( $p \leq 0,05$ ). La homogeneidad de la varianza se comprobó mediante la prueba de Bartlett y la independencia de los residuos mediante un análisis descriptivo. Las diferencias entre los promedios se compararon mediante la prueba LSD de Fisher ( $p \leq 0,05$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa INFOSTAT versión 2008.

#### 1.2.2. Ensayo 2. Crecimiento de las plántulas de lechuga verde y roja en cámara de crecimiento

##### 1.2.2.1. Condiciones del tratamiento experimental

Las semillas de lechuga se sembraron en bandejas de 98 celdas llenas con una mezcla de medio de cultivo de turba y perlita (1/1=v/v). Cada bandeja de bandeja se transfirió a una cámara de crecimiento con temperatura controlada ( $20 \pm 1,2^\circ\text{C}$ ),  $44 \pm 3,7\%$  de humedad relativa, y bajo los mismos tratamientos de luz ( $55 \mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) mencionados en el Ensayo 1. Además, el control fue la condición de luz ambiente del invernadero con  $451 \pm 66 \mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo de 12,2 h al comienzo de la temporada de otoño. La característica espectral de cada tratamiento de luz aplicado a las plántulas se muestra en la Figura 1.1. Las plántulas se regaron diariamente con agua del grifo hasta que la longitud de la raíz alcanzó entre 5 y 6 cm (30 días después de la siembra (DDS)).

##### 1.2.2.2. Evaluaciones

1.2.2.2.1. Peso fresco y porcentaje de peso seco: se utilizó la metodología señalada en la sección de materiales y métodos punto i.1.



1.2.2.2.2. Número y longitud de las hojas: Estas variables se midieron a los 30 DDS de todas las hojas de cada plántula. El largo de la hoja se midió desde la inserción del peciolo hasta el ápice, utilizando una regla.

1.2.2.2.3. Concentración de clorofilas y carotenoides:

1.2.2.2.4. Concentración de antocianinas (ANT): La determinación de la concentración total de antocianinas (CTA) se realizó sólo para las plántulas del cultivar "Carmolí" (rojo) a los 30 DDS por espectrofotometría utilizando el método del pH diferencial según el protocolo descrito anteriormente por Giusti y Wrolstad (2001) y Nabli et al. (2013) con algunas modificaciones. Sobre 100 mg de tejido foliar, se realizó una extracción en 2 mL de metanol acidificado con HCl al 1% durante 24 h a 5°C. Posteriormente, el extracto se centrifugó a 7300 g durante 10 minutos a 4°C (centrífuga Hermle Brand modelo Z326K, Wehingen, Alemania). Cada muestra obtenida tras la extracción fue dividida en dos alícuotas diluidas con las correspondientes soluciones tampón a pH 1 y 4,5. Las lecturas de absorbencia se midieron a 510 y 700 nm utilizando un lector de microplacas (Asys UVM 340, Biochrom, Cambridge, Reino Unido). La concentración total de antocianinas en cada muestra se calculó mediante la siguiente expresión:

$$CTA \text{ (mg L}^{-1}\text{)} = (A \times MM \times FD \times 1000) / (\epsilon \times l)$$

Donde A se calculó como  $(A_{510nm} - A_{700nm})_{pH1,0} - (A_{510nm} - A_{700nm})_{pH4,5}$ ; MW corresponde al peso molecular de la cianidina-3-O-glucósido ( $449,2 \text{ g mol}^{-1}$ ); DF: factor de dilución; l: forma óptica y  $\epsilon$ : coeficiente de extinción molar del cianidin-3-O-glucósido ( $20900 \text{ L mol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ). El CTA se expresó en  $\mu\text{g}$  de ANT por g de polvo de hoja seca.

1.2.2.3. Análisis estadístico para el ensayo de crecimiento de las plántulas de lechuga verde y roja

Esta parte del experimento se estableció en un diseño completamente aleatorio con una estructura factorial de  $5 \times 2$  con cuatro repeticiones. Cada repetición consideró cuatro bandejas independientes de 98 celdas que contenían el mismo número de plantas de lechuga. El primer factor fue el espectro de luz LED, que tenía cinco niveles: luz azul (B) 100:0:0:0; R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1) 52:27:21:0; R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2) (29:53:17:1; R:A = 0,6:1) y rojo (R) 0:0:100:0; R:A = 1:0, más el control (luz ambiente; 29:16:29:26; R:A = 1:1). El segundo factor correspondió al cultivar de lechuga: 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo). Los resultados se presentaron como los valores promedio  $\pm$  error estándar (EE) de cuatro réplicas biológicas ( $n=4$ ). Los datos se evaluaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías (prueba F,  $p \leq 0,05$ ). La normalidad de los residuos se comprobó mediante la prueba de Shapiro Wilk ( $p \leq 0,05$ ). La homogeneidad de la varianza se comprobó mediante la prueba de Bartlett y la independencia de los residuos mediante un análisis descriptivo. Por último, las diferencias entre los promedios se compararon mediante la prueba LSD de Fisher ( $p \leq 0,05$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa INFOSTAT versión 2008.

1.2.2.3. Ensayo 3. Crecimiento de las plantas jóvenes de lechuga en invernadero

1.2.2.3.1. Condiciones del tratamiento experimental



Todas las plántulas de ambos cultivares ('Levistro' y 'Carmolí') bajo los diferentes espectros de luz LED cultivadas en cámara y el control en luz ambiente del invernadero fueron trasplantadas a un sistema hidropónico NFT (*Nutrient Film Technique*) bajo el mismo invernadero. Todo el periodo de cultivo se llevó a cabo en un invernadero de capilla de plástico de 8 m de ancho, 33 m de largo y 5,8 m de altura cenital. Para cubrir el invernadero se colocó una película de polietileno en la parte superior y laterales de 200  $\mu\text{m}$  de grosor con más del 90% de transmisión de radiación global. El NFT estuvo formado por 8 tubos de 0,15  $\times$  0,07 m y 7 m de longitud. El trasplante se realizó cuando las plántulas desarrollaron entre 2 a 3 hojas verdaderas con una longitud de raíz de 5 a 6 cm que permitieron el contacto con la solución nutritiva (30 DDS). La Figura 1.2 muestra el desarrollo del experimento en el tiempo. La solución nutritiva utilizada fue la descrita por Lara et al. (2021) (Cuadro 1, sección materiales y métodos) y se mantuvo en recirculación constante, alcanzando una concentración de oxígeno disuelto entre 8,2 y 9,2  $\text{mg L}^{-1}$  medido con un medidor de oxígeno (Oxyguard Handy Polaris, Dinamarca). El pH se mantuvo entre 5,6 y 5,8 y se midió con un potenciómetro (Hi99301, Hanna Instruments, USA). Los ajustes del pH se realizaron con una solución ácida (ácido fosfórico (1,2%) + ácido nítrico (3,8%) + agua (95%)). La conductividad eléctrica se mantuvo entre 2,0 y 2,3  $\text{mS cm}^{-1}$  medidos con un conductivímetro (Hi99301, Hanna Instruments, USA). Cada plántula se colocó en el sistema NFT en un cubo de esponja de baja densidad de 3 $\times$ 3 cm a una densidad de 46 plantas por  $\text{m}^2$ . Nueve plantas de cada tratamiento de espectro de luz se repitieron tres veces al mismo tiempo en el sistema NFT (Figura 1.3). La cosecha se realizó a los 14 días del trasplante con tijeras de acero inoxidable cuando las hojas de las plantas alcanzaron una longitud máxima de 10 cm. Se cosecharon 4 plantas por unidad experimental para realizar las mediciones. La temperatura y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) promedio durante el cultivo en el invernadero fueron  $20,5 \pm 3,3^\circ\text{C}$  y  $351 \pm 95,6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

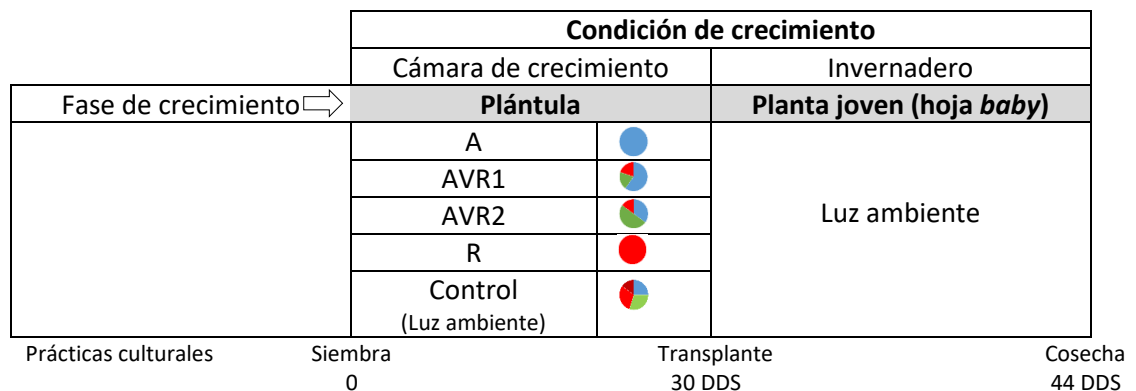


Figura 1.2. Diagrama de los tratamientos de luz utilizados durante el crecimiento de las plántulas de lechuga y su posterior cultivo en el invernadero. Los tratamientos de luz fueron: luz azul (A) 100:0:0:0; R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1) 52:27:21:0; R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2) (29:53:17:1; R:A = 0,6:1) y rojo (R) 0:0:100:0; R:A = 1:0; y luz ambiente (control) 29:16:29:26; 1:0. La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control durante el crecimiento de las plántulas fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. La RFA durante el cultivo en invernadero fue de  $351 \pm 95,6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . DDS: días después de siembra.



Figura 1.3. Distribución de las plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (roja) cultivadas en invernadero bajo solo luz ambiente por 14 días post-trasplante, luego de que las plántulas fueron tratadas con diferentes espectros de luz en cámara de crecimiento más el control en luz ambiente. Cada repetición correspondió a un grupo de 9 plantas por cultivar y se emplearon 3 repeticiones por tratamiento.

#### 1.2.2.3.2. Evaluaciones

1.2.2.3.2.1. Características agronómicas: el análisis del peso fresco, peso seco, el porcentaje de peso seco y el número de hojas se realizó 14 días después del trasplante (44 días DDS) utilizando la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.1; i.2; i.2 e i.3, respectivamente.

1.2.2.3.2.2. Concentración de pigmentos: la medición de la concentración de clorofilas (a y b) y carotenoides se realizó 14 días después del trasplante (44 días DDS) utilizando la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.4.

#### 3.2.2.3.3. Análisis estadístico para el ensayo de crecimiento de las plantas jóvenes (hoja *baby*)

Esta parte del experimento se estableció en un diseño completamente aleatorio con una estructura factorial de 5×2 con cuatro repeticiones. Cada repetición consideró nueve plantas. El primer factor fue el espectro de la luz LED que se aplicó para el crecimiento de las plántulas de lechuga, y tenía cinco niveles: luz azul (A) 100:0:0:0; R:A = 0:1; luz mixta 1 (AVR1) 52:27:21:0; R:A = 0,4:1; luz mixta 2 (AVR2) (29:53:17:1; R:A = 0,6:1) y rojo (R) 0:0:100:0; R:A = 1:0; más el control en luz ambiente (29:16:29:26; R:A = 1:1). El segundo factor correspondió al cultivar de lechuga: 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo). Los resultados se presentaron como los valores promedio ± error estándar (EE) (n=4). Los datos se evaluaron mediante un análisis de la varianza (ANDEVA) (prueba F,  $p \leq 0,05$ ). La normalidad de los residuos se comprobó mediante la prueba de Shapiro Wilk ( $p \leq 0,05$ ). La homogeneidad de la varianza se comprobó mediante la prueba de Bartlett y



la independencia de los residuos mediante un análisis descriptivo. Las diferencias entre los promedios se compararon mediante la prueba LSD de Fisher ( $p \leq 0,05$ ). Además, se realizó un análisis de correlación para determinar la relación entre la biomasa de las plántulas y la biomasa de las plantas. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa INFOSTAT versión 2008.

### 1.3. Resultados

#### 1.3.1. Ensayo 1. Germinación de semillas de lechugas verdes y rojas

##### 1.3.1.1. Porcentaje de germinación (PG)

En comparación con la oscuridad, el PG se vió significativamente afectado sólo por el tratamiento con luz roja (Cuadro 1.1). En concreto, el PG bajo luz roja fue del 97,5%, mientras que bajo oscuridad fue del 99,5%, lo que supuso una disminución del 2%. Por otro lado, en ambos cultivares, el PG fue similar entre el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) y las luces LED con un espectro de alto componente azul (A, 100:0:0:0, R:A = 0:1 y AVR1, 52:27:21:0, R:A = 0,4:1) (Cuadro 1.1), lo que indicó un efecto promotor de la luz azul.

##### 1.3.1.2. Coeficiente de la velocidad de germinación (CVG)

El CVG se vió significativamente afectado por la interacción luz  $\times$  cultivar, es decir, el efecto de la luz dependió del cultivar. Los tratamientos de luz con una mayor proporción de luz azul ((A, 100:0:0:0, R:A = 0:1 y AVR1, 52:27:21:0, R:A = 0,4:1) disminuyeron la CVG en 'Levistro' (verde) en comparación con el control en la oscuridad, lo que significa que las semillas germinaron 12 horas antes (Cuadro 1.1). Al mismo tiempo, la luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) aumentó el CVG en 'Carmolí' (rojo), lo que significa que las semillas germinaron 12 horas más tarde. Además, en comparación con 'Carmolí' (rojo), 'Levistro' (verde) disminuyó el CVG significativamente en los tratamientos de luz, excepto en el control de oscuridad (Cuadro 1.1).

##### 1.3.1.3. Velocidad de germinación (VG)

Se registró un efecto significativo de la interacción entre luz y cultivar para la VG (Cuadro 1.1). En comparación con el control en oscuridad, las semillas de 'Levistro' (verde) bajo AVR1 y A aumentaron la VG significativamente en un 56 y 42%, respectivamente, mientras que en 'Carmolí' (rojo), R la disminuyó considerablemente en un 19,1% (Cuadro 2). Por otro lado, 'Levistro' (verde) aumentó el VG significativamente bajo los tratamientos de luz en comparación con 'Carmolí' (rojo), excepto el control (Cuadro 2).



Cuadro 1.1. Valores de germinación (%) (PG), coeficiente de la velocidad de germinación (CVG) y velocidad de germinación (VG) de las semillas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, R:A = 0,6:1); luz roja (R, R:A = 1:0) y control en oscuridad. La RFA de todos los tratamientos de luz LED fue 55  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Factor	Nivel	PG	CVG	VG
		%	días	N° semillas d <sup>-1</sup>
Luz (L)	A (100:0:0:0 <sup>1</sup> )	100,0 ± 0,0a <sup>2</sup>	1,8 ± 0,1c	29,7 ± 2,8a
	AVR1 (52:27:21:0)	99,8 ± 0,4a	1,9 ± 0,2bc	30,5 ± 4,0a
	AVR2 (29:53:17:1)	99,8 ± 0,4a	2,0 ± 0,2bc	25,9 ± 2,2b
	R (0:0:100:0)	97,5 ± 1,0b	2,3 ± 0,2a	25,5 ± 3,7b
	Oscuridad (control)	99,5 ± 0,4a	2,1 ± 0,1ab	24,4 ± 0,9b
Cultivar (C)	Levistro	99,3 ± 0,6	1,8 ± 0,1b	31,3 ± 2,8a
	Carmolí	99,3 ± 0,8	2,2 ± 0,2a	23,1 ± 1,4b
L x C	A x Levistro	100,0 ± 0,0	1,6 ± 0,1de	34,4 ± 0,9ab
	A x Carmolí	100,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0bc	24,9 ± 0,0de
	AVR1 x Levistro	99,5 ± 0,5	1,5 ± 0,1e	37,8 ± 0,7a
	AVR1 x Carmolí	100,0 ± 0,0	2,2 ± 0,0b	23,3 ± 0,2ef
	AVR2 x Levistro	100,0 ± 0,0	1,8 ± 0,0cd	29,0 ± 0,4cd
	AVR2 x Carmolí	99,5 ± 0,5	2,3 ± 0,2b	22,9 ± 1,0ef
	R x Levistro	98,0 ± 0,8	2,0 ± 0,3bc	31,2 ± 1,4bc
	R x Carmolí	97,0 ± 1,3	2,6 ± 0,2a	19,9 ± 0,8f
	Oscuridad x Levistro	99,0 ± 0,5	2,1 ± 0,02bc	24,2 ± 1,3ef
	Oscuridad x Carmolí	100,0 ± 0,0	2,1 ± 0,01bc	24,6 ± 1,4de
		Significancia		
L		*	*	*
C		NS <sup>3</sup>	*	*
L x C		NS	*	*

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para el factor o interacción, según corresponda, para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=4) ± DE. <sup>3</sup>No significativo.

### 1.3.2. Ensayo 2. Crecimiento de las plántulas de lechuga verde y roja cultivadas en cámara de crecimiento

#### 1.3.2.1. Peso y morfología de las plántulas de lechuga

El peso fresco de las plántulas se vió significativamente afectado tanto por los espectros de luz LED como por los cultivares, sin que hubiera una interacción significativa entre ambos factores (Cuadro 1.2). El PF de las plántulas de ambos cultivares aumentó significativamente bajo las luces con más alta relación R:A, es decir, AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y R (0:0:100:0, R:A = 1:0) en alrededor de 30,8% y 19,2%, respectivamente, en 'Levistro' (verde) y en 15% y 25%, respectivamente en 'Carmolí' (rojo) en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) cuya RFA fue 8 veces más alta. Entre ambos cultivares, el PF de las plántulas de 'Levistro' (verde) (297,7 ± 35,2 mg) fue significativamente mayor que 'Carmolí' (rojo) (227,2 ±



26,3 mg). Por otro lado, el PPS de las plántulas se vió afectado por la interacción del espectro de luz y el cultivar (Cuadro 1.2). En particular, el PPS de las plántulas de 'Levistro' (verde) bajo AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) mostró un valor significativamente mayor ( $12,0 \pm 0,1$  %) que el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) ( $10,5 \pm 0,3$ %) cuya RFA fue 8 veces mayor. Valores similares del PPS se alcanzaron en las plántulas 'Carmolí' (rojo) bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1), AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) y control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) (entre 10,2% y el 10,5%). Al mismo tiempo, en ambos cultivares el PPS fue significativamente menor en las luces con más alto componente rojo, es decir, R (0:0:100:0, R:A = 1:0) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1). Específicamente, en 'Levistro' (verde) se redujo en un 50,5% y 48,6%, respectivamente, mientras que en 'Carmolí' (rojo) disminuyó en un 29,4% y 37,3%, respectivamente, en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). Paralelamente se registró un efecto significativo de la interacción entre el espectro de luz y el cultivar sobre la longitud de las hojas de las plántulas, es decir, el impacto del espectro de la luz dependió del cultivar (Cuadro 1.2). En particular, la longitud de las hojas fue significativamente mayor bajo R (0:0:100:0; R:A = 1:0), alcanzando en Levistro (verde) un largo de 12,5 cm y en Carmolí (rojo) 10,7 cm, en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) que alcanzó para Levistro (verde) 3,3 cm y para Carmolí (rojo) 3,9 cm, lo que significó un aumento de 279% en 'Levistro' (verde) y 174% en 'Carmolí' (rojo). En el caso de A (100:0:0:0, R:A = 1:0) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), también se observó un aumento de la longitud de la hoja en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) en ambos cultivares, mientras que AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) alcanzó los valores más bajos.





Cuadro 1.2. Peso fresco, peso seco, porcentaje de peso seco, longitud de la hoja y número de hojas de plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, R:A = 0,6:1); luz roja (R, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Factor	Nivel	Peso fresco (mg planta <sup>-1</sup> )	Peso seco (mg planta <sup>-1</sup> )	Peso seco (%)	Longitud hoja (cm)	Número de hojas plántula <sup>-1</sup>	
Luz (L)	A	(100:0:0:0 <sup>1</sup> )	260,9 ± 25,3ab <sup>2</sup>	30,2 ± 4,1a	10,9 ± 0,6a	5,2 ± 0,3c	2,0 ± 0,1b
	AVR1	(52:27:21:0)	243,6 ± 29,7b	30,2 ± 5,2a	11,2 ± 0,9a	2,9 ± 0,3e	2,2 ± 0,1b
	AVR2	(29:53:17:1)	289,7 ± 43,5a	15,3 ± 1,9b	5,9 ± 0,8b	7,6 ± 0,4b	2,6 ± 0,2a
	R	(0:0:100:0)	288,0 ± 44,6a	18,2 ± 3,4b	6,2 ± 0,8b	11,6 ± 0,8a	2,6 ± 0,2a
	Luz ambiente (control)	(29:16:29:26)	230,2 ± 22,3b	26,7 ± 3,5a	10,4 ± 0,6a	3,6 ± 0,3d	2,0 ± 0,1b
Cultivar (C)	Levistro		297,7 ± 35,2a	27,8 ± 5,7a	8,9 ± 1,6	6,4 ± 1,8a	2,2 ± 0,2
	Carmolí		227,2 ± 26,3b	20,5 ± 2,8b	8,9 ± 1,1	6,0 ± 1,5b	2,3 ± 0,2
L x C	A x Levistro		290,7 ± 20,5	36,7 ± 2,8a	11,3 ± 0,3ab	5,3 ± 0,2d	2,0 ± 0,0
	A x Carmolí		231,1 ± 20,9	23,7 ± 1,9c	10,5 ± 0,4b	5,0 ± 0,1d	1,9 ± 0,2
	AVR1 x Levistro		284,3 ± 26,9	38,3 ± 4,3a	12,0 ± 0,1a	3,1 ± 0,2f	2,2 ± 0,2
	AVR1 x Carmolí		202,9 ± 14,6	22,1 ± 1,6c	10,3 ± 0,1b	2,6 ± 0,1f	2,2 ± 0,2
	AVR2 x Levistro		344,8 ± 46,8	16,6 ± 2,2de	5,4 ± 0,4d	7,6 ± 0,4c	2,5 ± 0,2
	AVR2 x Carmolí		234,6 ± 11,0	14,1 ± 1,3e	6,4 ± 0,8cd	7,6 ± 0,2c	2,7 ± 0,3
	R x Levistro		307,1 ± 44,8	16,4 ± 3,6de	5,2 ± 0,3d	12,5 ± 0,6a	2,5 ± 0,3
	R x Carmolí		268,8 ± 44,8	20,0 ± 3,2cd	7,2 ± 0,3c	10,7 ± 0,6b	2,6 ± 0,3
	Luz ambiente x Levistro		261,7 ± 19,4	30,9 ± 2,6b	10,5 ± 0,3b	3,3 ± 0,1ef	2,0 ± 0,2
	Luz ambiente x Carmolí		198,6 ± 10,9	22,6 ± 3,1c	10,2 ± 0,3b	3,9 ± 0,2e	2,0 ± 0,3
L		*	*	*	*	*	
C		*	*	NS <sup>3</sup>	*	NS	
L x C		NS	*	*	*	NS	

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para el factor o interacción, según corresponda, para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n=4$ ) ± DE. <sup>3</sup>No significativo.



### 1.3.2.2. Concentración de pigmentos en las plántulas de lechuga verde y roja cultivadas en cámara de crecimiento

Las concentraciones de CHL a, CHL b, y CAR fueron afectadas por la interacción del espectro de luz y el cultivar (Cuadro 1.3), es decir, el efecto del espectro de luz dependió del cultivar. En comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) y A (100:0:0:0, R:A = 0:1) aumentaron la concentración de CHL a en ambos cultivares, a pesar de tener una RFA 8 veces menor que el control (Cuadro 1.3). Por otro lado, en 'Levistro' (verde), la concentración de CHLs bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) fue similar al control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), mientras que en 'Carmolí' (rojo) lo disminuyó. En cuanto a la concentración de CHL b en 'Levistro' (verde), AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) seguido de A (100:0:0:0, R:A = 0:1) aumentó la concentración de este pigmento; mientras que, en 'Carmolí' (rojo), el mismo efecto se observó con AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) seguido de AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) con una RFA 8 veces mayor. Por otra parte, los valores más bajos de la concentración de CHL b en 'Levistro' (verde) fueron obtenidos en el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), seguido de AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1), mientras que, las plántulas de 'Carmolí' (rojo) crecidas bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) mostró el mismo efecto (Cuadro 1.3). Entre los cultivares, 'Carmolí' (rojo) presentó una mayor concentración de CHL b que 'Levistro' (verde). En cuanto a la concentración de CAR, ambos cultivares mostraron un aumento bajo AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) que tuvo una RFA 8 veces mayor. Por el contrario, la concentración más baja se observó en R (0:0:100:0, R:A = 1:0). Entre los cultivares, 'Carmolí' (rojo) tuvo una mayor concentración de carotenoides que 'Levistro' (verde) (Cuadro 1.3). También la relación CHL a/b se vio afectada por la interacción de los factores luz y cultivar (Cuadro 1.3). Las plántulas de 'Levistro' (verde) bajo AVR1 aumentaron la relación CHL a/b en comparación con todos los tratamientos de luz LED, mientras que, R (0:0:100:0, R:A = 1:0) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) la disminuyeron. Las plántulas de 'Carmolí' (rojo) bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) aumentaron la relación CHL a/b en comparación con el resto de los espectros de luz LED (Cuadro 1.3). Por otro lado, la concentración de antocianinas se midió sólo en el cultivar 'Carmolí' (rojo) y fue afectada significativamente por el espectro de luz LED (Figura 1.4). La concentración total de antocianinas fue significativamente mayor bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), cuya RFA fue 8 veces mayor, con respecto a los otros tratamientos de luz, mientras que, los valores más bajos fueron observados en R (0:0:100:0, R:A = 1:0). Además, un alto componente azul en el espectro de la luz (> 52%), obtenidos en A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1), aumentó la concentración de ANT de las plántulas de 'Carmolí' (rojo) con respecto a AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y R (0:0:100:0, R:A = 1:0) (Figuras 1.4 y 1.5).



Cuadro 1.3. Concentración de clorofila a, clorofila b, carotenoides y relación clorofila a/b en plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, R:A = 0,6:1); luz roja (R, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Factor	Nivel	Clorofila a	Clorofila b	Carotenoides	Relación clorofila
		$\mu\text{g g PF}^{-1}$	$\mu\text{g g PF}^{-1}$	$\mu\text{g g PF}^{-1}$	a/b
Luz (L)	A (100:0:0:0 <sup>1</sup> )	198,6 ± 27,5c <sup>2</sup>	42,0 ± 6,0b	53,7 ± 7,8b	4,8 ± 0,1b
	AVR1 (52:27:21:0)	220,5 ± 37,4b	45,2 ± 10,8b	73,9 ± 9,0a	5,3 ± 0,4a
	AVR2 (29:53:17:1)	271,1 ± 28,9a	73,6 ± 10,3a	70,5 ± 7,7a	3,8 ± 0,1d
	R (0:0:100:0)	122,0 ± 19,5e	32,5 ± 5,6c	34,9 ± 5,2c	3,8 ± 0,1d
	Luz ambiente (control) (29:16:29:26)	143,3 ± 24,5d	36,1 ± 8,4c	49,8 ± 7,6b	4,2 ± 0,3c
Cultivar (C)	Levistro	149,9 ± 26,4b	33,2 ± 7,4b	46,8 ± 9,3b	4,7 ± 0,4a
	Carmolí	232,5 ± 38,9a	58,5 ± 10,6a	66,3 ± 9,0a	4,0 ± 0,3b
L x C	A x Levistro	157,4 ± 13,0e	33,0 ± 3,3ef	40,6 ± 3,0d	4,8 ± 0,2b
	A x Carmolí	240,0 ± 22,2c	50,9 ± 4,6d	66,9 ± 4,9b	4,7 ± 0,1b
	AVR1 x Levistro	152,9 ± 13,2e	25,4 ± 2,6g	67,9 ± 11,5b	6,1 ± 0,2a
	AVR1 x Carmolí	288,1 ± 17,0b	65,1 ± 4,8b	79,9 ± 4,1a	4,5 ± 0,1c
	AVR2 x Levistro	230,3 ± 14,4c	58,3 ± 4,5c	59,2 ± 3,5c	4,0 ± 0,1d
	AVR2 x Carmolí	312,0 ± 25,1a	88,8 ± 8,6a	81,9 ± 6,4a	3,5 ± 0,1g
	R x Levistro	106,8 ± 13,4f	27,6 ± 3,6fg	29,6 ± 3,4e	3,9 ± 0,2de
	R x Carmolí	138,0 ± 4,0e	37,3 ± 3,4e	40,1 ± 3,1d	3,7 ± 0,4c
	Luz ambiente x Levistro	102,2 ± 10,1f	21,6 ± 2,9g	36,8 ± 3,6de	4,8 ± 0,2b
	Luz ambiente x Carmolí	184,4 ± 15,4d	50,7 ± 5,2d	62,8 ± 4,3bc	3,7 ± 0,1cd
Significancia					
L		*	*	*	*
C		*	*	*	*
L x C		*	*	*	*

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para el factor o interacción, según corresponda, para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=4) ± DE.

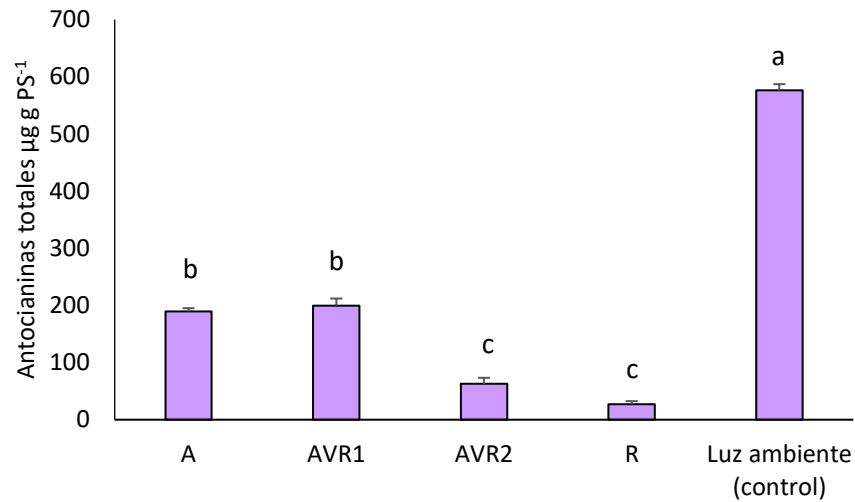


Figura 1.4. Concentración total de antocianinas de las plántulas de lechuga 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, 100:0:0:0; R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, 52:27:21:0, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, 29:53:17:1, R:A = 0,6:1); rojo (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n=4$ )  $\pm$  DE.

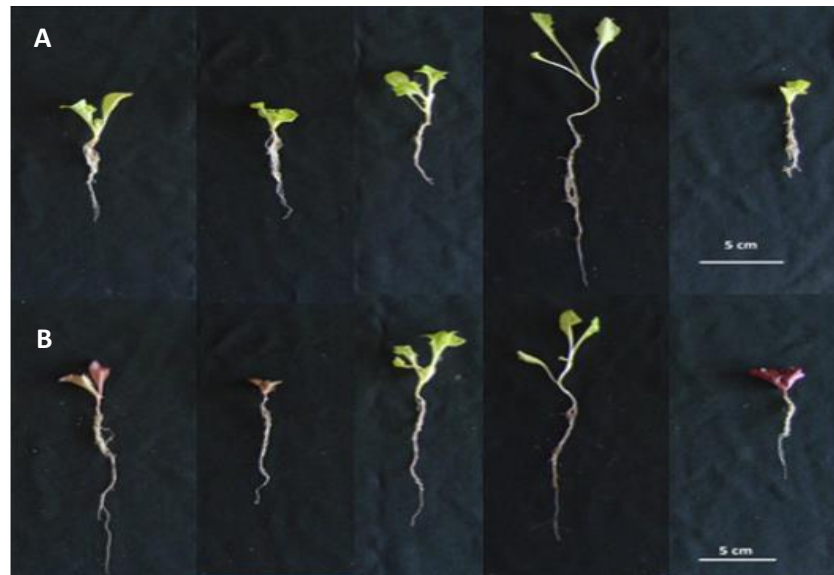


Figura 1.5. Morfología de plántulas de lechuga 'Levistro' (verde) (A) y 'Carmolí' (rojo) (B) cultivadas bajo diferentes tratamientos de luz. De izquierda a derecha, plantas tratadas con luz azul (A, 100:0:0:0; R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, 52:27:21:0, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, 29:53:17:1, R:A = 0,6:1); rojo (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.



### 1.3.3. Ensayo 3. Crecimiento de las plantas jóvenes de lechuga cultivadas en invernadero

#### 1.3.3.1. Características agronómicas

La aplicación de los distintos espectros de luz LED durante el crecimiento de las plántulas, en cámara con temperatura controlada, tuvieron un efecto posterior en las características agronómicas de las plantas crecidas en invernadero bajo solo luz ambiente durante 14 días. En particular, las plantas jóvenes de lechuga, cuyas plántulas crecieron bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), incrementaron significativamente el peso fresco en comparación con las plantas jóvenes que se originaron de plántulas cultivadas bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), en un 16,5% y 18,9%, respectivamente (Cuadro 1.4).

Por otro lado, el peso seco de las plantas a la cosecha, es decir, 14 días post-trasplante, se vio significativamente afectado tanto por el espectro de luz LED como por el cultivar, sin una interacción significativa entre ambos factores (Cuadro 1.4). En concreto, las plantas jóvenes que se originaron de plántulas cultivadas bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) disminuyeron significativamente el PS, respecto a las plantas que derivaron de plántulas que fueron cultivadas bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), en un 14,3%. Por otro lado, entre cultivares, 'Levistro' (verde) mostró un mayor PS que 'Carmolí' (rojo) (Cuadro 1.4).

Por otro parte, el número de hojas se vio significativamente afectado por la interacción de los espectros de luz aplicados durante el crecimiento de las plántulas y el cultivar. Específicamente, las plantas procedentes de plántulas cultivadas bajo AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y A (100:0:0:0, R:A = 0:1) aumentaron el número de hojas en 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo), respectivamente. Además, entre ambos cultivares, 'Levistro' (verde) tuvo un número de hojas significativamente mayor que 'Carmolí' (rojo) (Cuadro 1.4).

#### 1.3.3.2. Concentración de pigmentos

La concentración de CHL a, CHL b y la relación CHL a/b se vieron afectados por la interacción del espectro de luz aplicado en estado de plántula con el cultivar. Así, las plantas de 'Carmolí' (rojo), independiente del espectro de luz que recibió la plántula, aumentaron significativamente la concentración de CHL a en comparación a las plantas de 'Levistro' (verde) que se originaron de plántulas cultivadas bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0), seguida de AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1), AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) y A (100:0:0:0, R:A = 0:1) (Cuadro 1.5). Por su parte, la concentración de CHL b se incrementó significativamente en las plantas de 'Carmolí' (rojo) que derivaron de plántulas que fueron crecidas bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) en comparación a las plantas de 'Levistro' (verde) que se originaron de plántulas cultivadas bajo los distintos espectros de luz y a las plantas de 'Carmolí' (rojo) procedentes de plántulas tratadas bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) y A (100:0:0:0, R:A = 0:1) (Cuadro 1.5). En cuanto a la relación CHL a/b, las plantas de 'Levistro' (verde) cuyas plántulas fueron cultivadas bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) mostraron un valor significativamente superior que el resto de las interacciones, exceptuando a las plantas de 'Levistro' (verde) que se originaron de plántulas cultivadas bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) (Cuadro 1.5). Por otro lado, la concentración de CAR sólo se vio afectado por los espectros de luz LED (Cuadro 1.5). En particular, las plantas que derivaron de plántulas tratadas con R (0:0:100:0,



R:A = 1:0) seguido de AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) presentaron una mayor concentración de CAR con respecto a los otros espectros de luz LED (Cuadro 1.5).

Cuadro 1.4. Peso fresco, peso seco, porcentaje de peso seco y número de hojas de las plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (roja) cultivadas bajo solo luz ambiente en invernadero durante 14 días y cuyas plántulas crecieron bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, R:A = 0,6:1); luz roja (R, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Factor	Nivel	Peso fresco	Peso seco	Peso seco	Número	
		g planta <sup>-1</sup>	g planta <sup>-1</sup>	%	de hojas planta <sup>-1</sup>	
Luz (L)	A	(100:0:0:0 <sup>1</sup> )	24,0 ± 3,4a <sup>2</sup>	1,6 ± 0,2a	6,6 ± 0,2	6,9 ± 0,5a
	AVR1	(52:27:21:0)	20,6 ± 3,0b	1,4 ± 0,2ab	6,8 ± 0,3	6,6 ± 0,6ab
	AVR2	(29:53:17:1)	24,5 ± 3,8a	1,6 ± 0,1a	6,5 ± 0,3	7,1 ± 0,9a
	R	(0:0:100:0)	18,8 ± 2,2b	1,2 ± 0,3b	6,4 ± 0,2	5,7 ± 0,2c
	Luz ambiente (control)	(29:16:29:26)	20,6 ± 2,6b	1,4 ± 0,2a	6,9 ± 0,5	6,3 ± 0,7b
Cultivar (C)	Levistro		26,1 ± 2,9a	1,7 ± 0,2a	6,5 ± 0,4	7,4 ± 0,5a
	Carmolí		17,3 ± 1,6b	1,2 ± 0,1b	6,8 ± 0,2	5,6 ± 0,4b
L x C	A x Levistro		28,8 ± 3,1	1,9 ± 0,2	6,4 ± 0,3	7,7 ± 0,4b
	A x Carmolí		19,2 ± 1,7	1,3 ± 0,1	6,7 ± 0,2	6,2 ± 0,4c
	AVR1 x Levistro		24,5 ± 2,4	1,6 ± 0,2	6,6 ± 0,3	7,4 ± 0,3b
	AVR1 x Carmolí		16,7 ± 2,2	1,2 ± 0,1	7,0 ± 0,3	5,7 ± 0,4cd
	AVR2 x Levistro		30,6 ± 2,8	2,0 ± 0,3	6,4 ± 0,4	8,6 ± 0,3a
	AVR2 x Carmolí		18,4 ± 1,3	1,2 ± 0,1	6,6 ± 0,2	5,6 ± 0,5cd
	R x Levistro		22,3 ± 1,5	1,4 ± 0,1	6,1 ± 0,2	6,1 ± 0,3c
	R x Carmolí		15,3 ± 1,1	1,0 ± 0,1	6,7 ± 0,2	5,2 ± 0,2d
	Luz ambiente x Levistro		24,3 ± 2,5	1,7 ± 0,2	7,0 ± 0,7	7,2 ± 0,5b
Luz ambiente x Carmolí		16,9 ± 0,8	1,2 ± 0,1	6,8 ± 0,3	5,3 ± 0,5d	
		Significancia				
L		*	*	NS <sup>3</sup>	*	
C		*	*	NS	*	
L x C		NS	NS	NS	*	

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para el factor o interacción, según corresponda, para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=4) ± DE. <sup>3</sup>No significativo.



Cuadro 1.5. Concentración de clorofila a, clorofila b, carotenoides y relación clorofila a/b de plantas de lechuga 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo) cultivadas bajo solo luz ambiente en invernadero por 14 días y cuyas plántulas crecieron bajo diferentes tratamientos de luz: luz azul (A, R:A = 0:1); luz mixta 1 (AVR1, R:A = 0,4:1); luz mixta 2 (AVR2, R:A = 0,6:1); luz roja (R, R:A = 1:0) y control en luz ambiente (R:A = 1:1). La RFA de todos los tratamientos de luz LED y el control fue 55 y 451  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Factor	Nivel	Clorofila a		Clorofila b		Carotenoides		Relación clorofila	
		$\mu\text{g g PF}^{-1}$		$\mu\text{g g PF}^{-1}$		$\mu\text{g g PF}^{-1}$		a/b	
Luz (L)	A	(100:0:0:0 <sup>1</sup> )	329,9 ± 67,5b <sup>2</sup>	109,8 ± 33,3	77,6 ± 13,4c	3.5 ± 0.4			
	AVR1	(52:27:21:0)	338,1 ± 62,4b	117,0 ± 33,9	77,1 ± 11,0c	3.2 ± 0.3			
	AVR2	(29:53:17:1)	354,2 ± 65,7ab	117,2 ± 31,1	84,1 ± 13,3ab	3.3 ± 0.3			
	R	(0:0:100:0)	366,4 ± 51,3a	117,0 ± 25,7	88,9 ± 11,3a	3.3 ± 0.3			
	Luz ambiente (control)	(29:16:29:26)	352,5 ± 66,0ab	126,4 ± 38,8	80,8 ± 12,2bc	3.2 ± 0.4			
Cultivar (C)	Levistro		236,5 ± 29,4b	62,7 ± 9,0b	60,5 ± 7,5	3.8 ± 0.2a			
	Carmolí		459,9,5 ± 26,1a	172,3 ± 23,2a	102,9 ± 4,6	2.8 ± 0.2b			
L x C	A x Levistro		209.2 ± 28.0c	53,5 ± 9,7d	53,9 ± 7,3	4,1 ± 0,4a			
	A x Carmolí		450.6 ± 29.7a	166,2 ± 21,3b	101,2 ± 4,5	2,8 ± 0,2c			
	AVR1 x Levistro		228.0 ± 23.0c	61,8 ± 6,6cd	58,5 ± 6,1	3,7 ± 0,2b			
	AVR1 x Carmolí		448.2 ± 32.8a	172,2 ± 26,7ab	95,8 ± 5,2	2,7 ± 0,2cd			
	AVR2 x Levistro		232.9 ± 26.3c	62,5 ± 6,3cd	60,2 ± 7,2	3,7 ± 0,1b			
	AVR2 x Carmolí		475.6 ± 19.9a	171,9 ± 19,1ab	108,1 ± 2,2	2,9 ± 0,2c			
	R x Levistro		280.0 ± 30.6b	76,7 ± 10,3c	70,0 ± 7,7	3,7 ± 0,2b			
	R x Carmolí		452.8 ± 23.1a	157,3 ± 19,8b	107,9 ± 3,4	3,0 ± 0,2c			
	Luz ambiente x Levistro		232.6 ± 29.6c	59,2 ± 7,7cd	59,9 ± 7,7	3,9 ± 0,1ab			
	Luz ambiente x Carmolí		472.5 ± 22.0a	193,6 ± 25,6a	101,7 ± 4,1	2,5 ± 0,2d			
Significancia									
L		*	NS <sup>3</sup>	*	NS				
C		*	*	NS	*				
L x C		*	*	NS	*				

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para el factor o interacción, según corresponda, para la Prueba LSD de Fisher ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=4) ± DE. <sup>3</sup>No significativo.



#### 1.4. Discusión

##### 1.4.1. Ensayo 1. Germinación de semillas de lechugas verdes y rojas

La luz es un factor crucial para la germinación de las semillas de lechuga (Cantliffe et al., 2000; Neff, 2012; Paniagua et al., 2016). El espectro de luz afecta principalmente al porcentaje de germinación de las semillas de lechuga (Contreras et al., 2009). Según los resultados de este estudio, las luces LED con mayor componente azul (AVR1 y A) dieron lugar a un proceso de germinación más rápido y a un mayor número de semillas germinadas por día en 'Levistro' (verde). Al mismo tiempo, la luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) retrasó la germinación y disminuyó el número de semillas germinadas por día en 'Carmolí' (rojo) (Cuadro 1.1), indicando que las respuestas son dependientes del cultivar. Evenari et al. (1957) encontraron que la región azul del espectro de luz presenta efectos de promoción e inhibición de la germinación en semillas de lechuga. Small et al. (1979) mencionaron que la luz azul podía inducir la germinación en semillas de lechuga latentes. De manera similar, Shinomura et al. (1996) identificaron algunas respuestas a la luz azul a través del fitocromo A (phyA) en *Arabidopsis*, desencadenando irreversiblemente la fotoinducción de la germinación de las semillas al ser irradiadas con una intensidad de luz azul extremadamente baja. Al mismo tiempo, Poppe et al. (1998) sugirieron el papel de phyA en la promoción de la germinación de las semillas por la luz azul, que reduce las tasas de germinación en el tipo salvaje y en los mutantes phyA. Los mismos autores encontraron que la inducción cuantitativa de los mutantes phyB mediante luz azul era similar al tratamiento con luz blanca en los mutantes phyA y phyB de tipo salvaje. Esta respuesta demostraría el papel dominante de phyA en la promoción de la germinación de las semillas mediante luz azul. Por otro lado, de acuerdo con Yamaguchi y Kamiya (2002) y Sawada et al. (2008), la luz roja promovió la germinación de las semillas al aumentar los niveles de giberelina mediada por el fitocromo, aunque la luz roja también activa el fitocromo B (phyB) (Cho et al., 2012). Este estudio indica que las semillas de ambos cultivares de lechuga verde y roja bajo la luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) mostraron un porcentaje de germinación menor en un 2% que el control en oscuridad, alcanzando un porcentaje de germinación del 97,5% (Cuadro 1.1). Este porcentaje de germinación fue sustancialmente mayor que el observado por Sawada et al. (2008), quienes observaron un 80% de germinación bajo luz roja ( $30 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , única aplicación de 3 h) en la lechuga 'Grand Rapids'. La diferencia en los resultados puede deberse a que el efecto de la luz depende de la especie y del cultivar (Naznin et al., 2019). Por otro lado, en 'Levistro' (verde) y 'Carmolí' (rojo), la germinación fue estimulada principalmente por luces LED de mayor componente azul (A y AVR1), lo que denota una acción significativa de la luz azul.

##### 1.4.2. Ensayo 2 y 3. Crecimiento de las plántulas de lechuga verde y roja cultivadas en cámara de crecimiento y su efecto posterior sobre el cultivo en invernadero bajo luz ambiente

Según este estudio, los diferentes espectros de luz y el cultivar afectaron el PF de las plántulas, mientras que la interacción de estos factores influyó significativamente en el PPS y la longitud de las hojas. En particular, R (0:0:100:0, R:A = 1:0) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) promovieron un mayor PF en las plántulas de lechuga dado a la excesiva elongación de las hojas (Cuadro 1.2; Figura 1.5), especialmente bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0). De manera similar, Tosti et al. (2018)





observaron que la luz roja ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz) aumentó el crecimiento de la lechuga verde 'Gentilina' treinta y un días luego de la emergencia, mientras que Battistoni et al. (2021) observaron un impacto positivo en el PF de la espinaca cuando la luz ambiente del invernadero se enriqueció con luz roja durante 26 días ( $26 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 7 h luz). Ngilah et al. (2018) encontraron hojas etioladas, largas y estrechas en la lechuga roja 'Red Fire' cultivada bajo luz roja monocromática después de tres semanas posterior a la siembra. De acuerdo con la literatura, la luz roja puede actuar en diferentes procesos morfológicos. Por ejemplo, Tosti et al. (2018) señalaron que la luz roja favoreció la expansión celular de las hojas de lechuga. También puede promover la longitud de los brotes en el pasto de trigo (Benincasa et al., 2020) y el crecimiento del hipocótilo en las plántulas de pepino (Hernández y Kubota (2016). Los resultados de Casal et al. (2014) indicaron que una baja relación rojo/rojo-lejano inhibe efectivamente el crecimiento del hipocótilo a través de phyA; por lo tanto, una mayor proporción de luz roja estimularía la elongación del hipocótilo. Así, este efecto del componente rojo de la luz explicaría el excesivo alargamiento de las plántulas de ambos cultivares encontrado en el presente estudio bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) (Figura 1.5). Por el contrario, los resultados de Kwack et al. (2015) indicaron que la elongación del hipocótilo fue significativamente inhibida por el aumento de la intensidad de la luz azul en los brotes de alfalfa, brócoli, trébol, colirrábano, rábano y rábano rojo, lo cual estaría mediado por los criptocromos (Hernández y Kubota, 2016). Estos resultados concuerdan con lo observado en este estudio, en que los tallos de la plántulas de lechuga de ambos cultivares fueron más cortos bajo los espectros con mayor componente azul, es decir, en A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) (Figura 1.5). Según estos resultados, la inhibición de la elongación del hipocótilo bajo luz azul fue crucial en el desarrollo de las plántulas manteniendo la calidad y la forma de roseta característica de las lechugas verdes y rojas. Además, los espectros de luz LED aplicados durante el crecimiento de las plántulas tuvieron un efecto posterior en las características agronómicas de las plantas cosechadas 14 días después del trasplante. En particular, las plantas de lechuga cultivadas en el invernadero bajo solo luz ambiente y cuyas plántulas fueron tratadas previamente con A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) fueron significativamente más pesadas que las plantas tratadas con los otros tratamientos de luz LED luego de 14 días post-trasplante. El mayor PF de las plantas en el invernadero se explicaría por el mayor PF de las correspondientes plántulas después de la aplicación de los espectros de luz. Debido a que las correlaciones de PF entre las plantas y las plántulas alcanzaron coeficientes moderados para A ( $r=0,47$ ;  $p=0,05$  y  $R^2=0,2131$ ) y AVR2 ( $r=0,66$ ;  $p=0,0027$  y  $R^2=0,4326$ ), otros factores también podrían dilucidar el mayor PF bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1). Por ejemplo, el mayor número de hojas y la elevada relación CHL a/b también explicarían el aumento de peso. Una relación CHL a/b elevada influye directamente en la capacidad fotosintética de las plantas (Li et al., 2018). Según Hernández y Kubota (2016) la apertura estomática es estimulada por la luz azul, aunque la luz azul ( $10 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) superpuesta a la luz roja ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) induce una mayor apertura estomática (Hosotani et al., 2021). Además, la conductancia estomática aumenta por la exposición a la luz roja (Hosotani et al., 2021). Por lo tanto, existiría una acción sinérgica entre la fracción azul y roja de la luz respecto al comportamiento estomático. Por el contrario, las plantas cuyas plántulas se cultivaron bajo la luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) mostraron el menor PF



durante los 14 días del cultivo en invernadero, a pesar de que dichas plántulas presentaron un mayor PF frente al control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) cuando se cultivaron en cámara de crecimiento. Así mismo, las plántulas cultivadas bajo luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) mostraron un menor PS, lo que indicaría que el mayor PF se debió a un mayor contenido de agua. En consecuencia, también se observó un menor PPS bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) (Cuadro 1.2). Por su parte, AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) también causó una disminución significativa en el porcentaje de peso seco en las plántulas de ambos cultivares, lo que se debió a un menor PS. Por otra parte, Okamoto et al. (1997) observaron que el peso seco varió con la relación rojo:azul. En particular, relaciones rojo:azul altas, de entre 2,3:1 y 9:1, promueven más la acumulación de peso seco que una relación de 1,5:1. En la presente investigación, relaciones rojo:azul superior a 0,6:1, como las observadas en AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y luz de espectro rojo (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0), provocaron una disminución significativa de la acumulación de peso seco en las plántulas de lechuga. Por el contrario, espectros con alto componente azul (> 52%), tales como A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1), afectaron positivamente el PPS de las plántulas, superando el 10%. En 'Carmolí' (rojo), los mismos espectros de luz (A y AVR1) promovieron un PPS similar respecto al control en luz ambiente, mientras que en 'Levistro' (verde), AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) aumentó significativamente el PPS de las plántulas. Este resultado se debe a que los espectros con un mayor componente azul (> 52%) promovieron un mayor PPS en las plántulas (Cuadro 1.2). Del mismo modo, los espectros con componente azul aumentaron el PS de los brotes y las raíces de las plántulas de lechuga en comparación con las plántulas cultivadas bajo una lámpara fluorescente blanca (Johkan et al., 2010). Asimismo, Hogewoning et al. (2010) mencionaron que el peso seco foliar por unidad de superficie foliar en el pepino aumentó en la medida que aumentaba el porcentaje del componente azul, hasta el 50%. Además, la adición de sólo un 7% de luz azul a la luz azul-roja evitó la disfuncionalidad del proceso fotosintético, que está relacionada con el crecimiento. Por el contrario, Chang y Chang (2014) observaron que espectros con un alto componente rojo (>42,8%) aplicados durante el crecimiento de plántulas de lechuga verde y luego en plantas maduras promovieron un mayor PS, induciendo un PPS superior al 12%. Mientras tanto, Johkan et al. (2012) observaron valores de PPS superiores al 14% en plantas de lechuga roja bajo lámparas blancas fluorescentes (300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) frente a los LED verde monocromáticos (300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) aplicadas desde el día 10 al día 17 después de la siembra.

1.4.3. Ensayo 2 y 3. Concentración de pigmentos de las plántulas de lechuga verde y roja cultivadas en cámara de crecimiento y de las plantas cultivadas en invernadero bajo luz ambiente

La radiación fotosintéticamente activa (RFA) juega un papel esencial en la biosíntesis de CHL (Frank, 1946). La luz azul monocromática o combinada con otras longitudes de onda aumenta la acumulación de CHL (Clavijo-Herrera et al., 2018; Hernández y Kubota, 2016; Wang et al., 2016, Chung et al., 2020). Además, la luz azul puede revertir la baja acumulación de CHL bajo luz roja (Sood et al., 2005; Son et al., 2017). Según el presente estudio, el efecto del espectro de luz sobre la concentración de CHLs en las plántulas y las plantas después del trasplante dependió del cultivar (Cuadros 1.3 y 1.5). Las plántulas de ambos cultivares cultivadas bajo AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) promovieron significativamente una mayor concentración de CHL a y b, seguido de



A (100:0:0:0, R:A = 0:1) en 'Levistro' (verde) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) en 'Carmolí' (rojo). Al mismo tiempo, la luz roja monocromática (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) y el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) mostraron los valores más bajos, indicando que el equilibrio espectral fue relevante para la formación de CHLs. En las plantas crecidas en invernadero, que surgieron de plántulas cultivadas previamente bajo los distintos espectros de luz en cámara de crecimiento, se observó un patrón diferente. Por ejemplo, la concentración de CHL a en 'Carmolí' (rojo) no mostró diferencias significativas entre los distintos espectros de luz, sin embargo, las plantas de este cultivar presentaron una concentración de CHL a significativamente mayor que las plantas de 'Levistro' (verde) bajo los distintos espectros de luz. Por otro lado, las plantas de 'Levistro' (verde) que derivaron de plántulas tratadas con luz roja (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) mostraron una mayor concentración de CHL a y b respecto de los otros espectros de luz LED y el control en luz ambiente. En cuanto a la concentración de CHL b en las plantas de 'Carmolí' (rojo) se observó que aquellas que se originaron de plántulas que fueron cultivadas bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y R (0:0:100:0, R:A = 1:0) presentaron una concentración significativamente menor que el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). A pesar de estas diferencias, las plántulas de 'Levistro' (verde) cultivadas bajo AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) presentaron una relación CHL a/b significativamente mayor al resto de las interacciones (Cuadro 1.3). Por otra parte, las plantas de 'Levistro' (verde) que se originaron de plántulas crecidas bajo A (100:0:0:0, R:A = 0:1) incrementaron significativamente la relación CHL a/b en comparación al resto de las interacciones (Cuadro 1.5). Este resultado es apoyado por Johkan et al. (2010) en plántulas de lechuga, Wang et al. (2016) en lechuga madura, Yousef et al. (2021) en tomate, y Hogewoning et al. (2010) en pepino, ya que, observaron que la luz azul monocromática produjo siempre una mayor relación CHL a/b con respecto a la luz roja monocromática y luz blanca fluorescente. La mayor relación CHL a/b se debió principalmente a una baja concentración de CHL b tanto en las plántulas como en las plantas de 'Levistro'. Este pigmento absorbe principalmente la luz azul-púrpura (Li et al., 2018) y es el principal componente del complejo cosechador de luz (Cammarisano et al., 2021). Por lo tanto, este resultado indicaría un menor complejo cosechador de luz por centro de reacción, lo que sugiere que las plántulas sometidas a luces con mayor componente azul (>52%) son más eficientes en el aprovechamiento de la luz. Por otro lado, Zhang et al. (2016) observaron una disminución de la relación CHL a/b debido a una mayor concentración de CHL b en respuesta a una baja intensidad ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Sin embargo, en este estudio, la baja intensidad no afectó la concentración de CHL y la relación CHL a/b en las plántulas, sino más bien fue el espectro, ya que, las plántulas mantenidas con luz ambiente con una intensidad que fue ocho veces superior a los tratamientos con luz LED no mostraron valores elevados en la concentración de CHL y en la relación CHL a/b.

Es relevante mencionar que la luz juega un papel crucial en la concentración de pigmentos. La literatura mostró que la concentración de CHL aumentó en las plantas de lechuga al aumentar el porcentaje del componente azul en relación con el rojo, desde un 0% al 100% (Son et al., 2017; Wang et al., 2016). El espectro azul contribuye a la síntesis y acumulación de las enzimas biosintéticas de la CHL (Sood et al., 2005). Por otro lado, varios estudios indican que la luz roja disminuye la concentración de CHL en la lechuga crecida bajo intensidades que fluctuaron entre  $133 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un fotoperiodo de entre 12 y 16 h luz (Chen et al.,



2014; Borowski et al., 2015; Naznin et al., 2019). También la disminuye en albahaca, espinaca, col rizada, pimiento cultivado cultivados con  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h luz (Naznin et al., 2019), en la hierba de trigo einkorn bajo  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo de 10 h luz (Bartucca et al., 2020) y en la col china sin cabeza cultivada con  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz (Fan et al., 2013). El presente estudio mostró que la concentración de CHL fue menor bajo luz roja monocromática (R, 0:0:100:0, R:A = 1:0) en las plántulas de lechuga (Cuadro 1.3). Fan et al. (2013) encontraron que los precursores de la biosíntesis de CHL, la protoporfirina IX, la proporfirina IX de Mg y el protoclorofilo en la col china sin cabeza eran los más bajo en la luz de espectro rojo en comparación a la luz de espectro azul, verde, amarillo, azul-rojo y lámpara de disprosio. Además, las plántulas bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) también mostraron una baja concentración de CHL, lo cual puede estar asociado a una mayor RFA que los tratamientos con los distintos espectros de luz LED ya que la alta intensidad de luz ( $500 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) retrasaría la síntesis de CHL durante el proceso de enverdecimiento mediante una señal metabólica, el cambio de la relación NADPH/NADP<sup>+</sup> plastidial derivado de la oxidasa alternativa mitocondrial (Zhang et al., 2016). Además, a altas intensidades de luz se ha observado que la tasa de degradación de CHL en las hojas puede ser mayor que la tasa de síntesis, lo que llevaría a una disminución de la concentración de CHL debido a la inhibición de la formación de cloroplastos (Ilić y Fallik, 2017). Fu et al. (2012) observaron una reducción de la concentración de CHL por encima de  $400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , lo que sugiere que las intensidades más altas afectan negativamente a la formación de CHL.

Los carotenoides protegen a las CHL del exceso de luz o de las longitudes de onda inadecuadas para la fotosíntesis, actuando, así como un filtro selectivo (Ilić y Fallik, 2017). Los carotenoides también pueden absorber el exceso de energía de la luz que, de otro modo, podría conducir a la formación de oxígeno singlete ( $^1\text{O}_2$ ) a partir de moléculas de CHL excitadas (Pizarro y Stange, 2009; Ilić y Fallik, 2017) ya que el exceso de energía de dichas moléculas se transfiere al oxígeno molecular, formando  $^1\text{O}_2$  (Dogra y Kim, 2020). Por otra parte, la luz es un factor esencial en la biosíntesis de CAR (Pizarro y Stange, 2009), y el espectro puede influir en la acumulación de CAR en los vegetales (Frede et al., 2018). El presente estudio muestra que el efecto del espectro sobre la concentración de CAR en las plántulas dependió del cultivar. Por el contrario, la concentración de CAR en las plantas después del trasplante fue afectada independientemente por el espectro de luz y el cultivar. En general, las plántulas de ambos cultivares registraron una alta concentración de CAR cuando crecieron bajo AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) en comparación con el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1). Sin embargo, después del trasplante, las plantas cuya plántula fue tratada con estas mismas luces no se diferenciaron significativamente del control en luz ambiente. Sólo las plantas cuya plántula fue cultivada previamente bajo R (0:0:100:0, R:A = 1:0) mostraron una mayor concentración de CAR que el control en luz ambiente. Johkan et al. (2010) encontraron que las plántulas de lechuga roja tratadas con luz azul-rojo ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz) tuvieron una mayor concentración de CAR en comparación con la luz fluorescente (FL) y la luz R a la misma RFA; sin embargo, las plantas cultivadas posteriormente en el invernadero no mostraron diferencias significativas. Por su parte, Amoozgar et al. (2017) indicaron que las concentraciones de CAR aumentaron en las



plantas lechuga verde 'Grizzly' cultivadas bajo luz azul y roja ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 14 h luz) en comparación con las plantas cultivadas en invernadero a la misma RFA.

Por otro lado, esta investigación mostró que 'Carmolí' (rojo) alcanzó una concentración de CAR significativamente mayor que 'Levistro' (verde) en las plántulas y en las plantas cultivadas en el invernadero. Chen et al. (2016) observaron que la luz roja-azul (R:A = 4:1) y fluorescente a una RFA de  $105 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz promovieron una concentración similar de CAR en plántulas de dos variedades de arroz, una de hoja verde y otra de hoja roja. Así, el espectro de luz y el cultivar son factores relevantes que afectan la concentración de CAR. Según Bohne y Linden (2002) y Frede et al. (2018) la luz de espectro azul actúa sobre la fitoeno sintasa y la fitoeno desaturasa, enzimas que contribuyen a la estructura central de la biosíntesis de CAR (Frede et al., 2018). Los resultados observados en esta investigación y la literatura sugieren que es probable que la acción sinérgica de la luz azul y roja se produzca durante la formación de carotenoides, activando los fotorreceptores de luz azul y roja, lo que puede haber llevado al aumento de estos pigmentos en las plántulas de lechuga bajo AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1) y AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) cultivadas en cámara de crecimiento. Sin embargo, el efecto del espectro puede quedar enmascarado en condiciones de invernadero por el espectro de la luz ambiente, que es más completo, así como también por la RFA. La RFA también desempeña un papel en la biosíntesis de carotenoides. Bajo una mayor intensidad de luz, el grado de fotooxidación es mayor que el de síntesis, y los CAR se desintegran (Simkin et al., 2003), lo que explicaría la baja acumulación de CAR en las plántulas de lechuga bajo el control en luz ambiente (29:16:29:26, R:A = 1:1) observada en esta investigación. Por el contrario, Brazaitytė et al. (2015) señalaron que las concentraciones de varios carotenoides en pak choi rojo y tatsoi fueron mayores bajo la iluminación de  $330$  a  $440 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y en mostaza a  $110$ - $220 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por lo tanto, el efecto de la intensidad es probablemente dependiente de la especie.

De acuerdo con la investigación de Stutte et al. (2009) y Baek et al. (2013) el espectro de luz puede incidir sobre la concentración de ANT en las plantas de lechuga. En particular, Stutte et al. (2019) observaron acumulación de ANT en las hojas emergentes de lechuga roja 'Outredgeous' bajo todos los tratamientos de luz (luz roja-azul, luz azul-verde-roja, luz roja, luz roja-rojo lejano y fluorescente) a  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con 18 h luz, sin embargo, la pigmentación no persistió hasta la cosecha (21 días después de la siembra) a menos que hubiera luz azul en el espectro. De manera similar, Baek et al. (2013) mencionaron que la concentración de ANT en lechuga 'Hongyeomjeokchukmyeon' y 'Aram', luego de 26 días de cultivo, fue mayor bajo las luces azul-roja con un 31% y 42% de luz azul en comparación con aquellas luces que presentaron un porcentaje de luz azul entre 11% y 24%. En la presente investigación, los espectros de luz con mayor componente azul (>52%), como A (100:0:0:0, R:A = 0:1) y AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1), a baja intensidad ( $55 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) promovieron la acumulación de ANTs en las plántulas de lechuga 'Carmolí' (roja). Las luces azules desempeñarían un papel esencial en la biosíntesis de ANT (Stutte et al., 2009; Baek et al., 2013) al activar los genes de las enzimas asociadas a su formación (Meng et al., 2004) mediadas por criptocromos (Stutte et al., 2009; Petrella et al., 2016). Por el contrario, la luz verde puede generar la respuesta opuesta a la inducida por la luz azul al inhibir la acumulación de ANTs (Zhang y Folta, 2012; Carvalho y Folta, 2016). De acuerdo con Zhang y Folta (2012) la reversión completa requiere la proporción 2:1 de verde:azul. Estos



datos podrían explicar la baja acumulación de ANTs observada en las plántulas 'Carmolí' (roja) bajo AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), cuyo espectro tuvo casi el doble de componente verde respecto al componente azul. Por otro lado, no se puede descartar el papel de la intensidad. Como se observa en el presente estudio, la alta intensidad de la luz ambiente (8 veces mayor que el resto de los tratamientos con distintos espectros de luz) aumentó la concentración de ANTs en las plántulas de 'Carmolí' (rojo) (Figuras 1.2 y 1.3). La biosíntesis de antocianinas depende de la intensidad de la luz, pero los resultados varían según la especie (Kang et al., 2013). Por ejemplo, Petrella et al. (2016) mencionaron que  $1000 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aportados por una iluminación de espectro blanco con lámparas de descarga de alta intensidad y lámparas de halogenuros metálicos son suficientes para aumentar más de 100 veces la concentración de ANTs en el pasto azul rugoso en comparación con las plantas cultivadas bajo luz ambiente del invernadero. En cambio, Kang et al. (2013) observaron una mayor concentración de ANTs en la lechuga 'Hongyeom Jeockchukmyeon' a  $290 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con respecto a RFA más bajas de 200, 230 y  $260 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  independiente del fotoperiodo aplicado (18, 9 o 6 h luz) y bajo un espectro de luz roja-azul-blanca (8:1:1). Según Trojak y Skowron (2017), el inicio de la síntesis y acumulación de ANTs se debe a una radiación excesiva para la capacidad de la maquinaria fotosintética y a una exposición repentina a la luz elevada que ejerce una acción protectora contra la radiación de luz elevada. Nuestros resultados mostraron que la concentración de ANTs responde a la luz azul y a la RFA. Por lo tanto, el efecto combinado de estos factores, observados en el control en luz ambiente, tuvo como consecuencia un aumento significativo de concentración de este pigmento en las plántulas de 'Carmolí' (rojo) en comparación a A (100:0:0:0, R:A = 0:1), AVR1 (52:27:21:0, R:A = 0,4:1), AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1) y R (0:0:100:0, R:A = 1:0) en un 305%, 289%, 919% y 2142%, respectivamente.

### 1.5. Conclusiones

La modificación del espectro a baja intensidad influye significativamente en las diferentes etapas de crecimiento de la lechuga, aunque las diferencias dependen del cultivar. Las luces de alto componente azul (>52%) afectan positivamente al proceso de germinación, acelerándolo y aumentando el porcentaje de germinación de las semillas por día. Asimismo, las luces de alto componente azul (>52%) mejoraron el PPS, la relación CHL a/b y la concentración de ANT en las plántulas de lechuga. Además, la luz de amplio espectro, como AVR2 (29:53:17:1, R:A = 0,6:1), afectó positivamente el PF de las plántulas y, junto con la luz azul A (100:0:0:0, R:A = 0:1), aumentaron el PF en aproximadamente un 18% en la lechuga joven, cultivada por 14 días en condiciones de luz ambiente en invernadero.



## **CAPÍTULO 2. Efecto del enriquecimiento de la luz ambiente en distintos periodos de cultivo sobre la calidad y la actividad antioxidante de plantas de lechuga cv. Lavinia**

Los resultados de este experimento han sido publicados en: Chilean Journal of Agricultural Research 2023; volumen 83(3). <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392023000300320>

### Resumen

El espectro luminoso desempeña un papel vital en el crecimiento y desarrollo de las plantas, influyendo en la fotosíntesis y la fotomorfogénesis. El objetivo fue evaluar el peso y la actividad antioxidante de las plantas de lechuga 'Lavinia' bajo espectros de luz LED con diferentes proporciones de rojo:azul (R:A) utilizados como enriquecimiento de la luz ambiente en un invernadero en diferentes periodos del año. Se aplicaron distintos espectros de luz LED durante 14 días, Azul (A), Blanco-r (Br), Blanco-R (BR), Rojo (R) y Blanco (B, como control). Así, el enriquecimiento de la luz ambiente con cada una de las luces LED rindió los siguientes espectros cuya relación A:V:R:RL y la relación R:A fueron, respectivamente: 50:20:20:105 y 0,4:1; 25:30:40:5 y 1,6:1; 15:15:63:7 y 4,2:1; 10:10:75:5 y 7,5:1 y 30:45:20:5 y 0,7:1 a principios de otoño, a finales de otoño y en invierno. A principios de otoño, a finales de otoño y en invierno, la radiación fotosintéticamente activa bajo los tratamientos de espectro de luz estuvo entre 361 y 495, 222 y 304, y 297 y 407  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. La lechuga mostró el mayor peso fresco a principios de otoño en comparación con el otoño tardío y el invierno, debido al mayor número de hojas. A principios de otoño, sólo la lechuga cultivada bajo luces con la mayor proporción R:A (R; 10:10:75:5 y 7,5:1) tuvo un peso inferior. En general, las lechugas suplementadas con proporciones R:A entre 1,6 (Br, 25:30:40:5) y 4,2 (BR, 15:15:63:7) tuvieron un porcentaje de peso seco significativamente mayor que el control. La concentración de fenoles totales (CFT) y la capacidad antioxidante (CA) fueron más elevados en las plantas a principios de otoño, seguido del invierno y finales de otoño. La luz con la mayor proporción R:A (R; 10:10:75:5; 7,5:1) disminuyó el CFT y la CA de las lechugas en los tres periodos de cultivo. Este estudio mostró que la calidad de las plantas de lechuga 'Lavinia' cultivadas a principios de otoño bajo proporciones R:A entre 1,6 y 4,2 aumentaron el porcentaje de peso seco, y un mayor componente rojo en la luz disminuyó la actividad antioxidante de las hojas.

### 2.1. Introducción

La lechuga (*Lactuca sativa* L.) es una importante hortaliza de hoja consumida principalmente en ensaladas frescas (Zhou et al., 2009); su demanda ha aumentado debido a su textura crujiente, agradable aroma, sabor, aspecto fresco y riqueza en compuestos fenólicos. Además, la lechuga se considera un alimento saludable por ser una buena fuente de compuestos bioactivos como compuestos fenólicos, vitaminas A y B1, y minerales como Fe y K (Carrasco y Sandoval, 2016). Los factores bióticos y abióticos pueden aumentar las sustancias biológicamente activas. Por ejemplo, dentro de los factores abióticos, la salinidad puede aumentar los compuestos antioxidantes (Flores et al., 2022b). Por otro lado, es ampliamente conocido que la luz es una de las más importantes en la modulación de la acumulación de fitoquímicos (Bian et al., 2014; Chen et al., 2014; Kwack et al., 2015) así como del crecimiento en vegetales (Bian et al., 2014; Hernández y Kubota, 2016). Lin et al. (2013) indicaron que los cambios en el espectro de luz



evocan diferentes respuestas morfogénicas y fotosintéticas. Estas respuestas pueden variar entre especies de plantas y, por lo tanto, ser específicas (Hernández y Kubota, 2016) y estar relacionadas con la etapa de crecimiento de la planta (Chen et al., 2014; Chang y Chang, 2014). En condiciones de tipo cerrado, Hernández y Kubota (2016) demostraron que el peso seco y fresco de las plántulas de pepino disminuyó con el aumento del flujo de fotones azules cuando las plantas se irradiaron con una combinación de flujo de fotones azules y rojos. En lechuga, Bian et al. (2016) observaron que la luz LED rojo-azul (R: B = 4:1) fue más eficaz que la luz LED blanca en facilitar el crecimiento de la lechuga a un mismo flujo de fotones fotosintéticos. Por el contrario, Lin et al. (2013) observaron que los pesos frescos de brotes y raíces de lechuga, el peso seco y la forma de las plantas tratadas con luz roja-azul fueron inferiores a las plantas tratadas con luz de espectro combinado con rojo, azul y blanco y lámparas fluorescentes. Sin embargo, cuando las lámparas fluorescentes se mezclaron con luces rojas o azules promovieron tanto el crecimiento de las plántulas de lechuga como el de las plantas a cosecha en relación con las lámparas fluorescentes solas (Chen et al., 2014). Por otra parte, Li y Kubota (2009) indicaron que los pesos fresco y seco de la lechuga *baby* aumentaron significativamente cuando la luz blanca se complementó con luz roja lejana en comparación con la luz blanca sola. Además, la luz rojo-azul combinada con otras longitudes de onda también puede favorecer el crecimiento de las plantas de lechuga. Por ejemplo, Chang y Chang (2014) mencionaron que el suministro de irradiación LED rojo-azul-UV-A (5,3:3,7:1,0, respectivamente) y rojo-azul cian (4,3:3,0:2,7, respectivamente) durante la fase vegetativa aumentó el peso fresco de las plantas de lechuga. Al mismo tiempo, la luz con espectro rojo-verde-azul (6,0:2,0:2,0, respectivamente) dio lugar a mayores atributos de biomasa en relación con la lámpara fluorescente y el tratamiento de luz con diferentes combinaciones de rojo y azul (Lin et al., 2018).

Por otro lado, la luz es una de las variables ambientales más críticas en la regulación de los compuestos bioactivos (Bian et al., 2014). Según Lin et al. (2013), adaptar los espectros de iluminación permite controlar la calidad nutricional de las plantas. En hortalizas como la alfalfa y los brotes de rábano rojo, Kwack et al. (2015) mostraron que la concentración de fenoles totales disminuyó al aumentar la intensidad de la luz roja. Bantis et al. (2016) informaron que dos cultivares de albahaca mostraron una alta concentración de fenoles totales bajo una luz LED con longitudes de onda azul, roja, verde y UV. Piovene et al. (2015) observaron un aumento de los compuestos antioxidantes en albahaca bajo diferentes proporciones de luz LED roja y azul. Del mismo modo, Wojciechowska et al. (2015) observaron una mayor concentración de fenoles totales y capacidad desintoxicante de radicales en canónigos suplementados con luz roja y azul en una proporción de 9:1.

Para las plantas de lechuga, la exposición continua a la luz en precosecha puede aumentar eficazmente las concentraciones de fitoquímicos (Bian et al., 2016). Pérez-López et al. (2018) observaron que el estrés lumínico leve impuesto durante un corto periodo de tiempo bajo una concentración de CO<sub>2</sub> ambiental o elevada aumentó la capacidad antioxidante y la concentración de fenoles totales en dos cultivares de lechuga. Según Li y Kubota (2009), la concentración de fenoles totales de la lechuga *baby* aumentó un 6% con luz roja suplementaria en comparación con la luz blanca usada como control. Samuolienė et al. (2012a) encontraron una mayor la concentración de fenoles totales en hojas de lechuga *baby* suplementadas con luz LED verde con





*peak* a 505 y 535 nm que con luz LED azul. Por otra parte, la mayor capacidad antioxidante se encontró para la luz verde (*peak* a 535 nm) y la luz azul (*peak* a 470 nm).

Como han mencionado muchos autores, la variación del espectro de luz podría potenciar los beneficios de la lechuga para la salud (Samuolienė et al., 2012a; 2012b; Bian et al., 2014). Sin embargo, los estudios sobre la suplementación de la luz ambiental con iluminación LED en el crecimiento de la lechuga en varios periodos del año son limitados. Por lo tanto, esta investigación tiene como objetivo analizar cómo la suplementación de diferentes espectros de luz en diferentes periodos del año afecta al peso, número de hojas y actividad antioxidante en plantas de lechuga 'Lavinia' cultivadas en hidroponía bajo un invernadero de plástico.

## 2.2. Materiales y métodos

### 2.2.1. Material vegetal y condiciones de cultivo

El experimento se realizó en un invernadero de capilla de plástico (8 m x 33 m) y 5,8 m de altura cenital equipado con un sistema de enfriamiento de pared húmeda y ventilador en la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile (33° 34' S, 70° 38' O, Santiago, Chile). Para cubrir el invernadero se utilizó una película de polietileno en la parte superior y en los laterales de 200  $\mu\text{m}$  de espesor con más del 90% de transmisión de luz global (Proamco, Chile).

La lechuga cultivar 'Lavinia' (Sakata, Bragança Paulista - São Paulo, Brasil) es una lechuga tipo hoja de roble de color verde claro, apta para la producción en sistemas hidropónicos durante todo el año. Es un cultivar de crecimiento rápido (tarda aproximadamente 30-40 días desde el trasplante hasta la cosecha). Las semillas de lechuga 'Lavinia' se sembraron en bandejas de 196 celdas utilizando turba (Kekkila profesional, Protekta, Chile) y perlita A6 (Harbolite Chile Ltda., Chile) en una proporción de 1:1 (v:v). Las bandejas sembradas se mantuvieron en el invernadero, y las plántulas se regaron por capilaridad, sumergiendo la sección media inferior de la bandeja en una lámina de agua hasta que la longitud de la raíz alcanzó 5 a 6 cm (25-30 días después de la siembra (DDS)). El sistema hidropónico se realizó en bandejas de plástico (40 cm x 30 cm x 6 cm) de 7,2 L de capacidad. En una lámina de poliestireno expandido se colocaron doce plantas por cada bandeja. La solución nutritiva utilizada fue la indicada por Sonneveld et al. (1990). El pH y la conductividad eléctrica se mantuvo entre 5,8 a 6,0 y 2  $\text{mS cm}^{-1}$ , respectivamente. La aireación se realizó con bombas de aire (Sobo, Sb-748, China) de 3,5  $\text{L min}^{-1}$ , obteniendo entre 8 y 9  $\text{mg de O}_2 \text{ L}^{-1}$ . Las bandejas se colocaron en un estante de 4 niveles. Se instalaron módulos LED al azar en cada nivel y cada módulo fue aislado utilizando un tablero delgado de fibra de madera opaco (Figura 2.1).

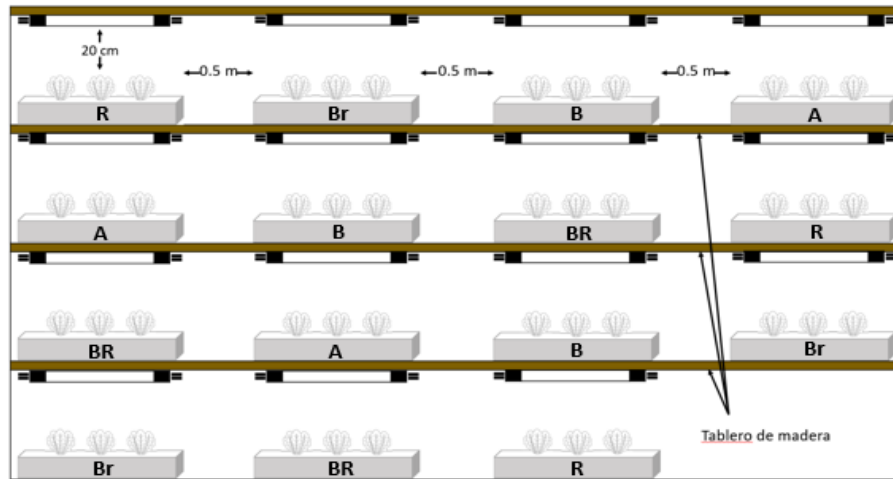


Figura 2.1. Diagrama de la disposición de los diferentes tratamientos de suplementación con luz LED en condiciones de invernadero. A: azul; Br: blanco -r; BR: blanco-R; R: rojo; B: blanco como control.

El enriquecimiento lumínico se llevó a cabo en tres periodos del año. El primer periodo fue del 2 al 16 de abril, coincidiendo con el inicio del otoño. El segundo periodo fue del 24 de mayo al 7 de junio, coincidiendo con el final del otoño. Por último, el tercer periodo correspondió entre el 10 y el 24 de agosto, coincidiendo con el invierno. Durante el experimento, la radiación fotosintéticamente activa (RFA) más alta por día fue a principios de otoño, seguida por la de invierno y la de finales de otoño (Figura 2.2). Durante el principio del otoño, el final del otoño y el invierno, la RFA promedio del ambiente fue de  $290 \pm 54,6$ ;  $130 \pm 73,7$  y  $216 \pm 72,6 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Figura 2.2). Además, la temperatura promedio durante el experimento fue más elevada a principios de otoño ( $20,0 \pm 6,2 \text{ }^\circ\text{C}$ ), seguida del invierno ( $16,2 \pm 6,4 \text{ }^\circ\text{C}$ ) y del final del otoño ( $12,5 \pm 6,2 \text{ }^\circ\text{C}$ ) (Cuadro 2.1). En concreto, la temperatura promedio a principios de otoño fue de  $3,8$  y  $7,5 \text{ }^\circ\text{C}$ , más alta que en invierno y a finales de otoño, respectivamente.

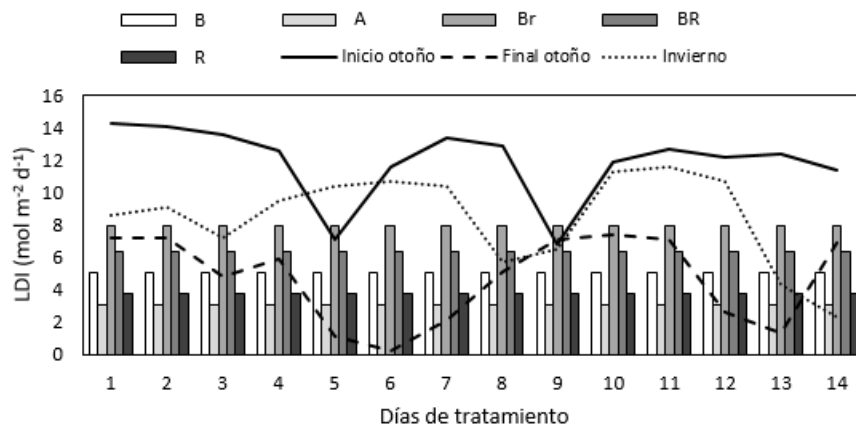


Figura 2.2. Luz diaria integral (LDI) para la luz ambiente en el invernadero en cada periodo (líneas) y LDI para cada lámpara durante el experimento. B: blanco como control; A: azul; Br: blanco -r; BR: blanco-R; R: rojo.



Cuadro 2.1. Temperatura, temperatura mínima, temperatura máxima y humedad relativa en el interior del invernadero durante el experimento realizado en cada periodo.

Periodo	Temperatura	Temperatura mínima	Temperatura máxima	Humedad relativa
	°C			%
Inicio de otoño (Abril)	20,0 ± 6,2 <sup>1</sup>	12,6 ± 1,5	29,6 ± 2,7	75,8 ± 2,6
Fin otoño (Mayo-Junio)	12,5 ± 6,2	6,1 ± 3,9	21,1 ± 5,3	74,6 ± 7,9
Invierno (Agosto)	16,2 ± 6,4	8,5 ± 3,1	24,5 ± 4,5	74,5 ± 6,0

<sup>1</sup>Valores corresponden al promedio más el error estándar.

### 2.2.2. Tratamientos de espectro de luz

Los tratamientos consideraron diferentes espectros de luz LED para enriquecer la luz ambiente dentro del invernadero. Las características de los tratamientos de luz fueron Blanco (B, como control) donde la relación azul:verde:rojo:rojo lejano y la relación rojo:azul (A:V:R:RL y R:A) fueron 30:45:20:5 y 0,7:1, respectivamente; Azul (A), A:V:R:RL = 50:20:20:10 y R:A = 0 4:1, respectivamente; Blanco-r (Br), A:V:R:RL = 25:30:40:5 y R:A = 1,6:1, respectivamente; Blanco-R (BR), A:V:R:RL = 15:15:63:7 y R:A = 4,2:1, respectivamente; y Rojo, A:V:R:RL = 10:10:75:5 y R:A = 7,5:1, respectivamente. El B se consideró como control porque el espectro fue más completo y similar a la luz ambiental. El enriquecimiento de la luz ambiente se llevó a cabo durante 14 días después del trasplante (fotoperiodo de 12 horas de luz de 8 am a 8 pm). La RFA promedio en los tratamientos se muestra en el Cuadro 2.2 para cada periodo. El espectro de cada tratamiento (Figura 2.3) y la RFA se determinaron con un espectrorradiómetro Lighting Passport Pro Essense (Asensetek, Taiwán). Las lámparas LED se colocaron a 20 cm por encima de la parte superior de las plantas. Se utilizó la misma altura para medir la RFA. La RFA promedio bajo cada tratamiento comprendió la radiación de la lámpara LED y la luz ambiental. En concreto, las luces LED A, Br, BR, R y B, tenían 71, 185, 146, 86 y 116  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Al mismo tiempo, la RFA ambiental fue, en promedio, de 290, 130 y 216  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a principios de otoño, finales de otoño e invierno, respectivamente, durante los 14 días en que se aplicaron los tratamientos de luz. Así entonces, la RFA bajo los distintos tratamientos en el periodo de crecimiento de inicio de otoño, fin de otoño e invierno varió entre 361 y 495, 201 y 315, y 287 y 401  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Descripción de los tratamientos de suplementación de luz (A, Azul; Br, Blanco-r; BR, Blanco-R; R, Rojo B y Blanco como control) aplicados para el crecimiento de las plantas de lechuga 'Lavinia' durante 14 días en cada periodo de crecimiento.

Luz	Espectro de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación Rojo:Azul (R:A)	RFA <sup>1</sup> ( $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )		
			Inicio otoño (Abril)	Fin otoño (Mayo- Junio)	Invierno (Agosto)
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	361	201	287
Blanco-r (Br)	25:30:40:5	1,6:1	495	315	401
Blanco-R (BR)	15:15:63:7	4,2:1	436	276	362
Rojo (R)	10:10:75:5	7,5:1	376	216	302
Blanco (B, control)	30:45:20:5	0,7:1	406	246	332

<sup>1</sup>Promedio de la radiación fotosintéticamente activa durante 14 días en cada periodo de crecimiento.

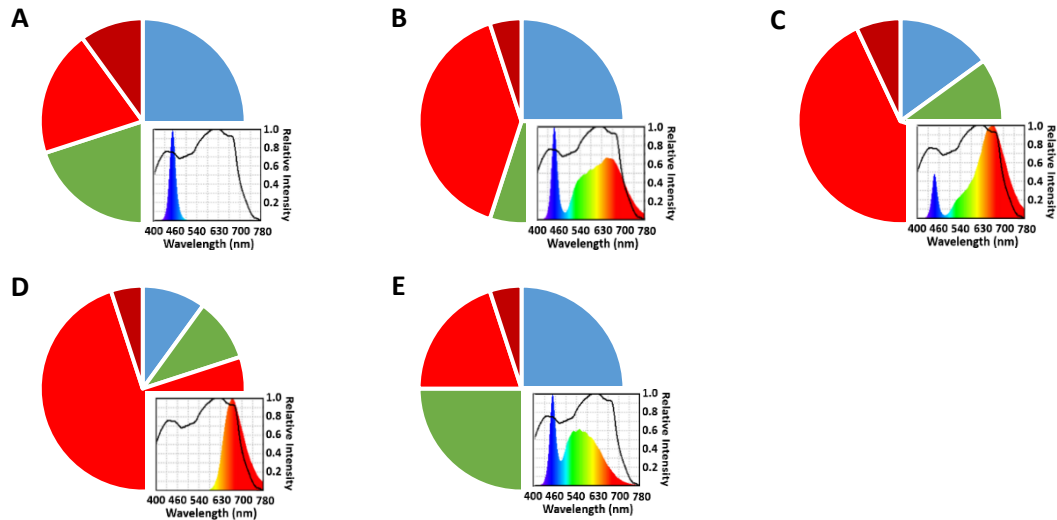


Figura 2.3. Caracterización del espectro resultante de cada tratamiento de luz al enriquecer la luz ambiente del invernadero con cada lámpara LED. La proporción de los componentes azul, verde, rojo y rojo lejano de la luz fue similar entre periodos. La imagen pequeña representa el espectro de cada lámpara LED utilizada en cada tratamiento. A: Luz azul (A; R:A = 0,4:1); B: Blanco-r (Br; R:A = 1,6:1); C: Blanco-R (BR; R:A = 4,2:1); D: Luz roja (R; R:A = 7,5:1); E: Luz blanca (B; R:A = 0,7:1; control).

### 2.2.3. Mediciones

Cada evaluación se llevó a cabo en nueve plantas por tratamiento, es decir, se eligieron tres plantas para cada repetición. Todas las mediciones se realizaron en plantas cultivadas en cada periodo de forma independiente tras 14 días desde el trasplante bajo diferentes espectros de luz.

2.2.3.1. Peso fresco: la medición se realizó de acuerdo con la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.1.

2.2.3.2. Porcentaje de peso seco: fue evaluado de acuerdo con la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.2.

2.2.3.3. Actividad antioxidante: La actividad antioxidante fue evaluada mediante la concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante, cuya metodología fue descrita en la sección de materiales y métodos puntos i.5 e i.6, respectivamente.

### 2.2.3.3. Diseño experimental y análisis estadístico

El experimento se estableció en un diseño completamente aleatorio con una estructura factorial de 5 x 3 con tres repeticiones. El modelo estadístico del ANDEVA fue:



$$y_{ijk} = \mu + L_i + S_j + LxS_{ij} + e_{ijk}$$

Donde  $y_{ijk}$  representó la  $k^{\text{a}}$  repetición ( $k = 1$  a  $3$ ) en el  $i^{\text{o}}$  nivel del factor espectro de luz ( $i = 1$  a  $5$ ) y el  $j^{\text{o}}$  nivel del factor periodo ( $j = 1$  a  $2$ ),  $L_i$  y  $S_j$  representaron los efectos principales del espectro de luz y el periodo de crecimiento, respectivamente,  $LxS_{ij}$  representó el efecto de interacción entre los factores principales, y  $e_{ijk}$  definió el término de error experimental para la unidad experimental  $y_{ijk}$ .

Cada repetición fue una bandeja de plástico independiente, y cada bandeja contuvo 12 plantas de lechuga. El primer factor fue el espectro de luz LED, que tuvo cinco niveles: Azul, Blanco-r, Blanco-R, Rojo y Blanco (control). El segundo factor correspondió al periodo del año: principios de otoño, finales de otoño e invierno. Los resultados se presentaron como promedio  $\pm$  error estándar (EE). Los datos se evaluaron mediante un análisis de la varianza y las diferencias entre los promedios se compararon mediante la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SAS<sup>®</sup> OnDemand for Academics.

### 2.3. Resultados

#### 2.3.1. Peso fresco

El peso fresco de la lechuga 'Lavinia' se vió afectado por la interacción del espectro de luz y el periodo de crecimiento (Cuadro 2.3). El enriquecimiento con luz roja (10:10:75:5), que promovió la mayor relación R:A (7,5:1), a principios de otoño causó el menor peso fresco en las plantas de lechuga ( $8,9 \pm 0,9$  g) en comparación con los otros tratamientos de enriquecimiento de luz. En concreto, el peso fresco fue un 25% inferior al de las plantas de lechuga producidas bajo el control (B, 30:45:20:5), cuya relación R:A fue de 0,7:1. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento de luz y el control (B, 30:45:20:5 y 0,7:1) a finales de otoño e invierno (Cuadro 4). Por otra parte, la lechuga mostró el mayor peso fresco a principios de otoño ( $11,6 \pm 2,4$  g) y fue significativamente diferente de las plantas de lechuga producidas a finales de otoño ( $3,4 \pm 0,6$  g) y de invierno ( $6,8 \pm 0,9$  g) (datos no mostrados). En general, el peso fresco de la lechuga a principios de otoño fue un 71,1 y un 42,5% superiores a los de finales de otoño e invierno, respectivamente, mientras que el de finales de otoño fue un 50,4% inferior al de invierno (Cuadro 2.4).



Cuadro 2.3. Resumen del análisis de la varianza para las cinco variables analizadas en el estudio.

Fuente de variación	gl <sup>1</sup>	Peso fresco		PMS <sup>3</sup>		Número de hojas		Capacidad antioxidante		Concentración de fenoles totales	
		CM <sup>2</sup>	p-val	CM	p-val	CM	p-val	CM	p-val	CM	p-val
Luz (L)	4	4,17	0,0075	23,28	<0,0001	0,11	0,7914	1915,17	<0,0001	192,34	<0,0001
Periodo (P)	2	275,86	<0,0001	1,64	<0,0031	14,27	<0,0001	8609,09	<0,0001	457,32	<0,0001
L x P	8	3,87	<0,0027	2,35	<0,0001	0,16	0,7729	207,33	<0,0002	54,12	<0,0001
Error <sup>4</sup>	44	0,98	-	0,23	-	0,26	-	36,52	-	4,18	-

<sup>1</sup>Grados de libertad. <sup>2</sup>Cuadrado medio. <sup>3</sup>Porcentaje de peso seco. <sup>4</sup>Error residual.

Cuadro 2.4. Peso fresco de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.

Luz	Tratamiento Luz		Peso fresco (g)		
	Espectro de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación Rojo:Azul (R:A)	Inicio otoño (Abril)	Fin otoño (Mayo-Junio)	Invierno (Agosto)
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	12,5 ± 2,0aA <sup>1</sup>	3,9 ± 0,4aC	6,5 ± 1,3aB
Blanca-r (Br)	25:30:40:5	1,6:1	13,5 ± 2,1aA	3,8 ± 0,7aC	6,6 ± 1,3aB
Blanca-R (BR)	15:15:63:7	4,2:1	13,0 ± 2,2aA	2,9 ± 0,9aC	8,0 ± 1,0aB
Rojo (R)	10:10:75:5	7,5:1	8,9 ± 0,9bA	3,3 ± 0,4aB	6,9 ± 1,3aA
Blanco (B, control)	30:45:20:5	0,7:1	11,8 ± 1,2aA	3,3 ± 0,7aC	6,2 ± 1,5aB

<sup>1</sup>Las letras minúsculas diferentes en las columnas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de tratamiento de luz dentro de cada nivel del periodo, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Las letras mayúsculas diferentes en las filas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles del periodo dentro de cada nivel de tratamiento de luz, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Promedio ( $n=3$ ) ± DE.



### 2.3.2. Porcentaje de peso seco (PPS)

Se observó una interacción significativa entre el espectro de luz y el periodo para el PPS de la lechuga (Cuadro 2.3). En todos los periodos, las plantas de lechuga suplementadas con WR 25:30:40:5; R:B = 4,2:1 tuvieron un PPS significativamente mayor que el control (W; 30:45:20:5; R:B = 0,7:1). Además, a finales de otoño e invierno, las plantas de lechuga suplementadas con Wr (25:30:40:5; R:B = 1,6:1) promovieron un PPS significativamente mayor que el control (W; 30:45:20:5; R:B = 0,7:1). Entre las estaciones, las plantas de lechuga suplementadas con B 50:20:20:10; 0,4:1 produjeron un mayor PPS a principios de otoño, con un  $5,4 \pm 2,0\%$ , en comparación con el otoño tardío, con un  $3,6 \pm 0,4\%$ . Mientras tanto, el control (W; 30:45:20:5; R:B = 0,7:1) tuvo un mayor PPS a principios de otoño ( $6,3 \pm 1,2\%$ ) y en invierno ( $5,9 \pm 1,5\%$ ) en comparación con el otoño tardío ( $4,6 \pm 0,7\%$ ). Además, las plantas de lechuga tratadas con Wr (25:30:40:5; R:B = 1,6:1) tuvieron un mayor PPS a finales de otoño ( $7,9 \pm 0,7\%$ ) y en invierno ( $8,3 \pm 1,3\%$ ) en comparación con el otoño temprano ( $5,8 \pm 2,1\%$ ) (Cuadro 2.5). En los demás espectros de luz, no se observaron diferencias significativas entre los periodos. Es interesante mencionar que bajo espectros con R:B entre 1,6:1 y 4,2:1, las plantas de lechuga acumularon un mayor PPS a finales de otoño e invierno, donde las condiciones climáticas fueron inferiores a las óptimas para esta especie en comparación con el inicio del otoño (Cuadro 2.5).

Cuadro 2.5. Porcentaje de peso seco (PPS) de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.

Luz	Tratamiento Luz		PPS (%)		
	Espectro de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación Rojo:Azul (R:A)	Inicio otoño (Abril)	Fin otoño (Mayo-Junio)	Invierno (Agosto)
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	$5,4 \pm 2,0$ bcA <sup>1</sup>	$3,6 \pm 0,4$ bB	$4,6 \pm 1,3$ cAB
Blanca-r (Br)	25:30:40:5	1,6:1	$5,8 \pm 2,1$ bcB	$7,9 \pm 0,7$ aA	$8,3 \pm 1,3$ aA
Blanca-R (BR)	15:15:63:7	4,2:1	$7,8 \pm 2,2$ aA	$8,7 \pm 0,9$ aA	$8,4 \pm 1,0$ aA
Rojo (R)	10:10:75:5	7,5:1	$4,7 \pm 0,9$ cA	$4,7 \pm 0,4$ bA	$5,4 \pm 1,3$ bcA
Blanco (B, control)	30:45:20:5	0,7:1	$6,3 \pm 1,2$ bA	$4,6 \pm 0,7$ bB	$5,9 \pm 1,5$ bA

<sup>1</sup>Las letras minúsculas diferentes en las columnas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de tratamiento de luz dentro de cada nivel del periodo, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Las letras mayúsculas diferentes en las filas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles del periodo dentro de cada nivel de tratamiento de luz, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Media ( $n = 3$ )  $\pm$  DE.

### 2.3.3. Número de hojas

El análisis de los resultados mostró que el número de hojas se vió afectado únicamente por el factor periodo (Cuadro 2.3). A principios de otoño,  $7,1 \pm 0,8$  hojas planta<sup>-1</sup> fue un número significativamente mayor que a finales de otoño con  $5,7 \pm 0,6$  hojas planta<sup>-1</sup> e invierno con  $5,4 \pm 0,5$  hojas planta<sup>-1</sup>. Esto significó que el número de hojas a principios de otoño fue significativamente mayor que a finales de otoño y en invierno, en un 31,5% y un 24,6%, respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre el final del otoño y el invierno (Figura 2.4).

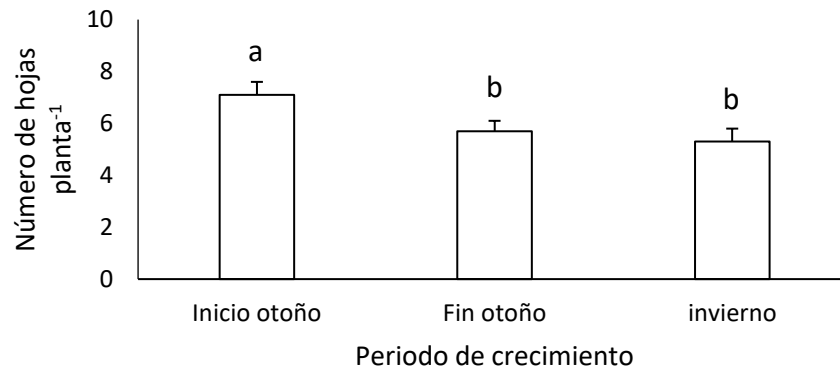


Figura 2.4. Número de hojas planta<sup>-1</sup> de la lechuga 'Lavinia' cultivada en diferentes periodos. Las letras minúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles del periodo según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ).

#### 2.3.4. Actividad antioxidante

##### 2.3.4.1. Concentración de fenoles totales (CFT)

La interacción de los factores afectó la concentración de fenoles totales (Cuadro 2.3). Durante el inicio del otoño y el invierno, las plantas de lechuga cultivadas bajo un espectro con una R:B más alta de 7,5:1 (R, 10:10:75:5) alcanzaron un 19,9% y un 12,7% menos que el control (W; 30:45:20:5; 0,7:1) durante los mismos periodos. Además, a principios de otoño, la CFT bajo WR (15:15:63:7; R:B = 4,2:1) fue significativamente mayor que a finales de otoño (Cuadro 6). Al mismo tiempo, la CFT bajo B (50:20:20:10; R:B = 0,4:1) mejoró considerablemente en orden desde principios de otoño, invierno y finales de otoño (Cuadro 2.6). Cabe destacar que, a pesar de las bajas temperaturas y la radiación en las estaciones de finales de otoño e invierno, las plantas de lechuga aumentaron la concentración de fenoles totales cuando el componente rojo del espectro se incrementó de R:B = 0,4:1 a R:B = 1,6:1 (Cuadro 2.6).

##### 2.3.4.2. Capacidad antioxidante

El efecto de la luz suplementaria sobre la capacidad antioxidante dependió del periodo del año (Cuadro 3). En particular, a principios de otoño e invierno, las plantas de lechuga bajo el control (W; 30:45:20:5; R:B = 0,7:1) alcanzaron la mayor capacidad antioxidante en comparación con los otros espectros de luz, excepto bajo Wr (25:30:40:5; R:B = 1,6:1). Por el contrario, la capacidad antioxidante más baja se observó en las plantas de lechuga bajo R (10:10:75:5; R:B = 7,5:1) en todos los periodos en comparación con los otros espectros de luz (Cuadro 2.7). Por otro lado, el control (W; 30:45:20:5; R:B = 0,7:1) y los espectros B (50:20:20:10; 0,4:1), WR (15:15:63:7; 4,2:1) y Wr (25:30:40:5; 1,6:1) a principios de otoño registraron una capacidad antioxidante significativamente mayor en las plantas de lechuga que en invierno y a finales de otoño. Por el contrario, R (10:10:75:5; R:B = 7,5:1) generó una menor capacidad antioxidante a finales de otoño que a principios de otoño e invierno (Cuadro 2.7). Al igual que la concentración de fenoles totales, la capacidad antioxidante aumentó cuando el componente rojo se incrementó en el espectro hasta un R:B de 1,6:1 (Cuadro 2.7) a pesar de que la temperatura y la radiación fueron menores a finales de otoño e invierno que a principios de otoño.





Cuadro 2.6. Concentración de fenoles totales de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.

Tratamiento de luz			Concentración fenoles totales (mg EAG g PS <sup>-1</sup> )		
Luz	Espectro de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación Rojo:Azul (R:A)	Fin otoño		
			Inicio otoño (Abril)	(Mayo-Junio)	Invierno (Agosto)
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	40,8 ± 1,1aA <sup>1</sup>	21,7 ± 1,3cC	27,7 ± 0,4aB
Blanca-r (Br)	25:30:40:5	1,6:1	41,1 ± 2,1aA	28,3 ± 1,3aB	28,8 ± 0,7aB
Blanca-R (BR)	15:15:63:7	4,2:1	27,2 ± 2,2bcA	22,0 ± 1,0bcB	25,6 ± 0,9aAB
Rojo (R)	10:10:75:5	7,5:1	25,0 ± 0,9cA	13,9 ± 1,3dB	24,7 ± 0,4aA
Blanco (B, control)	30:45:20:5	0,7:1	31,2 ± 1,2bA	26,6 ± 1,5abB	28,3 ± 0,7aAB

<sup>1</sup>Las letras minúsculas diferentes en las columnas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de tratamiento de luz dentro de cada nivel del periodo, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Las letras mayúsculas diferentes en las filas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles del periodo dentro de cada nivel de tratamiento de luz, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± DE.

Cuadro 2.7. Capacidad antioxidante de la lechuga 'Lavinia' cultivada bajo diferentes tratamientos de luz: Azul (A); Blanco-r (Br); Blanco-R (BR); Rojo (R); y Blanco (B, control) en cada periodo.

Tratamiento luz			Capacidad antioxidante (mg ET g PS <sup>-1</sup> )		
Luz	Espectro de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación Rojo:Azul (R:A)	Fin otoño		
			Inicio otoño (Abril)	(Mayo-Junio)	Invierno (Agosto)
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	93,5 ± 1,3bcA <sup>1</sup>	59,9 ± 2,0aB	70,2 ± 0,4bB
Blanca-r (Br)	25:30:40:5	1,6:1	106,6 ± 1,3abA	53,9 ± 2,1aC	84,7 ± 0,7aB
Blanca-R (BR)	15:15:63:7	4,2:1	90,3 ± 1,0cA	46,2 ± 2,2aC	65,1 ± 0,9bB
Rojo (R)	10:10:75:5	7,5:1	62,9 ± 1,3dA	31,5 ± 4,1bB	59,6 ± 0,4bA
Blanco (B, control)	30:45:20:5	0,7:1	117,4 ± 1,5aA	50,3 ± 1,2aC	85,4 ± 0,7aB

<sup>1</sup>Las letras minúsculas diferentes en las columnas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles de tratamiento de luz dentro de cada nivel del periodo, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Las letras mayúsculas diferentes en las filas indican diferencias estadísticamente significativas entre los niveles del periodo dentro de cada nivel de tratamiento de luz, según la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± DE.



## 2.4. Discusión

### 2.4.1. Peso fresco y porcentaje de peso seco

Según Kubota (2020), el crecimiento de las plantas se ve afectado por factores ambientales como la temperatura, el espectro luminoso y la intensidad. El presente estudio mostró que la interacción entre la luz y el periodo del año produjo el efecto más significativo sobre el peso fresco (Cuadro 2.3). El mayor peso fresco de las plantas de lechuga 'Lavinia' a principios de otoño en comparación con el otoño tardío y el invierno se debe al mayor número de hojas observado durante ese periodo (Figura 2.4) y a las condiciones ambientales (Cuadro 2.1; Figuras 2.1 y 2.3). El comienzo del otoño sería un periodo más adecuado para el cultivo de plantas de lechuga, ya que Maynard y Hochmuth (2006) mencionaron que la temperatura óptima de crecimiento de la lechuga es de 18 °C. Además, la radiación solar a principios de otoño fue más alta que a finales de otoño e invierno, añadiendo más RFA bajo los diferentes niveles de luz utilizados en este experimento (Figura 2.1). La mayor RFA podría favorecer el proceso de fotosíntesis que posteriormente afecta a todos los demás procesos fisiológicos relacionados con el transporte de fotosintatos en las plantas. Pennisi et al. (2020) y Zhang et al. (2018) indican que una PAR de 250  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sería adecuada para el crecimiento y la alta calidad de las plantas de lechuga verde 'Gentilina' y roja 'Ziwei'. Así, la menor RFA mostrada a finales de otoño podría ser limitada para las plantas de lechuga 'Lavinia' retrasando el crecimiento causado por la insuficiente calidad de la luz (Lin et al., 2013). Por otro lado, Hytönen et al. (2017) observaron que la acumulación de biomasa depende de la fotosíntesis impulsada por la absorción de luz de los pigmentos de clorofila. Según Marín-Ortiz et al. (2020), el espectro de absorción de los pigmentos fotosintéticos tiene dos rangos de absorción, entre 430 y 453 nm (región azul) y 642 y 662 nm (región roja). Por lo tanto, el proceso fotosintético se ve favorecido en esas longitudes de onda y bajo un espectro más completo y equilibrado, como la luz LED blanca, ya que podría penetrar mejor en el dosel de la planta que la luz LED rojo-azul (Lin et al., 2013). Lo anterior explicaría el menor peso fresco de las plantas de lechuga 'Lavinia' cultivadas bajo R (10:10:75:5) con la mayor relación R:B (7,5:1) y, por tanto, un espectro desequilibrado en comparación con los otros espectros de luz que presentaron una menor relación R:B y un espectro más equilibrado durante el inicio del otoño. Por otro lado, el mayor peso fresco bajo los espectros a principios de otoño podría deberse también a un cambio en el área foliar. Según Lin et al. (2013), el área foliar de la lechuga var. *capitata* (lechuga verde de cabeza ligeramente compacta) aumentó significativamente con un espectro rojo-azul-blanco en comparación con el rojo-blanco aplicado durante 15 días después de la siembra a una intensidad de 210  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y fotoperiodo con 16 h luz. Li y Kubota (2009) mencionaron que la longitud y el ancho de las hojas de la lechuga *baby* 'Red Cross' (lechuga roja de cabeza ligeramente compacta) aumentaron significativamente bajo luz blanca complementada con luz roja lejana (R:B = 1,2:1) en comparación con la luz blanca-roja, cuya relación R:B fue 4,6:1 aplicada durante 12 días (22 días después de la siembra) con una intensidad de 300  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo con 16 h luz. No obstante, algunos estudios han demostrado que el espectro rojo tiene un efecto positivo en el crecimiento y desarrollo de las plantas cuando se aplica solo o combinado con lámparas fluorescentes o iluminación ambiental (Olle y Viršilė, 2013; Battistoni et al., 2021). Wu et al. (2007) indicaron que la luz roja monocromática aumentó el área foliar en las plántulas de arveja en comparación con la luz blanca. De manera similar, Battistoni et al. (2021) observaron que la longitud de las hojas de espinaca aumentó significativamente bajo la luz ambiental complementada con luz roja



en el invernadero. Por el contrario, Flores et al. (2022a) observaron una mayor área foliar en lechuga Romana Long Blonde Galaica bajo luz de espectro con mayor componente rojo. Las longitudes de onda en diversas hortalizas de hoja pueden afectar al porcentaje de peso seco (Flores et al., 2022a; Lara et al., 2021). A la vista de nuestro estudio los resultados indicaron que el efecto del espectro de luz sobre el PPS dependió del periodo del año (Cuadro 2.3). En general, el PPS aumentó cuando el componente rojo se incrementó hasta que R:B fue de 4,2:1 (Cuadro 2.5). Por otra parte, las condiciones ambientales fueron inesperadas ya que, durante el invierno, fueron mejores para el cultivo de lechuga que, a finales del otoño, lo que puede explicar los resultados obtenidos bajo los espectros de luz en cada periodo (Cuadro 2.1; Figura 2.1). Según Colonna et al. (2016), el PPS puede estar influenciado por otros factores como la especie vegetal y la intensidad de la luz. En particular, ellos indicaron que el porcentaje de peso seco de las hojas fue significativamente mayor cuando las hortalizas de hoja se cosecharon con una RFA baja ( $200 - 400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en comparación con la RFA alta ( $800 - 1200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En nuestra investigación, las plantas de lechuga fueron sometidas a una intensidad baja según Colonna et al. (2016), que varió entre  $222$  y  $495 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para todos los espectros de luz. Sin embargo, el espectro fue relevante porque el mayor PPS se observó solo bajo Wr (25:30:40:5; 1,6:1) y WR (15:15:63:7; 4,2:1). Kim et al. (2004) indicaron que la lechuga 'Waldmann's Green' (lechuga verde de hojas sueltas y rizadas) mostró un mayor peso seco cuando se cultivó por 28 días bajo luz LED cuyo espectro azul:verde:rojo:rojo-lejano y relación R:B fue 15:24:60:1 y 4,0:1, respectivamente, en comparación con las luces de espectro 16:0:83:1 (R:B = 5,3:1); 10:85:4:1 (R:B = 0,4:1) y 19:48:29:4 (R:B = 1,6:1) aplicadas con una intensidad de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo con 18 h luz. Lin et al. (2018) encontraron que el peso fresco y el contenido de agua de las plantas de lechuga 'Corea', luego de 21 días de tratamiento, fue significativamente mayor bajo la luz cuyo espectro azul:verde:rojo y relación R:B fue 2:2:6 y 3:1, respectivamente, en comparación con las luces cuyo espectro y relación R:B fueron: 3:0:7 y 2,3:1; 7:0:3 y 0,4:1; 6:2:2 y 0,3:1; 3,1:4,2:2,6 y 0,8:1; respectivamente, bajo la misma intensidad y fotoperiodo ( $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h de luz). Hernández y Kubota (2016) observaron una disminución del peso fresco y seco de plántulas de pepino crecidas por 17 días bajo luz roja monocromática ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h de luz). Por otro lado, los mismos autores observaron un aumento en dichas variables cuando el componente rojo aumentó dentro de la luz azul-roja hasta que la relación R:B fue de 1:1 ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h de luz). Se observaron resultados similares en la misma especie que creció en un invernadero con iluminación LED suplementaria en condiciones de baja luz integral diaria ( $60 \pm 13,9 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Hernández y Kubota, 2014). Por el contrario, las plantas de espinaca 'Falcon F1' y 'Viroflay' cultivadas bajo luz ambiental enriquecida con luz roja por 26 días mejoraron el peso fresco y seco (Battistoni et al., 2021). Por su parte, Flores et al. (2022a) notaron que el PPS en lechuga romana 'Long Blonde Galaica' y endivia 'Crispum rizada' aumentó cuando las plantas crecieron por 20 días bajo luz de alto componente rojo (49,7%) con una intensidad de  $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo de 18h luz. Por lo tanto, según los resultados de la literatura, una alta proporción de componente rojo mejoró la biomasa de las plantas, aunque el efecto depende de la especie. Según Xu et al. (2016), espectros de 400-520 nm (azul) y de 610 a 720 nm (rojo) son los que más contribuyen al proceso de fotosíntesis. En particular, Wang et al. (2016) encontraron que el proceso fotosintético de la hoja aumentó con la disminución de la relación R:B hasta 1:1, asociada a un incremento de la conductancia estomática, un aumento significativo de la densidad estomática y una ligera disminución del tamaño estomático. Por otra parte, la tasa fotosintética está directamente relacionada con la producción de carbohidratos, afectando al PPS (Min et al., 2021). Por lo tanto, las luces con una



relación R:B entre 1,6:1 (Wr; 25:30:40:5) y 4,2:1 (WR; 15:15:63:7) podrían ser adecuadas para la acumulación de peso seco en la lechuga 'Lavinia'.

#### 2.4.2. Actividad antioxidante

Según Nicolle et al. (2004), los fenoles totales pueden representar más del 60% de la capacidad antioxidante. Además, la capacidad antioxidante medida por DPPH y FRAP se correlacionó linealmente con la concentración de fenoles totales en lechuga (Samuolienė et al., 2012b; Damerum et al., 2015). Por lo tanto, los compuestos fenólicos pueden explicar la alta capacidad antioxidante (AC) observada a principios y a finales de otoño bajo la luz Wr (25:30:40:5; R:B = 1,6:1) (Cuadros 2.6 y 2.7). Por otro lado, la menor CA se observó en todas los periodos bajo la luz con la mayor R:B (R; 10:10:75:5; 7,5:1) (Cuadro 2.7). Sin embargo, hay que considerar que el perfil fenólico puede estar influenciado por factores intrínsecos y externos como las prácticas agronómicas y condiciones ambientales (Santos et al., 2014). Por ejemplo, en condiciones de invernadero, Samuolienė et al. (2012b) observaron que la acumulación de compuestos fenólicos totales cambió en función de los periodos del año empleados para el cultivo de lechuga miniatura romana 'Thumper' y lechuga rizada *baby* 'Multibaby'. En concreto, fue un 62,6% mayor a principios y finales de invierno que en otoño en el caso de 'Multibaby' y del 61,6% al 70,2% en 'Thumper' a principios y finales de invierno, respectivamente. En cuanto a la capacidad antioxidante, Samuolienė et al. (2012a) observaron un efecto contradictorio de la iluminación LED azul y verde suplementaria ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) sobre las propiedades antioxidantes de las variedades de lechuga de hoja *baby* roja, verde y verde claro durante la época de cultivo en que la temperatura del día/noche fluctuó entre  $17^\circ\text{C}$  y  $22^\circ\text{C}$  y  $14^\circ\text{C}$  y  $17^\circ\text{C}$ , respectivamente. Precisamente, la capacidad antioxidante de la lechuga verde y la lechuga verde claro fue mayor en otoño y en pleno invierno que a finales de invierno. Por el contrario, en la lechuga roja fue mayor a principios de invierno que a finales de invierno, y a su vez ésta fue mayor que en otoño. Nuestra investigación notó que el espectro de luz afectó la capacidad antioxidante de la lechuga 'Lavinia' dependiendo del periodo del año en que se cultivó (Cuadro 2.3). La capacidad antioxidante fue mayor a principios de otoño, seguida del invierno y, finalmente, a finales de otoño bajo todos los espectros de luz, lo que también se observó para la concentración de fenoles totales (Cuadros 2.6 y 2.7). Las condiciones ambientales observadas durante el invierno fueron imprevistas, ya que la RFA y la temperatura fueron mayores que a finales de otoño (Figura 2.1; Cuadro 2.1) debido a un mayor número de días sin nubosidad (METEOCHILE, 2022). La RFA puede afectar significativamente a las moléculas relacionadas con la actividad antioxidante de las plantas. Por ejemplo, Dębski et al. (2017) observaron que el aumento de la RFA de 180 a  $360 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  contribuyó a incrementar los flavonoles en los cotiledones de las plántulas de trigo sarraceno común; mientras tanto, Idris et al. (2018) mencionaron que el aumento de la RFA conduce a la acumulación de flavonoides. Los flavonoides son metabolitos secundarios que exhiben propiedades antioxidantes y pueden ser responsables de la actividad antioxidante. Sin embargo, hay que considerar que el efecto de la luz sobre los compuestos fenólicos depende del tipo específico de compuesto fenólico y de la especie vegetal (Thoma et al., 2020). Varios compuestos fenólicos se acumulan en la lechuga verde y roja, como la quercetina, la quercetina-3-O-glucuronido, el kaempferol, la quercitrina y la rutina bajo alta intensidad (Pérez-López et al., 2018). Además, Samuolienė et al. (2012a) observaron un aumento de la acumulación de vitamina C durante el periodo de crecimiento que coincidió con el final del invierno en lechuga de hoja verde y verde claro. Otros compuestos también pueden influir en la actividad



antioxidante. Según Damerum et al. (2015), los fenoles, los carotenoides y la clorofila fueron contribuyentes esenciales al potencial antioxidante de la lechuga. Los tocoferoles también son moléculas encontradas en diferentes variedades de lechuga bajo tratamientos de luz durante el otoño (Samuolienė et al., 2012a). La acumulación de estos compuestos puede explicar la mayor concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante encontrados a principios de otoño, seguido del invierno, en comparación con el otoño tardío.

También el espectro de luz juega un papel esencial en los compuestos fitoquímicos. La concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante fueron elevados bajo el espectro con una relación R:B = 1,6:1 (Wr; 25:30:40:5). Por el contrario, disminuyeron progresivamente a medida que aumentó el componente rojo y disminuía la parte azul en los espectros de luz (Cuadros 2.6 y 2.7). Samuolienė et al. (2012a) observaron que la capacidad de eliminación de radicales libres DPPH aumentó significativamente bajo iluminación LED suplementaria de 470 nm y 535 nm en plantas de lechuga roja, verde y verde claro cultivadas en invernadero. En cámara de crecimiento, Mireles et al. (2020) indicaron que el porcentaje de actividad antioxidante determinado a través del DPPH en plantas de lechuga (tipo romana) fue menor bajo luz roja que bajo luz azul, verde y blanca (150 lx; 12 h luz) aplicada durante 6 días antes de la cosecha. Son y Oh (2013) encontraron que la capacidad antioxidante aumentó gradualmente cuando se incrementó la proporción del componente azul en la luz roja y azul combinada (171  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h de luz) desde la luz roja monocromática (100% rojo) hasta R:B = 1,1:1 (47% azul - 53% rojo) en lechugas 'Sunmang' (hoja roja) y 'Grand Rapid' TBR (hoja verde). Asimismo, Son y Oh (2015) observaron que con el aumento del componente rojo de la luz (173  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz), la CA de las plantas de lechuga 'Sunmang' disminuyó. Este estudio indicó que la capacidad antioxidante y la concentración de fenoles totales disminuyeron cuando aumentó el componente rojo y disminuyó el azul, siendo más bajo en la luz, cuya R:B fue de 7,5:1 (R; 10:10:75:5) en todos los periodos. Según Thoma et al. (2020), la luz azul óptima para acumular carotenoides y flavonoles, representativos de la capacidad antioxidante, depende del compuesto fenólico específico y de la especie vegetal. Además, Cuong et al. (2018) observaron que la luz azul reguló al alza los genes biosintéticos de fenilpropanoides y flavonoides (*PAL*, *C4H*, *4CL*, *CHS*, *CHI*, *F3H*, *FLS*, *DFR* y *3GT*) en comparación con la luz blanca o roja en plántulas de melón amargo. Esto podría explicar la mayor capacidad antioxidante de la lechuga 'Lavinia' bajo Wr (25:30:40:5; 1,6:1) independientemente del periodo del año estudiado. Por otro lado, la menor actividad antioxidante encontrada bajo R (10:10:75:5; R:B = 7,5:1) podría ocurrir debido a una disminución de las vías de formación de fenilpropanoides y flavonoides por la luz roja (Cuong et al., 2018).

## Conclusiones

Los resultados subrayan que el efecto del espectro lumínico sobre el peso, el porcentaje de peso seco y los parámetros antioxidantes de las plantas de lechuga 'Lavinia' depende del periodo del año en que se realice el cultivo. El porcentaje de peso seco aumentó cuando se incrementó el componente rojo de la luz hasta que la relación rojo:azul llegó a 4,2:1. La relación rojo:azul entre 1,6:1 y 4,2:1, observado en los espectros 25:30:40:5 (Wr) y 15:15:63:7 (WR), respectivamente, promovió un mayor porcentaje de peso seco en todas los periodos. Por el contrario, la actividad antioxidante disminuyó al aumentar el componente rojo, siendo más baja cuando la relación rojo:azul fue la más alta (7,5:1). Por otro lado, el peso fresco de las plantas de lechuga 'Lavinia' aumentó a principios de otoño debido a las mejores condiciones ambientales como la



temperatura y la radiación. Finalmente, la mayoría de las variables responden a la interacción de la luz con el periodo de crecimiento; por lo tanto, no se puede considerar el efecto de la luz o el periodo de crecimiento por separado.



### **CAPÍTULO 3. Evaluación del comportamiento fisiológico, crecimiento y propiedades antioxidantes de la lechuga en dos estados fenológicos bajo el enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED**

#### Resumen

La lechuga es una de las hortalizas de hoja más importantes a nivel mundial y su producción puede basarse en hojas inmaduras pequeñas de 5 a 8 cm de largo conocidas como *baby* (jóvenes) o bien en plantas maduras (12 a 15 hojas). El crecimiento y desarrollo de las hojas puede ser modulado por las condiciones de luz imperante a su alrededor. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED sobre el intercambio gaseoso, el crecimiento, la actividad antioxidante, la concentración de pigmentos y polifenoles y la expresión relativa de genes de enzimas asociadas a la formación de polifenoles en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas en invernadero en dos estados fenológicos, plantas jóvenes (*baby*) y maduras. Así, esta investigación consistió en dos experimentos. En el experimento 1 (E1), las plantas fueron cultivadas durante dos periodos consecutivos de 14 días bajo distintos espectros de luz LED que enriquecieron la luz ambiente del invernadero, de manera de obtener hojas jóvenes (*baby*). Durante el primer y segundo periodo del E1 los distintos espectros de luces LED (Azul-A: Verde-V: Rojo-R: Rojo Lejano-RL; Relación R:A) que enriquecieron la luz ambiente fueron: azul (A: 60-62:16-15:16-15:8-8; 0,2-0,3:1), blanca (B: 28-30:42-39:22-23:8-8; 0,8-0,8:1, similar a la luz ambiente), azul-roja (AR: 31-31:20-19:40-41:9-9; 1,3-1,3:1) y roja (R: 15-15:20-17:57-60:8-8; 3,8-4:1) con una RFA, medida al mediodía, que fluctuó entre 339 y 364  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para los tratamientos de enriquecimiento. El control fue la luz ambiente del invernadero (750  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aproximadamente) cuyo espectro fue 26:30:30:14 y relación R:A = 1,2:1 para ambos periodos de crecimiento. En el experimento 2 (E2), las plantas también fueron cultivadas por periodos consecutivos de 28 días bajo los mismos espectros de luces LED del E1, que enriquecieron la luz ambiente del invernadero, de manera de obtener plantas maduras. El espectro y la relación A:R obtenidas al enriquecer la luz ambiente con la luz LED en el primer y segundo periodo del E2 fueron: A: 47-50:22-20:21-20:10-10, 0,5-0,4:1; B: 30-29:38-37:23-25:9-9, 0,8-0,9:1; AR: 33-29:15-21:44-42:8-8, 1,3-1,5:1; R: 16-17:16-20:60-53:8-10, 3,8-3,1:1 y la RFA, medida al mediodía fluctuó entre 297 y 336  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para los distintos tratamientos de enriquecimiento. El control fue la luz ambiente del invernadero cuyo espectro fue 25:30:30:15 relación R:A = 1,2:1 para ambos periodos de crecimiento y cuya RFA promedio, medida al mediodía, alcanzó para el primer y segundo periodo de crecimiento 702 y 510  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente. Los tratamientos se dispusieron aleatoriamente sobre tres sistemas hidropónicos NFT (*Nutrient Film Technique*) independientes. En ambos experimentos y periodos de crecimiento, la asimilación de  $\text{CO}_2$  fue mayor bajo el control en luz ambiente que tuvo una RFA superior que los tratamientos de enriquecimiento. Sin embargo, el PF y el PPS fueron similares entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente. La CFT y la CA también fueron similares entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente. El índice relativo de la concentración de clorofila aumentó a medida que las plantas crecieron y los valores fueron similares entre los tratamientos de enriquecimiento, el



testigo en luz blanca y el control en luz ambiente. En el E1 para ambos periodos de crecimiento, la concentración de ácido clorogénico y quercetina total fue significativamente mayor bajo la luz AR coincidente con la mayor expresión relativa de los genes de las enzimas *cumarato 3-hidroxilasa* y *flavonol sintasa* asociados a su formación, en comparación al resto de los tratamientos de enriquecimiento de luz y el control en luz ambiente. Mientras que, en el E2 la concentración del ácido clorogénico y chicórico se incrementó bajo la luz AR y azul, lo cual fue consistente con la mayor expresión relativa del gen de la enzima *cumarato 3-hidroxilasa*. Por su parte, la concentración de quercetina total disminuyó bajo la luz roja. En vista de los resultados similares obtenidos bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente se infiere que es suficiente la mitad de la radiación fotosintéticamente activa en condiciones de luz ambiente para alcanzar un crecimiento y desarrollo normal de las plantas de lechuga 'Levistro', sugiriendo un uso más eficiente de la energía lumínica bajo los tratamientos de enriquecimiento en las plantas jóvenes y plantas maduras. Por otro lado, la luz combinada azul-roja promueve la acumulación de ácidos fenólicos en las hojas de plantas jóvenes y maduras de lechuga 'Levistro'. Mientras que, la acumulación de quercetina solo fue promovida en las plantas jóvenes bajo la luz ambiente enriquecida con un espectro blanco y azul-rojo.

### 3.1. Introducción

La lechuga (*Lactuca sativa* L.) es una de las hortalizas más comunes y consumidas en todo el mundo, aunque su principal producción se concentra en zonas templadas y subtropicales (Saavedra, 2017). Además, la lechuga es uno de los principales cultivos de invernadero a nivel mundial (Li y Kubota, 2009; Kroggel et al., 2012). La producción de hojas de lechuga tipo *baby* ha despertado interés en los productores debido a la textura tierna de sus hojas (Kroggel et al., 2012). De acuerdo con Grahn et al. (2015) las hojas tipo *baby* son cosechadas cuando miden hasta 8 cm de largo y su uso en ensaladas es cada vez más popular entre los consumidores. Diversos estudios han mostrado que la luz juega un rol fundamental sobre el crecimiento. En particular, la densidad de flujo de fotones y el espectro regulan el crecimiento y los atributos de calidad de las hortalizas de hoja (Vaštakaitė-Kairienė et al., 2021), mientras que la suplementación con distintos espectros mediante el uso de lámparas fluorescentes (23:51:24:2; R:A = 1:1) podría mejorar el crecimiento de las hojas de lechuga en un estado inmaduro o *baby* (Li y Kubota, 2009). La luz juega un rol preponderante sobre la fotosíntesis de las hortalizas ya que los fotones capturados a través del proceso fotosintético dan lugar a la producción de asimilados (carbohidratos) (Jin et al., 2022) que tiene directa relación con el peso a cosecha de las hojas (Carotti-L et al., 2021).

En condiciones controladas, Han et al. (2019) observaron que espectros ricos en rojo a intensidades de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un fotoperiodo de 16 h luz aceleraron el crecimiento de la lechuga *baby* 'Red Romaine'. Por su parte, Chang y Chang (2014) indicaron que la aplicación de radiación LED roja-azul-UV-A y roja-cian-azul durante la etapa vegetativa aumentó el peso fresco de las plantas de lechuga variedad Crispa. En otro estudio se encontró que la luz blanca suplementada con un espectro infrarrojo (UVA:A:V:R:RL = 1:15:33:17:34) para alcanzar una intensidad de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante 16 h luz por día en la lechuga *baby* 'Red Cross' incrementó en un 28% y 15% el peso fresco y el peso seco, respectivamente (Li y Kubota, 2009).





La suplementación de una luz blanca ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con un espectro verde ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (fotoperiodo de 18 h luz) en lechuga de hoja *baby* 'Rouxai' provocó un aumento en el peso fresco y seco en un 53% y un 59% en comparación con la luz blanca cálida (control) (Vaštakaitė-Kairienė et al., 2021). Por otro lado, la luz roja (A:V:R:RL = 0,3:0,1:97,7:1,2) y la luz roja con un amplio espectro (A:V:R:RL = 34,6:0,6:52,4:6,6) a una intensidad de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y fotoperiodo de 16 h luz aumentaron la longitud de la planta de lechuga *baby* 'Red Romaine' (Han et al., 2019). De forma similar, la luz infrarroja suplementada a la luz blanca a una intensidad de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y fotoperiodo de 16 h luz también aumentaron significativamente el largo y ancho de las hojas de lechuga Red Cross cosechadas en estado *baby* (Li y Kubota, 2009).

En experimentos donde la suplementación de luz fue llevada a cabo en plantas maduras, Saito et al. (2010) y Shimizu et al. (2011) notaron que cuanto mayor fue la tasa de fotosíntesis bajo un determinado espectro de luz, mayor fue el peso fresco de las plantas de lechuga 'Greenwave'. De hecho, Saito et al. (2010) determinaron que la tasa de fotosíntesis y el peso fresco bajo cinco espectros de luz LED estuvo altamente correlacionado ( $R^2 = 0,8$ ). Particularmente, Shimizu et al. (2011) observaron una mayor tasa de fotosíntesis bajo la luz monocromática roja, la cual coincidió con el incremento del peso fresco y seco de la lechuga verde 'Greenwave' ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) en comparación con la luz fluorescente y la luz similar a la natural. De la misma manera, Amoozgar et al. (2017) notaron una mayor fotosíntesis en las plantas de lechuga verde 'Grizzly' bajo la luz LED roja ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz), sin embargo, no coincidió con un mayor peso fresco de las plantas, el cual fue significativamente superior bajo la luz LED azul y luz roja-azul en una proporción de 70% y 30%, respectivamente, en comparación a luz LED roja, blanca y la luz ambiente del invernadero. Por su parte, Ahmed et al. (2021) mostraron que el peso total de la lechuga 'Iceberg' cultivada bajo la luz LED azul y la luz ambiente del invernadero fue significativamente mayor en comparación con la luz LED roja, amarilla y blanca (18 h luz). El peso fresco de la lechuga verde 'Frillice' bajo el enriquecimiento de la luz ambiente del invernadero con una lámpara HPS y lámparas LED de luz blanca cálida ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 20 h luz) no mostró diferencias significativas, y en ambos tratamientos el peso fresco promedio superó los 200 g durante el período de crecimiento de cinco semanas (Hytönen et al., 2017). Por otra parte, Hernández et al. (2020) notaron que los tratamientos de enriquecimiento de la luz ambiente con luminaria LED con 20% azul y 80% rojo ( $180 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ~18 h luz) versus lámparas HPS ( $180 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ~20 h luz) no afectaron significativamente al peso en fresco y el diámetro de las plantas de lechuga de siete cultivares verdes (Aquino, Crunchita, Greenstar, Locarno, Lotus, Rex y Rocky Row) y 5 cultivares rojos (Barlach, Carmessi, Rouxai, Seurat y Xandra). Resultados similares fueron observados por Martineau et al. (2012) entre una radiación media total (luz ambiente y suplementaria) de  $143 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para HPS y  $131 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para LED blanca durante las 4 semanas del experimento en que cultivaron lechuga 'Boston'. Además, bajo la suplementación de luz, independiente de la lámpara, las plantas de lechuga mostraron un peso fresco y seco significativamente mayor en comparación a las plantas bajo la luz ambiente del invernadero. Dicho resultado mostró una mayor eficiencia en el uso de la energía por parte de la iluminación LED para el crecimiento de la lechuga 'Boston'. En otras especies como tomate, Alharbi et al. (2021) notaron que el enriquecimiento de la luz ambiente del invernadero con lámparas HPS ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 6 h de luz) por dos meses aumentó la altura de las plantas y el número de frutos por planta en tomate 'Dafnis' y 'Cluster'. Sin embargo, el peso promedio del fruto disminuyó en ambos cultivares. Por el contrario, Samuolienė et al. (2012c) revelaron que el efecto de la adición de  $15 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  por 18 h de luz LED azul con *peak* a los 455 nm y 470 nm o la adición de luz LED verde con *peak* a 505 nm a la lámpara de sodio de alta presión (90



$\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) aumentó el peso fresco y seco en tomate y pimiento. Contrariamente, Palmitessa et al. (2020) encontraron que los tomates tuvieron el mismo peso fresco promedio entre los tratamientos de enriquecimiento de luz bajo condiciones de invernadero. En pepino, el enriquecimiento de la luz ambiente con luz roja-azul ( $\sim 1600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) por 3 h (luego que finalizó la luz ambiente) promovió significativamente el crecimiento y desarrollo de los frutos, el crecimiento de las raíces y la acumulación de materia seca en comparación a la luz ambiente del invernadero (Wang et al., 2021). Los resultados de la literatura sugieren que el efecto de la luz es especie-específico e incluso dependiente del cultivar y de las condiciones de crecimiento del cultivo.

En cuanto a la concentración de clorofila en plantas de lechuga en condiciones controladas de crecimiento, Li y Kubota (2009) observaron que, tras aplicar luz blanca sola, luz blanca más UV-A y luz blanca más luz roja a una intensidad de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 16 h de luz sobre plantas de lechuga *baby* 'Red Cross' hubo un incremento en su concentración en comparación a la luz blanca más luz infrarroja. Otras investigaciones observaron un efecto similar, por ejemplo Han et al. (2019) observaron un aumento en la concentración de clorofila en lechuga *baby* 'Red Romaine' cultivada bajo luz con espectros enriquecidos en rojo (A:V:R:RL = 34,6:0,6:52,4:6,6) a una intensidad de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durante 16 h luz en comparación con la luz roja, azul o fluorescente (28:41:28:3, R:A = 1:1). A su vez, Johkan et al. (2010) observaron una disminución significativa en la concentración total de clorofila en plantines de lechuga 'Banchu red fire' crecidas bajo luz LED roja ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz) en comparación con la luz blanca fluorescente (7:36:57:0, R:A = 1,6:1), luz azul y luz azul-roja (49:0:51:0, R:A = 1:1). Mientras que, Vaštakaitė-Kairienė et al. (2021) observaron un incremento en la lechuga *baby* 'Rouxai' cuando la luz blanca ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz) fue suplementada con luz azul ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En plantas maduras cultivadas en cámara de crecimiento, Johkan et al. (2010) no encontraron diferencias significativas en la concentración total de clorofila en lechuga 'Banchu red fire' cultivadas bajo luz blanca fluorescente, luz azul y luz azul-roja y luz roja ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz). Por otro lado, cuando se comparó la concentración de clorofila de plantas de lechuga cultivadas en cámara de crecimiento versus en invernadero, Amoozgar et al. (2017) notaron que la combinación de luz LED roja más azul ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz) incrementó significativamente la concentración de clorofila a y b en lechuga verde 'Grizzly' cuando se comparó con la luz azul, roja, blanca y ambiente. En lechuga 'iceberg', la luz azul (18 h luz) mejoró significativamente la concentración de clorofila total (clorofila a + b) con respecto a la luz roja, blanca y ambiente del invernadero (Ahmed et al., 2021). Otras investigaciones como la de Hytönen et al. (2017) no encontraron diferencias significativas en la concentración de clorofila de plantas de lechuga verde 'Frillice' cultivadas bajo luz ambiente enriquecida con lámparas HPS y LED blanca cálida ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 20 h luz). Así mismo, Martineau et al. (2012) al comparar las tecnologías de iluminación LED y HPS para la iluminación suplementaria en invernadero observaron que la concentración de clorofila no fue afectada por la suplementación de luz en lechuga 'Boston' cuando compararon la iluminación LED ( $131 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), HPS ( $143 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la luz ambiente del invernadero. En otras especies hortícolas como el pepino, la concentración de pigmentos fotosintéticos aumentó con la suplementación de luz roja-azul ( $\sim 1600 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) dada por 2 y 3 h luego que finalizó la luz ambiente en comparación a la luz ambiente sola (Wang et al., 2021).

Por otro lado, la producción de compuestos fitoquímicos también es afectada por la longitud de onda debido a que su metabolismo depende de la luz (Samuolienė et al., 2013). Bajo condiciones controladas en lechuga tipo *baby*, Li y Kubota (2009) mencionaron que la concentración de



fitoquímicos de las plantas de lechuga *baby* 'Red Cross' fue afectada significativamente por los distintos espectros de luces adicionados a la luz blanca los cuales fueron aplicados desde los 10 hasta 22 días postsiembra a una intensidad de  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo de 16 h. Específicamente, la concentración de antocianinas aumentó un 11% y un 31% con el suplemento de luz UV-A y azul, respectivamente. A su vez, la concentración de fenoles aumentó un 6% con el suplemento de luz roja, mientras que el suplemento de luz infrarroja disminuyó la concentración de antocianinas en un 40% en comparación al control de luz blanca. En otra investigación, cuando se añadió un 16% de luz naranja o un 2% de luz UV-A, en desmedro de la luz roja, a una luz basal combinada de luz azul, roja e infrarroja (A:R:RL = 5:93:2;  $175 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz), la concentración de compuestos fenólicos aumentó en la lechuga *baby* romana verde 'Thumper' (Samuoliené et al., 2013). La adición de luz azul ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a la luz blanca ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) también provocó un aumento de los compuestos fenólicos en lechuga *baby* 'Rouxai' (Vaštakaitė-Kairienė et al., 2021). En condiciones de invernadero, Samuoliené et al. (2012a) indicaron que la luz verde ( $30 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) suplementada a lámparas HPS ( $170 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) dispuestas en un invernadero, indujo un efecto mayor que la luz azul ( $30 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) sobre la concentración de fenoles totales, tocoferoles y vitamina C en la lechuga roja 'Multired 4', en la lechuga verde 'Multi green 3' y en la lechuga verde claro 'Multi blond 2'. Mientras que, la luz roja ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) suplementada a lámparas de HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 16 h) durante tres días antes de cosecha incrementó la concentración de compuestos fenólicos y vitamina C en lechuga 'Multired 4' y la capacidad detoxificadora de radicales libres en lechuga 'Multi blond 2' en comparación a la lámpara HPS sin suplementación (Samuoliené et al., 2011). Contrariamente, Samuoliené et al. (2013) notaron que la irradiación durante tres días antes de la cosecha con LED suplementarios rojos ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) a la luz basal HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) en el invernadero no tuvo un efecto significativo sobre las concentraciones de fitoquímicos, excepto el aumentar los tocoferoles en la lechuga romana *baby* 'Thumper' en comparación a la luz basal HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). En plantas maduras, la concentración de fenoles totales aumentó significativamente en las plantas de lechuga 'Grizzly' cultivadas bajo luz LED blanca ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz) versus las plantas cultivadas bajo luz LED azul, roja, azul-roja y luz ambiente del invernadero. Por su parte, Martineau et al. (2012) no observaron diferencias significativas en varios compuestos fitoquímicos como anteraxantina,  $\beta$ -caroteno, luteína y neoxantina en plantas de lechuga 'Boston' crecidas bajo lámparas HPS ( $143 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 18 h luz), LED ( $131 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), luz ambiente del invernadero enriquecida con HPS y luz ambiente del invernadero sin suplementación. Sin embargo, la concentración de violaxantina fue significativamente mayor en las plantas cultivadas en el invernadero sin suplementación de luz, las que alcanzaron una concentración más del doble que la luz LED ( $35,8 \text{ moles m}^{-2}$ ), y alrededor de 1,3 veces más que la lámpara HPS ( $71,3 \text{ moles m}^{-2}$ ; 18 h luz) y la luz ambiente del invernadero enriquecida con HPS.

La ruta de los fenilpropanoides es la responsable de la formación de los distintos compuestos fenólicos y es influenciada por distintos factores, entre ellos la condición lumínica. Kitazaki et al. (2018) mostraron que longitudes de onda azul y verde propician distintos mecanismos reguladores sobre las vías biosintéticas de flavonoides y fenilpropanoides en lechuga. Específicamente, los genes candidatos que codifican a algunas enzimas implicadas en la biosíntesis de flavonoides, tales como la *chalcona sintasa* (CHS), la *chalcona isomerasa* (CHI) y la *flavonol sintasa* (FLS) mostraron una reducción coordinada de los niveles de transcripción en respuesta a la luz verde ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en lechuga 'Banchu red fire'. Por su parte, Jung et



al. (2015) mencionaron que la proporción de LED azules y rojos es importante para la expresión de genes de enzimas asociados a la formación de compuestos fenólicos en lechuga verde y roja. Sus resultados mostraron que la lechuga roja cultivada bajo luz mixta (azul-roja o blanca-azul-roja a una intensidad de  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y fotoperiodo de 16 h luz) mostró altos niveles de expresión de los genes *cinamato 4-hidroxilasa*, *flavonona 3-hidroxilasa* y *Dihidroflavonol 4-reductasa* en comparación a la luz azul o roja monocromática. En lechuga roja 'Sunmang', el cambio de luz roja a azul incrementó los niveles de transcripción de *fenilalanina amonioliasa (PAL)* y *chalcona sintasa (CHS)* (Son et al., 2017). La enzima fenilalanina amonio liasa (PAL) cataliza la conversión del aminoácido fenilalanina en ácido cinámico (Lee et al., 2017), iniciando la biosíntesis de los fenilpropanoides. Por otro lado, Ebisawa et al. (2008) notaron un mayor nivel de expresión de *flavonol sintasa (FLS)* bajo la luz azul ( $60 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 12 h luz) sobre todo en hojas jóvenes de lechuga 'Banchu red fire' al comparar con la luz roja y las plantas sin suplementación de luz. Así entonces, la longitud de onda de la luz influye sobre las distintas enzimas de la ruta de formación de los polifenoles según el cultivar de lechuga.

Las investigaciones anteriores han demostrado que la respuesta del crecimiento, de la actividad antioxidante y la formación de compuestos fenólicos individuales frente al espectro de luz son altamente dependiente del cultivar y de la especie. Además, los estudios de suplementación de luz en invernadero son limitados y los resultados mostrados en la literatura son discutibles ya que lograr un efecto positivo único es complicado debido a que la respuesta depende del estado fenológico y periodo del cultivo. Así entonces, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto del enriquecimiento de la luz ambiente con distintos espectros de luz (azul, blanco, roja-azul y rojo) con proporciones crecientes de la fracción roja sobre las características fisiológicas y agronómicas, concentración de compuestos fenólicos, la actividad antioxidante y la expresión diferencial de genes asociados a la formación de compuestos fenólicos de lechuga en dos estados fenológicos (*baby* y *madura*) cultivadas hidropónicamente bajo condiciones de invernadero.

## 3.2. Materiales y métodos

### 3.2.1. Condiciones de cultivo y material vegetal

Esta investigación consistió en dos experimentos. En el experimento 1 (E1) las plantas de lechuga se cultivaron bajo la luz ambiente del invernadero enriquecida con diferentes espectros de luz LED por 14 días. Mientras que, en el experimento 2 (E2) las plantas de lechuga se cultivaron por 28 días. Cada experimento se realizó en un sistema hidropónico NFT (*Nutrient Film Technique*) dentro del invernadero perteneciente al Centro de Estudios de Postcosecha (CEPOC). Cada experimento se repitió una segunda vez en el tiempo, obteniéndose dos periodos de cultivo. Para el E1, el primer periodo de cultivo se realizó entre el 24 de octubre y el 7 de noviembre y el segundo periodo de cultivo fue entre el 14 y 28 de noviembre del mismo año. Para el E2, el primer periodo de cultivo fue entre el 23 de diciembre al 20 de enero y el segundo periodo de cultivo fue entre el 23 de enero al 20 de febrero. Se empleó un invernadero tipo capilla (8 m de ancho, 33 m de largo y 5,8 m de altura cenital) con una cubierta de polietileno de  $200 \mu\text{m}$  de espesor con más del 90% de transmisión global de la luz (Proamco, Chile). Además, se dispuso de un sistema de enfriamiento de pared húmeda, ajustado a una temperatura de  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ .

En esta investigación se utilizó la lechuga 'Levistro' (Rijk Zwaan, De Lier, Holanda) que se caracteriza por ser del tipo lollo bionda, con hojas sueltas que pueden ser cosechadas individualmente. Las semillas fueron sembradas en bandejas plásticas de 196 alveolos que



contenían una mezcla de turba (KEKKILÄ profesional DSMO W) y perlita expandida A6 (Harbolite) en relación 1:1 (v:v). Luego de que las plántulas alcanzaron un largo de raíz de entre 5 y 6 cm y entre 3 a 4 hojas verdaderas (25 a 30 días después de la siembra) fueron trasplantadas al sistema hidropónico NFT. Se utilizaron tres sistemas NFT independientes en cada periodo de crecimiento. Los NFT estuvieron ubicados uno al lado del otro y separados por una distancia 1,5 m. Cada NFT estuvo formado por 8 tubos de 0,15·0,07 m y 7 m de longitud. La solución nutritiva, propuesta por Lara et al. (2021), se mantuvo en recirculación constante, alcanzando una concentración de oxígeno disuelto en el primer y segundo periodo de cultivo del E1 de  $7,7\pm 0,4$  y  $8,2\pm 0,5$  mg L<sup>-1</sup>, respectivamente. Mientras que en E2 la concentración de oxígeno disuelto llegó a  $7,5\pm 0,5$  y  $7,8\pm 0,5$  mg L<sup>-1</sup> en el primer y segundo periodo de cultivo, respectivamente. La concentración de oxígeno se midió con un medidor de oxígeno (Oxyguard Handy Polaris, Dinamarca). El pH en el E1 durante el primer y segundo periodo de crecimiento fue de  $5,9\pm 0,1$  y  $5,7\pm 0,1$ , respectivamente. Mientras que, en el E2 alcanzó  $5,8\pm 0,1$  y  $5,9\pm 0,2$  en el primer y segundo periodo de cultivo, respectivamente y se midió con un potenciómetro (Hi99301, Hanna Instruments, EE. UU.). Los ajustes del parámetro de pH se realizaron con una solución ácida de 1,2% de ácido fosfórico al 1,2% + 3,8% de ácido nítrico + 95% de agua. La conductividad eléctrica durante el primer y segundo periodo de cultivo en el E1 fue de  $2,5\pm 0,2$  y  $2,2\pm 0,2$  mS cm<sup>-1</sup>. En el E2 la conductividad eléctrica alcanzó  $2,2\pm 0,1$  y  $2,0\pm 0,3$  mS cm<sup>-1</sup> en el primer y segundo periodo de cultivo, respectivamente y se evaluó con un conductímetro (Hi99301, Hanna Instruments, EE. UU.). Las evaluaciones de la solución nutritiva fueron realizadas día por medio entre las 15 y 16 h del día.

Durante la labor del trasplante, cada plántula se colocó en un cubo de esponja (poliespuma) de 3 x 3 cm de baja densidad. Se colocaron 46 plantas por m<sup>2</sup> en cada sistema NFT. De esta forma, un grupo de cuarenta plantas para cada tratamiento de suplementación de luz y repetición se trasplantaron a cada sistema NFT, conformando las tres repeticiones de cada ensayo. La cosecha se realizó a los 14 días del trasplante cuando las hojas de las plantas alcanzaron una longitud máxima de 10 cm empleando tijeras de acero inoxidable. Se cosecharon tres plantas completas por unidad experimental para las evaluaciones de peso, mientras que, se cosecharon las hojas tipo *baby* de tres plantas para las evaluaciones bioquímicas. La temperatura y humedad relativa de los dos periodos de cultivos del E1 se detallan en la Figura 3.1., mientras que la Figura 3.2. muestra los valores del E2.

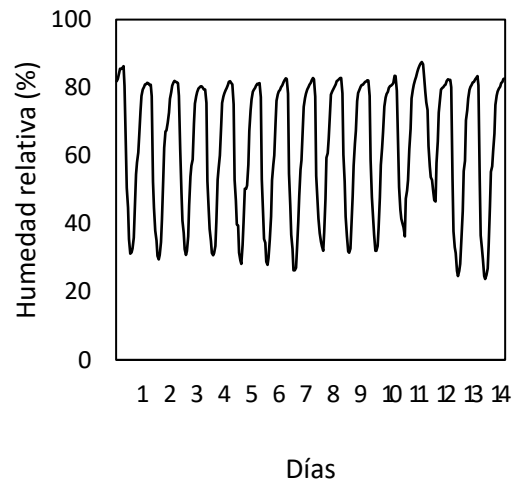
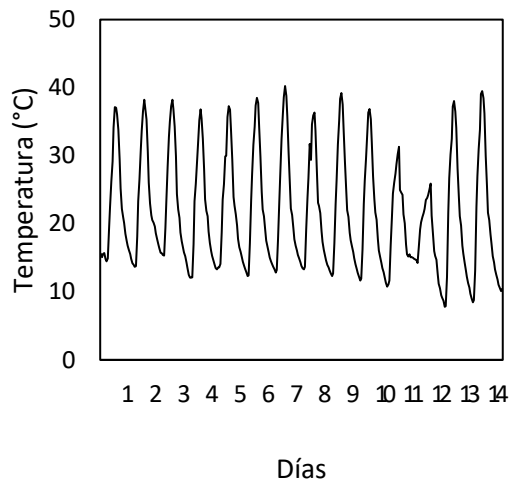
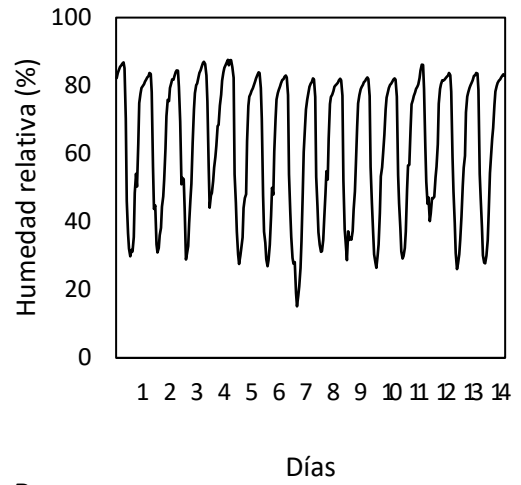
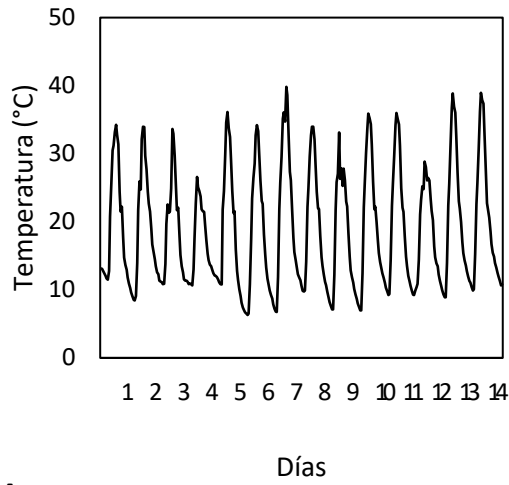


Figura 3.1. Condiciones ambientales durante los 14 días de cultivo de la lechuga 'Levistro'. A: Temperatura diaria durante el primer periodo de cultivo del experimento 1. B: Humedad relativa durante el primer periodo de cultivo del experimento 1. C: Temperatura diaria durante el segundo periodo de cultivo del experimento 1. D: Humedad relativa durante el segundo periodo de cultivo del experimento 1.

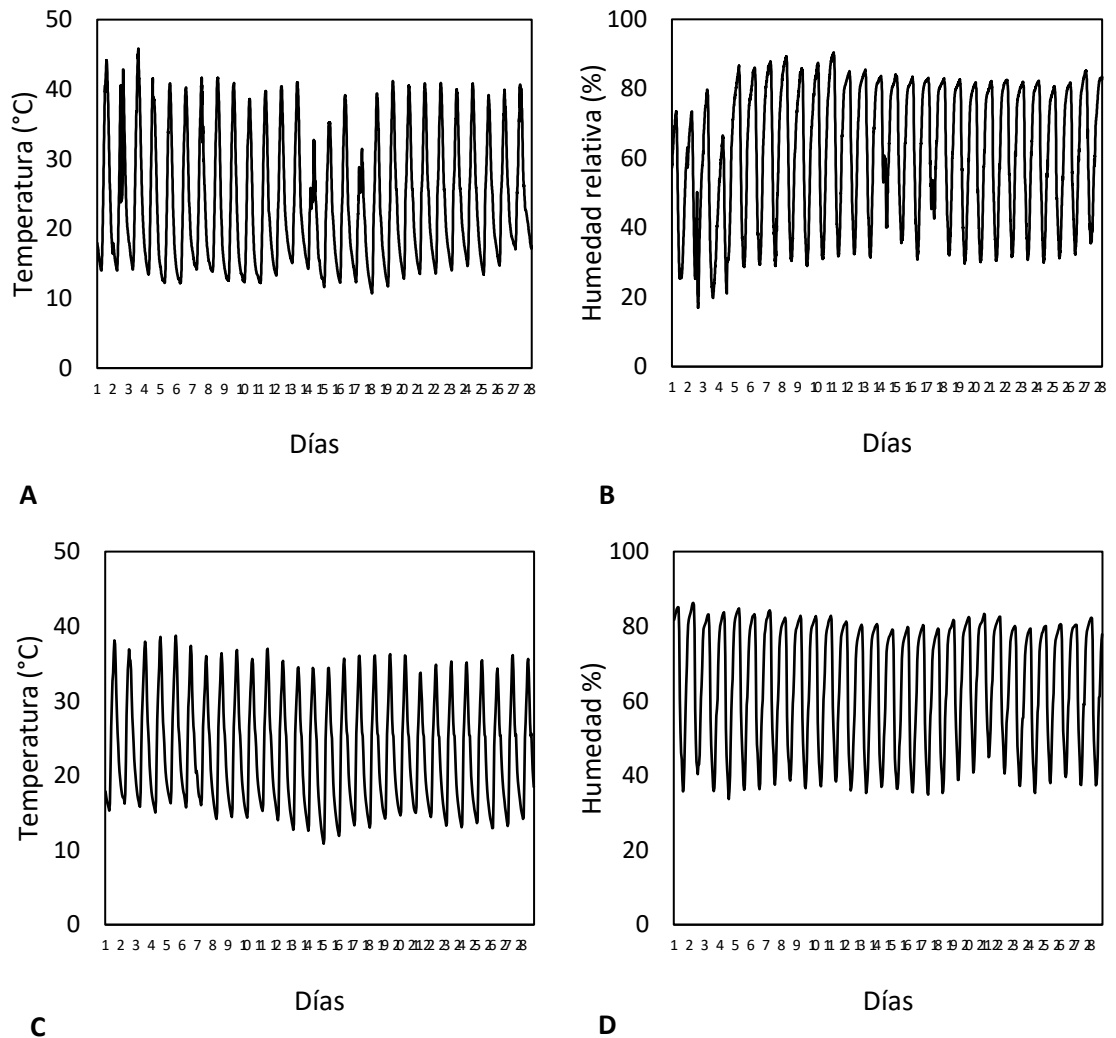


Figura 3.2. Condiciones ambientales durante los 28 días de cultivo de la lechuga 'Levistro'. A: Temperatura diaria durante el primer periodo de cultivo del experimento 2. B: Humedad relativa durante el primer periodo de cultivo del experimento 2. C: Temperatura diaria durante el segundo periodo de cultivo del experimento 2. D: Humedad relativa durante el segundo periodo de cultivo del experimento 2.



### 3.2.2. Tratamientos de luz

Los tratamientos de luz consistieron en diferentes espectros de luz que enriquecieron a la luz ambiente del invernadero (Figura 3.3) y se distribuyeron en los sistemas hidropónicos NFT como lo indica la Figura 3.4. Los espectros azul, blanco y rojo fueron dados a través de lámparas LED de 120 x 35 cm confeccionadas por ASYCAR (Santiago, Chile), mientras que, el espectro azul-rojo fue obtenido de lámparas LED de 36 x 30 cm (ASYCAR, Santiago, Chile). La luz de espectro blanco fue considerada como testigo debido a que presentó un espectro más completo y semejante a la luz ambiente, mientras que la luz ambiente del invernadero, sin enriquecimiento de luz, fue considerada el control. Además, la aplicación de los tratamientos de enriquecimiento de luz comenzó tres días después del trasplante, de manera de dar a los almácigos un periodo de aclimatación. Las características de los tratamientos de luz para cada periodo del E1 y E2 se detallan en los Cuadros 3.1. y 3.2, respectivamente. Se utilizó un espectroradiómetro (Asense Tek, Taiwán) para determinar los espectros luminosos en el rango de 380-780 nm y la RFA de cada tratamiento. Las lámparas fueron colocadas a una altura de 30 cm sobre las plantas y la RFA se ajustó mediante un regulador de intensidad a 340 y 360  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a nivel de las plantas al mediodía para ambos experimentos. Los tratamientos de luz LED estuvieron separados espacialmente entre sí por una distancia de 0,5 m en cada sistema hidropónico. Las lámparas se encendieron por 12 h  $\text{d}^{-1}$  (8:00 a 20:00 h) para todos los tratamientos de luz en ambos experimentos. En el E1 el fotoperiodo para el control (luz ambiente del invernadero) durante el primer y segundo periodo de cultivo fue de 13 y 13,9 h  $\text{d}^{-1}$ , respectivamente. En el E2, el fotoperiodo para el control alcanzó 14,2 y 13,5 h  $\text{d}^{-1}$  para el primer y segundo periodo de cultivo, respectivamente.



Figura 3.3. Tratamientos de diferentes espectros de luz que enriquecieron a la luz ambiente del invernadero.



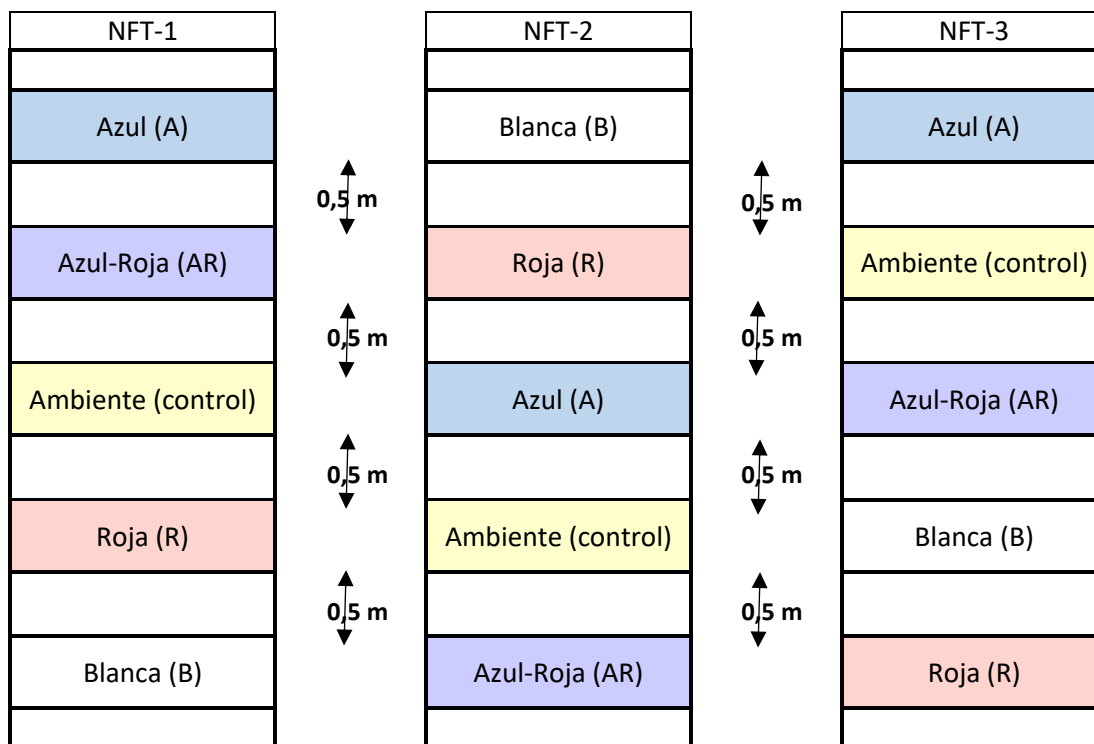


Figura 3.4. Distribución de los tratamientos de enriquecimiento de luz en cada sistema de NFT utilizado en el experimento.

Cuadro 3.1. Descripción de los tratamientos de luz en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas hidropónicamente en invernadero durante 14 días. Experimento 1.

Tratamiento de luz		RFA <sup>1</sup>	
Luz	Espectro azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	$\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Primer periodo de cultivo			
Azul (A)	60:16:16:8	0,3:1	364 ± 22 (313-384)
Blanca (B, testigo)	28:42:22:8	0,8:1	339 ± 50 (279-416)
Azul-Roja (AR)	31:20:40:9	1,3:1	356 ± 24 (333-385)
Roja (R)	15:20:57:8	3,8:1	353 ± 34 (285-380)
Ambiente (control)	A26:30:30:14 <sup>2</sup>	1,2:1	747 ± 218 (304-925)
Segundo periodo de cultivo			
Azul (A)	62:15:15:8	0,2:1	361 ± 38 (260-421)
Blanca (B, testigo)	30:39:23:8	0,8:1	357 ± 53 (216-449)
Azul-Roja (AR)	31:19:41:9	1,3:1	364 ± 50 (233-449)
Roja (R)	15:17:60:8	4,0:1	357 ± 54 (220-448)
Ambiente (control)	A26:31:30:13 <sup>3</sup>	1,2:1	754 ± 175 (198-912)

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>A26:30:30:14= luz ambiente (control) primer periodo de cultivo. <sup>3</sup>26:31:30:13= luz ambiente (control) del segundo periodo de cultivo.



Cuadro 3.2. Descripción de los tratamientos de luz en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas hidropónicamente en invernadero durante 28 días. Experimento 2.

Tratamiento de luz		Relación	RFA <sup>1</sup>
Luz	Espectro azul:verde:rojo:rojo lejano	rojo:azul (R:A)	$\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Primer periodo de cultivo			
Azul (A)	47:22:21:10	0,5:1	331 ± 26 (236-367)
Blanca (B, testigo)	30:38:23:9	0,8:1	330 ± 25 (213-363)
Azul-Roja (AR)	33:15:44:8	1,3:1	336 ± 20 (258-363)
Roja (R)	16:16:60:8	3,8:1	328 ± 24 (240-363)
Ambiente (control)	A25:30:31:14 <sup>2</sup>	1,2:1	702 ± 126 (248-843)
Segundo periodo de cultivo			
Azul (A)	50:20:20:10	0,4:1	300 ± 25 (244-337)
Blanca (B, testigo)	29:37:25:9	0,9:1	297 ± 24 (265-345)
Azul-Roja (AR)	29:21:42:8	1,5:1	307 ± 21 (266-342)
Roja (R)	17:20:53:10	3,1:1	311 ± 20 (268-347)
Ambiente (control)	A25:30:30:15 <sup>3</sup>	1,2:1	510 ± 77 (369-622)

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>A25:30:31:14= luz ambiente (control) del primer periodo de cultivo.

<sup>3</sup>25:30:30:15= luz ambiente (control) del segundo periodo de cultivo.

### 3.2.3. Evaluaciones

Las evaluaciones relacionadas con las características agronómicas, actividad antioxidante, perfil fenólico y expresión relativa de genes se realizaron al momento de la cosecha de cada experimento, es decir a los 14 y 28 días luego de aplicado el enriquecimiento de la luz a la luz ambiente en el E1 y E2, respectivamente. Por otro lado, en el E1 el intercambio gaseoso fue evaluado a la cosecha, mientras que la eficiencia máxima del fotosistema II y el índice relativo de la concentración de clorofila se llevaron a cabo cada 7 días, comenzando la evaluación inicial (día 0) tres días post-trasplante hasta la cosecha de cada periodo de cultivo. En el E2, las evaluaciones fisiológicas (intercambio gaseoso, eficiencia máxima del fotosistema II y el índice relativo de la concentración de clorofila) se llevaron a cabo cada 7 días, comenzando la evaluación inicial (día 0) tres días post-trasplante hasta la cosecha de cada periodo de cultivo (28 días luego de haber iniciado el encendido de las lámparas).

#### 3.2.3.1. Características agronómicas

3.2.3.1.1. Peso fresco: este análisis se llevó a cabo utilizando la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.1.

3.2.3.1.2. Peso seco y porcentaje de peso seco: la evaluación se realizó utilizando la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.2.

3.2.3.1.3. Número de hojas: el análisis se realizó de acuerdo con la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.3.

#### 3.2.3.2. Mediciones fisiológicas



3.2.3.2.1. Intercambio gaseoso: en ambos experimentos la asimilación de CO<sub>2</sub> (A), la conductancia estomática (CE), la transpiración (T) y la concentración interna de CO<sub>2</sub> (Ci) se determinaron en la tercera o cuarta hoja expandida de cada planta y repetición con un sistema de intercambio de gases (modelo CIRAS-3; PP Systems, Amesbury, Massachusetts, EE. UU.). Se utilizó un mezclador para controlar las concentraciones de CO<sub>2</sub> a niveles casi atmosféricos (400  $\mu\text{moles mol}^{-1}$ ). Dentro de la cubeta, las hojas se mantuvieron a una temperatura del aire constante (25 °C). La evaluación se realizó entre las 10 am y 2 pm utilizando la intensidad de cada tratamiento y las mediciones se registraron después de que A y CE alcanzaron una estabilidad relativa (~5 min) (Wang et al., 2021).

3.2.3.2.2. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm): en ambos experimentos, la determinación de la Fv/Fm se realizó con un medidor de fluorescencia de la clorofila MINI-PAM-II (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Alemania). La evaluación se realizó en la tercera o cuarta hoja de cada planta y repetición una vez que estuvo adaptada a la oscuridad durante 30 minutos (Bian et al., 2018) sobre los días 0, 7 y 14 durante cada periodo de cultivo en el E1 y en los días 0, 7, 14, 21 y 28 para cada periodo de cultivo en el E2.

3.2.3.2.3. Índice relativo de la concentración de clorofila: El índice relativo de la concentración de clorofila fue estimado con un medidor CCM-200 plus (Opti-Sciences Inc., Hudson, EE. UU.) en la tercera o cuarta hoja por planta de cada repetición en cada experimento. Tres puntos de cada hoja fueron evaluados (ápice y ambos lados de la lámina foliar). Se presentaron los datos promedio de las tres mediciones por hoja evaluadas en el día 0, 7 y 14 en cada periodo de cultivo en el E1 y los días 0, 7, 14, 21 y 28 en cada periodo de cultivo en el E2.

### 3.2.3.3. Evaluaciones de actividad antioxidante y perfil fenólico

3.2.3.3.1. Concentración de fenoles totales: esta evaluación se realizó al momento de la cosecha de las plantas, es decir, 14 y 28 días después del enriquecimiento de la luz ambiente para el E1 y E2, respectivamente. Se utilizó la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.5.

3.2.3.3.2. Capacidad antioxidante: la evaluación se realizó al momento de la cosecha de las plantas, es decir, 14 y 28 días después del enriquecimiento de la luz ambiente para el E1 y E2, respectivamente. Se tomó en cuenta la metodología descrita en la sección de materiales y métodos punto i.6.

### 3.2.3.3.2. Evaluación del perfil fenólico

Obtención del extracto: El extracto fue obtenido de 100 mg de hoja joven o madura liofilizada obtenida al momento de la cosecha de las plantas (14 y 28 días después del enriquecimiento de la luz ambiente para el E1 y E2, respectivamente). A este extracto se le añadieron 3 mL de metanol al 70%. La mezcla se sonicó durante 5 min, para después centrifugarse a 7300 g por 10 min a 4 °C (Hermle Brand, modelo Z326K, Wehingen, Alemania). Luego se recuperó el sobrenadante el cual fue concentrado bajo vacío a <35°C, hasta el 50% de su volumen inicial en un concentrador centrífugo (Centrivap Labcanco, Missouri, Kansas, EE. UU.). Luego se llevó a un aforo de 2 mL con la mezcla de metanol:agua (70:30). Finalmente, la solución se filtró con filtros de membrana de 0,45  $\mu\text{m}$  (HAWP04700, Millipore, EE. UU.).



Perfil fenólico: Los compuestos fenólicos presentes en los extractos filtrados de las muestras de hojas jóvenes del E1 y maduras del E2 se analizaron mediante un cromatógrafo líquido de alta resolución equipado con un detector de arreglo de diodos 991 (Waters Corp. Milford, Massachusetts, EE. UU.). La separación se realizó en una columna Waters Nova-Pak C18 (300 mm x 3,9 mm, 4 mm) de fase inversa (Millipore, Milford, MA, EE. UU.) a temperatura ambiente. Se utilizaron dos fases móviles para la elución: A (agua:ácido acético (98:2), v:v) y B (agua:acetonitrilo:ácido acético (78:20:2, v:v:v)). El perfil del gradiente fue 0-55 min, 100-20 % A; 55-70 min, 20-10 % A; 70-90 min, 10-0 % A. Se utilizó un caudal de 0,7 mL min<sup>-1</sup> junto con un volumen de inyección de 10 µL. La detección se llevó a cabo a 280 nm, mientras que la cuantificación se realizó mediante curvas de calibración de estándares externos. Los resultados se expresaron como mg g ps<sup>-1</sup>. Además, los compuestos fenólicos identificados fueron acotados a aquellos compuestos que presentaron una concentración mayor a 1 mg g ps<sup>-1</sup> como lo mostrado por Hohl et al. (2001). Para el caso de quercetina y luteolina el análisis se realizó para la suma de los distintos glucósidos identificados en cada uno de ellos, y se mostraron como quercetina total y luteolina total.

#### 3.2.3.4. Aislamiento de ARN y expresión relativa de genes

El ARN total se aisló de una muestra congelada y pulverizada de hojas jóvenes (E1) u hojas maduras (E2) de las mismas muestras usadas para el perfil fenólico por cada repetición y tratamiento, utilizando el reactivo TRIzol™ (Invitrogen) de acuerdo con las instrucciones del fabricante. El ARN total se cuantificó utilizando un espectrofotómetro de microplacas Epoch (BioTek Instruments, Alemania). La calidad e integridad del ARN total se comprobó mediante electroforesis en un gel de agarosa al 1,5% teñido con el colorante gel rojo (Biotium, California, EE. UU.). El ARN total (1 µg) se transcribió de forma inversa utilizando un kit de síntesis de ADNc ALL-IN-ONE 5X RT MasterMix (Applied Biological Materials, Richmond, Canadá).

Las cuantificaciones relativas de los transcritos de la lechuga se determinaron mediante la reacción en cadena de la polimerasa en tiempo real (RT-qPCR) utilizando tres réplicas biológicas con tres réplicas técnicas. Las RT-qPCR se realizaron en un termociclador Eco™ Real-Time PCR System (Illumina, Inc., California, EE. UU.), usando el kit EvaGreen® Dye, 20X in Water (Biotium, California, EE. UU.) siguiendo las instrucciones del fabricante. Las RT-qPCR se iniciaron con una temperatura denaturante a 94 °C por 30s seguido por 40 ciclos, utilizando las condiciones mencionadas en el Cuadro 3.3.

Cuadro 3.3. Condiciones para realizar las RT-qPCR.

Gen	Hibridación		Elongación	
	Temperatura (°C)	Tiempo (s)	Temperatura (°C)	Tiempo (s)
18S <sup>1</sup>	60	30	72	8
C3H <sup>2</sup>	58	30	72	9
FLS <sup>3</sup>	56	30	72	9

<sup>1</sup>Cebador de referencia. <sup>2</sup>Gen de la enzima cumarato 3-hidroxilasa. <sup>3</sup>Gen de la enzima flavonol sintasa.

El cebador de referencia (18S) y el cebador del gen de interés, *cumarato 3-hidroxilasa* (C3H), se diseñaron utilizando el programa Primer3web versión 4.1.0 (<https://primer3.ut.ee/>), verificando la ausencia de estructuras secundarias. Mientras que el gen de interés *flavonol sintasa* (FLS) fue obtenido de la literatura (Ebisawa et al., 2008). Además, se realizó un BLAST con el genoma de



la lechuga para confirmar que estos cebadores se alinean con los genes de interés. Posteriormente, se determinó la eficiencia de la PCR, aplicando un análisis de regresión lineal a la fase exponencial de la curva de amplificación para cada reacción de PCR a través del programa LinRegPCR (Mujica et al., 2010; Untergasser et al., 2021). La eficiencia media de la PCR para las reacciones de cada repetición por tratamiento se utilizó para el análisis Pfaffl. La lista de los cebadores utilizados en este estudio se detalla en el Cuadro 3.4.

Cuadro 3.4. Secuencia de los cebadores utilizados para la cuantificación relativa en tiempo real.

Gen	5'→3'	3'→5'	Longitud
18S <sup>1</sup>	GCC TAC TAT GGT GGT GAC GG	CTA CCT CCC CGT GTC AGG AT	129 pb
C3H <sup>2</sup>	CAA GAA GAG CTC GAC CGT GT	TTG CAT TGG CTT TGT GTG GG	148 pb
FLS <sup>3</sup>	CCA TAC AGA ATA TGT CCT CCA TCA CC	GCT CAA TAT GTC CAT TTG GTC ACC	146 pb

<sup>1</sup>Cebador de referencia. <sup>2</sup>Gen de la enzima cumarato 3-hidroxisilasa. <sup>3</sup>Gen de la enzima flavonol sintasa.

Los resultados se expresaron como la relación entre los niveles de transcripción en las muestras bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz frente a las muestras bajo luz ambiente consideradas como control (*fold change*). El análisis de los resultados se basó en una significancia biológica cuyo umbral mínimo de diferencia en la expresión de genes fue 1 vez entre los tratamientos.

### 3.2.3.5. Diseño experimental

Cada experimento consistió en dos ensayos independientes realizados en dos periodos de cultivo consecutivos durante el mismo año. Para cada ensayo, se estableció un diseño de bloques completamente aleatorizado con tres repeticiones. Cada repetición consideró un sistema hidropónico NFT independiente donde se aleatorizaron los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz. La unidad experimental consistió en 40 plantas, mientras que la unidad observacional consistió en 18 plantas. Para cada evaluación, se escogieron tres plantas de cada repetición. Adicionalmente, en las evaluaciones en el tiempo se añadió una estructura factorial 5 x 3 en el E1 y 5 x 5 en el E2, donde el primer factor correspondió a los tratamientos de enriquecimiento de luz (5 niveles que variaron según el periodo de cultivo) y el segundo nivel correspondió a los días de evaluación (0, 7 y 14 en el E1 y 0, 7, 14, 21 y 28 en el E2). Los resultados se presentaron como los valores promedios  $\pm$  error estándar (EE). Los datos se evaluaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA) y las diferencias entre las medias fueron comparadas por la prueba de Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa InfoStat versión 2008.

## 3.3. Resultados

### 3.3.1. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Las características agronómicas evaluadas en plantas de lechuga 'Levistro' son mostradas bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz que se ordenaron de menor a mayor proporción del componente rojo en condiciones de invernadero (Cuadro 3.5). Durante el primer periodo de cultivo y tras los 14 días de enriquecimiento de la luz ambiente, el peso fresco y el porcentaje de peso seco fluctuaron entre 17,04 y 21,15 g planta<sup>-1</sup> y 6,86 y 7,18 %, respectivamente. Al comparar



los diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz con el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) no se observaron diferencias significativas. Así como tampoco se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento de luz y el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), el cual presentó un mayor fotoperiodo y el doble de RFA que los tratamientos de enriquecimiento. Además, no se observaron diferencias significativas sobre el número de hojas extendidas planta<sup>-1</sup> y el número de hojas total planta<sup>-1</sup> (Cuadro 3.5). Durante el segundo periodo de cultivo, el peso fresco varió entre 19,35 y 22,91 g planta<sup>-1</sup> y no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.6) que mostró un mayor fotoperiodo y el doble de RFA con respecto a los tratamientos de enriquecimiento. El porcentaje de peso seco fluctuó entre 6,62 y 7,17 % y las plantas bajo el tratamiento con luz de mayor componente azul (luz azul; 62:15:15:8; R:A = 0,2:1) mostraron un porcentaje de peso seco significativamente inferior al testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) en 8,3% y 5,8 %, respectivamente. El número de hojas extendidas planta<sup>-1</sup> varió entre 5,8 y 7,6 y no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente. El número de hojas totales planta<sup>-1</sup> varió entre 8,4 y 11 hojas planta<sup>-1</sup>. Las plantas bajo el espectro 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) tuvieron un número de hojas planta<sup>-1</sup> significativamente mayor al testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A 0,8:1) y el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) en un 31% y 26,4%, respectivamente (Cuadro 3.6).



Cuadro 3.5. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul	RFA <sup>1</sup>	Peso fresco	Peso seco	Número hojas planta <sup>-1</sup>	
		$\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g planta <sup>-1</sup>	% planta <sup>-1</sup>	Extendidas	Total
60:16:16:8	0,3:1	364 ± 22	17,0 ± 4,6 a <sup>2</sup>	6,9 ± 0,3 a	6,6 ± 0,8 a	11,0 ± 0,3 a
28:42:22:8 <sup>3</sup>	0,8:1	339 ± 50	18,3 ± 2,8 a	7,0 ± 0,1 a	6,9 ± 1,1 a	10,6 ± 0,7 a
31:20:40:9	1,3:1	356 ± 24	18,5 ± 4,4 a	7,2 ± 0,3 a	7,1 ± 0,8 a	10,9 ± 1,1 a
15:20:57:8	3,8:1	353 ± 34	19,4 ± 2,7 a	7,0 ± 0,1 a	7,2 ± 0,5 a	11,0 ± 0,7 a
A26:30:30:14 <sup>4</sup>	1,2:1	747 ± 218	19,0 ± 3,9 a	7,2 ± 0,2 a	7,9 ± 0,8 a	10,7 ± 0,6 a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE.

<sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).

Cuadro 3.6. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul	RFA <sup>1</sup>	Peso fresco	Peso seco	Número hojas planta <sup>-1</sup>	
		$\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g planta <sup>-1</sup>	% planta <sup>-1</sup>	Extendidas	Total
62:15:15:8	0,2:1	361 ± 38	19,4 ± 1,8 a <sup>2</sup>	6,6 ± 0,1 b	5,8 ± 0,7 b	8,7 ± 1,2 b
30:39:23:8 <sup>3</sup>	0,8:1	357 ± 53	22,6 ± 4,7 a	7,2 ± 0,1 a	5,8 ± 0,2 b	8,4 ± 0,5 b
31:19:41:9	1,3:1	364 ± 50	22,6 ± 3,1 a	6,9 ± 0,1 a	7,6 ± 0,5 a	11,0 ± 0,9 a
15:17:60:8	4,0:1	357 ± 54	22,7 ± 1,1 a	6,9 ± 0,0 ab	6,1 ± 0,7 ab	9,0 ± 0,6 ab
A26:31:30:13 <sup>4</sup>	1,2:1	754 ± 175	22,9 ± 2,7 a	7,0 ± 0,1 a	5,9 ± 0,2 ab	8,7 ± 0,3 b

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE.

<sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz amb)



### 3.3.2. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

El peso fresco y el porcentaje de peso seco en plantas de lechuga 'Levistro' bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz por 28 días en el primer periodo de cultivo fluctuaron entre 35,6 y 45,2 g planta<sup>-1</sup> y 9,0 y 9,8 %, respectivamente y no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) y el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1), el cual presentó un mayor fotoperiodo y RFA que los tratamientos de enriquecimiento (Cuadro 3.7). Tampoco se observaron diferencias significativas sobre el número de hojas extendidas planta<sup>-1</sup> y el número de hojas total planta<sup>-1</sup> entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) y el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1). Los tratamientos de enriquecimiento de luz con espectro 33:15:44:8 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) y de mayor componente rojo (luz roja; 16:16:60:8; R:A = 3,8:1) aumentaron significativamente el número de hojas totales en comparación al tratamiento de enriquecimiento de luz con un más alto componente azul (luz azul; 47:22:21:10; R:A = 0,5:1) en un 13,6 y 11,6%, respectivamente (Cuadro 3.7).

En el segundo periodo de cultivo el peso fresco varió entre 33,5 y 44,8 g planta<sup>-1</sup> y no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) a pesar de que este último mostró un mayor fotoperiodo y RFA en relación con los tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadro 3.8). El porcentaje de peso seco fluctuó entre 9,2 y 10,4 % y tampoco mostró diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1). El número de hojas extendidas planta<sup>-1</sup> y el número de hojas totales planta<sup>-1</sup> varió entre 7,0 y 7,8 y 12,3 y 13,8 hojas planta<sup>-1</sup>, respectivamente, y no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.8).





Cuadro 3.7. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul	RFA <sup>1</sup>	Peso fresco	Peso seco	Número hojas planta <sup>-1</sup>	
		$\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g planta <sup>-1</sup>	% planta <sup>-1</sup>	Extendidas	Total
47:22:21:10	0,5:1	331 ± 26	35,6 ± 3,3a <sup>2</sup>	9,1 ± 0,2a	8,0 ± 0,0a	14,7 ± 0,6b
30:38:23:9 <sup>3</sup>	0,8:1	330 ± 25	38,3 ± 5,9a	9,2 ± 0,4a	8,7 ± 0,7a	15,3 ± 1,2ab
33:15:44:8	1,3:1	336 ± 20	45,2 ± 3,0a	9,0 ± 0,6a	10,1 ± 1,3a	16,7 ± 1,0a
16:16:60:8	3,8:1	328 ± 24	40,6 ± 7,1a	9,8 ± 0,7a	9,2 ± 1,0a	16,4 ± 0,7a
A25:30:31:14 <sup>4</sup>	1,2:1	702 ± 126	40,6 ± 7,0a	9,1 ± 0,3a	9,3 ± 0,6a	16,2 ± 0,8ab

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n=3$ ) ± EE.

<sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).

Cuadro 3.8. Características agronómicas de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul	RFA <sup>1</sup>	Peso fresco	Peso seco	Número hojas planta <sup>-1</sup>	
		$\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	g planta <sup>-1</sup>	% planta <sup>-1</sup>	Extendidas	Total
50:20:20:10	0,4:1	300 ± 25	33,5 ± 5,4a <sup>2</sup>	9,8 ± 1,0a	7,2 ± 0,6a	12,3 ± 1,8a
29:37:25:9 <sup>3</sup>	0,9:1	297 ± 24	42,2 ± 0,1a	9,6 ± 0,5a	7,0 ± 1,5a	12,7 ± 0,8a
29:21:42:8	1,5:1	307 ± 21	44,8 ± 8,6a	10,4 ± 0,1a	7,8 ± 0,8a	13,2 ± 0,6a
17:20:53:10	3,1:1	311 ± 20	41,4 ± 7,0a	10,0 ± 0,4a	7,3 ± 0,3a	13,5 ± 0,5a
A25:30:30:15 <sup>4</sup>	1,2:1	510 ± 77	38,7 ± 1,4a	9,2 ± 0,3a	7,2 ± 0,5a	13,8 ± 0,5a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ) ± EE.

<sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).



### 3.3.3. Intercambio gaseoso de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Las evaluaciones de intercambio gaseoso (asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), conductancia estomática (CE), transpiración (T) y concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $\text{C}_i$ )) realizadas durante el primer periodo de cultivo en las plantas de lechuga 'Levistro' tras 14 días del enriquecimiento de luz en condiciones de invernadero se muestran en la Figura 3.5. La A de las plantas mostró una tendencia a aumentar a medida que se incrementó la fracción roja de la luz. Sin embargo, la A de las plantas cultivadas bajo el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A= 1,2:1) fue significativamente mayor con respecto a los tratamientos de enriquecimiento de luz con un mayor componente azul (luz azul; 60:16:16:8; R:A = 0,3:1) y el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) en un 150% y 68%, respectivamente y que presentaron una baja relación R:A. En cuanto a las demás variables evaluadas no se observaron diferencias significativas entre los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) y el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1). En el segundo periodo de cultivo, se observó un patrón similar para la A con respecto al primer periodo (Figura 3.6). La A aumentó progresivamente a medida que aumentó la fracción roja de la luz. Además, las plantas bajo el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) mostraron una A significativamente mayor que las plantas cultivadas bajo el resto de los tratamientos de enriquecimiento de luz, los que presentaron una menor RFA. Además, el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) mostró una A significativamente menor en comparación con la luz de mayor componente rojo (luz roja; 15:17:60:8; R:A = 4:1) (Figura 3.6). Por otro lado, la conductancia estomática, la transpiración y la concentración interna de  $\text{CO}_2$  no mostraron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz (Figura 3.6).

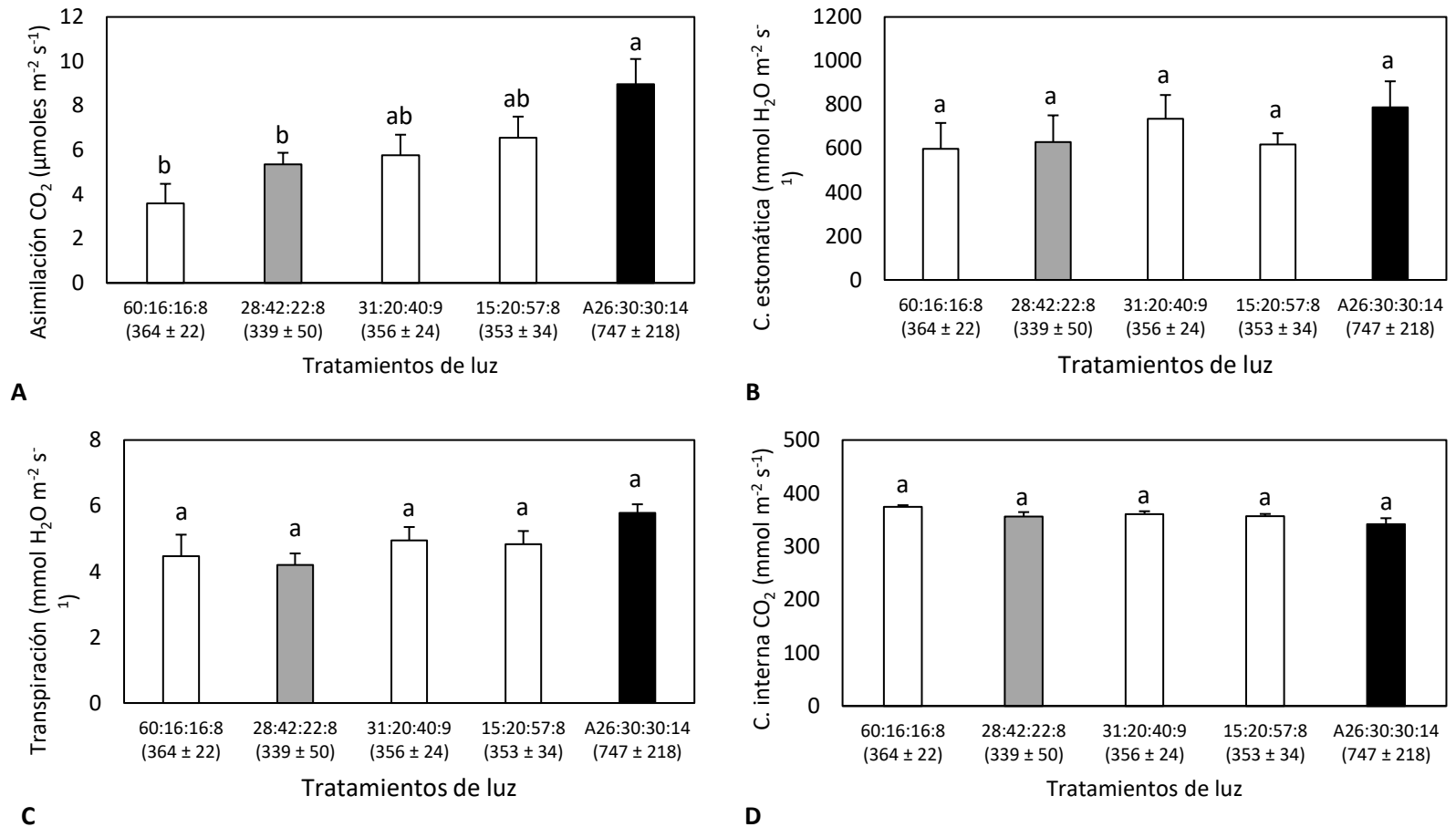
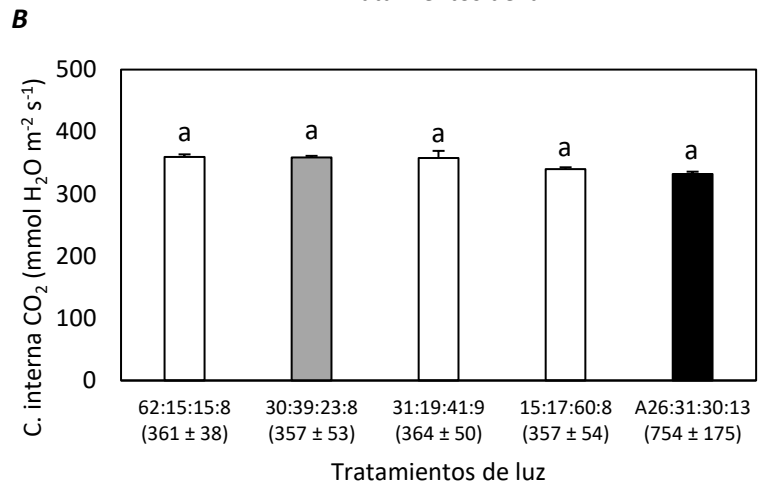
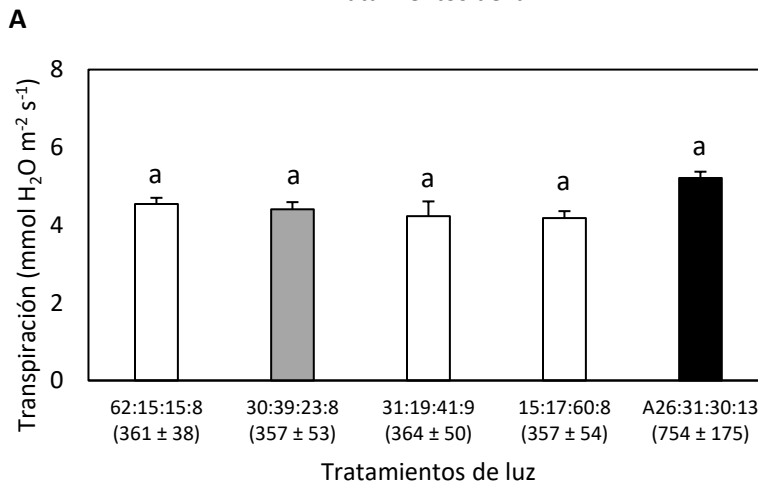
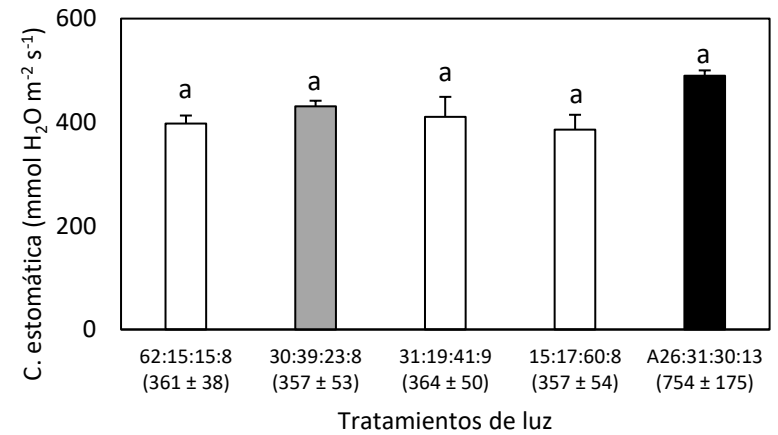
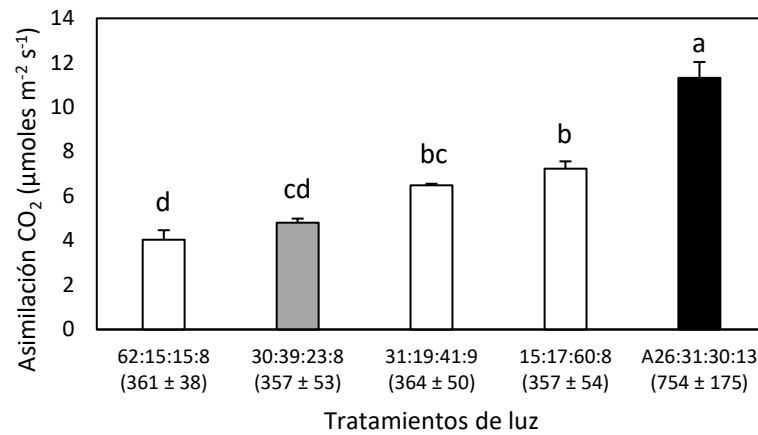


Figura 3.5. Asimilación de CO<sub>2</sub> (A), conductancia estomática (B), transpiración (C) y concentración interna de CO<sub>2</sub> (D) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo). Los tratamientos están representados por la proporción de azul:verde:rojo:rojo lejano y la relación A:R de izquierda a derecha fue 0,5:1; 0,8:1; 1,3:1; 3,8:1 y 1,2:1. La barra ennegrecida y gris corresponde al control (luz ambiente) y testigo (luz blanca), respectivamente. Los valores entre paréntesis corresponden a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) expresada en µmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Letras distintas entre las barras indican diferencias significativas para la prueba Tukey (p ≤ 0,05). Promedio (n = 3) ± EE.



**C** **D**

Figura 3.6. Asimilación de CO<sub>2</sub> (A), conductancia estomática (B), transpiración (C) y concentración interna de CO<sub>2</sub> (D) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo). Los tratamientos están representados por la proporción de azul:verde:rojo:rojo lejano y la relación A:R de izquierda a derecha fue 0,4:1; 0,9:1; 1,5:1; 3,1:1 y 1,2:1. La barra ennegrecida y gris corresponde al control (luz ambiente) y testigo (luz blanca), respectivamente. Los valores entre paréntesis corresponden a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) expresada en µmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Letras distintas entre las barras indican diferencias significativas para la prueba Tukey (p ≤ 0,05). Promedio (n = 3) ± EE.



### 3.3.4. Intercambio gaseoso de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

Durante el primer periodo de cultivo, la A fue afectada significativamente por la interacción de la luz y el día de evaluación. En general, la A bajo el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A 1,2:1) fue más alta que los tratamientos de enriquecimiento de luz en los distintos días de evaluación, a excepción del día 28. Cabe hacer notar que, estas diferencias no fueron significativas a excepción del día 7 en que el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) disminuyó en un 26,9% la A con respecto al control en luz ambiente (Cuadro 3.9). Por otro lado, la CE, T y Ci fueron afectadas solo por el factor día. En particular, la CE fue significativamente mayor el día 0 respecto de los otros días de evaluación, exceptuando el día 28. Mientras que, la T fue significativamente mayor al inicio de las evaluaciones (día 0) en comparación al resto de los días, exceptuando el día 7. Por su parte, la Ci fue significativamente más alta el día 28 con respecto a los otros días de evaluación, exceptuando el día 21 (Cuadro 3.9).

En el segundo periodo de cultivo, la A fue influenciada por la interacción de la luz y el día de evaluación (Cuadro 3.10). En general, la A fue mayor bajo el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) durante la realización del ensayo, excepto en el día 0, donde fue significativamente menor en comparación al testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y al tratamiento de luz con espectro 50:20:20:10 (luz azul; R:A = 0,4:1) en un 26,4% y 22,6%, respectivamente. Por su parte, el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) incentivó significativamente la A con respecto a los tratamientos de enriquecimiento de luz con espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A = 1,5:1), 17:20:53:10 (luz roja; R:A = 3,1:1) y control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.10). Para el día 7, el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) redujo significativamente la A en comparación al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) en un 26,9%. Mientras que, el tratamiento con espectro 50:20:20:10 (luz azul; R:A = 0,4:1) disminuyó significativamente la A con respecto al testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1). En el día 14, todos los tratamientos de enriquecimiento de luz y el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) promovieron una disminución significativa de la A con respecto al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.10). Mientras que, en el día 21, la luz de espectro 50:20:20:10 (luz azul R:A = 0,4:1), el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y la luz de espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A = 1,5:1) mostraron una reducción significativa de la A en comparación al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1). Al final del ensayo, solo la luz de espectro 50:20:20:10 (luz azul; R:A = 0,4:1) disminuyó significativamente la A con respecto al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) en un 31,3%. En cuanto al testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1), no hubo diferencias significativas respecto a los tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadro 3.10). La CE y T también fueron afectadas por la interacción del factor luz y factor día de evaluación (Cuadro 3.10). Para ambas variables, solo se observaron diferencias significativas en el día 7 donde el tratamiento de luz con espectro de mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; R:A = 3,1:1) redujo en un 33,1% la CE y en un 22,2% la T en comparación al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1). Por otro lado, la Ci fue influenciada por el factor luz y día de evaluación de manera independiente (Cuadro 3.10). Particularmente, la Ci fue significativamente mayor bajo el tratamiento de luz cuyo



espectro presentó un mayor componente azul (50:20:20:10; R:A = 0,4:1) en comparación al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) en un 2,4%. En cuanto al factor día, la Ci fue significativamente superior en los días 14, 21 y 28 con respecto al día 0 y 7 (Cuadro 3.10).

Cuadro 3.9. Asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración y concentración interna de CO<sub>2</sub> de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Asimilación	Conductancia	Transpiración	Concentración
		CO <sub>2</sub>	estomática		interna CO <sub>2</sub>
		μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
Luz (L)	47:22:21:10 <sup>1</sup>	6,0b <sup>2</sup>	494,3	4,2	352,7
	30:38:23:9 <sup>3</sup>	6,3ab	522,6	4,7	358,4
	33:15:44:8	6,6ab	542,5	4,6	354,4
	16:16:60:8	6,1ab	410,8	4,3	352,3
	A25:30:31:14 <sup>4</sup>	7,4a	526,0	4,4	349,1
Día (D)	0	9,3a	649,8a	5,5a	340,6c
	7	7,7b	504,6bc	4,9ab	348,9c
	14	6,3b	423,2cd	4,2bc	351,3bc
	21	3,8d	341,4d	3,3c	362,7ab
	28	5,4c	577,8ab	4,4b	363,3a
47:22:21:10	0	8,3a-e	653,0	5,7	326,3
	7	7,1c-f	589,9	4,9	357,1
	14	5,3f-k	348,3	4,2	362,9
	21	4,2h-k	257,3	2,9	356,7
	28	5,1f-k	608,1	3,6	360,3
30:38:23:9	0	9,6ab	662,9	5,7	350,0
	7	6,8d-g	506,8	5,4	354,2
	14	5,9e-i	426,9	4,5	355,7
	21	3,7i-k	392,0	3,5	367,3
	28	5,5f-j	624,3	4,4	364,7
33:15:44:8	0	9,3a-c	678,5	5,4	348,5
	7	8,1a-e	524,5	5,5	351,3
	14	6,4e-h	503,7	4,3	348,2
	21	3,4jk	305,6	3,0	358,6
	28	5,9e-i	700,0	4,7	365,3
16:16:60:8	0	8,8a-d	473,5	5,0	337,5
	7	7,3b-f	413,8	4,4	348,2
	14	6,2e-h	401,2	4,1	344,5
	21	3,1k	359,4	3,8	368,7
	28	5,1f-k	405,9	4,4	362,5
A25:30:31:14	0	10,4a	781,0	5,5	340,5
	7	9,3a-c	488,2	4,3	333,9
	14	7,5b-f	435,7	4,2	345,2
	21	4,7g-k	374,8	3,4	362,0



	28	5,3f-k	550,5	4,7	363,7
		Significancia			
L		*	NS <sup>5</sup>	NS	NS
D		*	*	*	*
L x D		*	NS	NS	NS

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente). <sup>5</sup>No significativo.

Cuadro 3.10. Asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, transpiración y concentración interna de CO<sub>2</sub> de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Asimilación	Conductancia	Transpiración	Concentración
		CO <sub>2</sub>	estomática		interna CO <sub>2</sub>
		$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Luz (L)	50:20:20:10 <sup>1</sup>	4,3b <sup>2</sup>	359,4a	3,5a	355,5a
	29:37:25:9 <sup>3</sup>	4,7ab	323,7ab	3,3ab	348,9b
	29:21:42:8	5,0ab	359,5a	3,5a	352,2ab
	17:20:53:10	4,8ab	285,5b	3,1b	349,1b
	A25:30:30:15 <sup>4</sup>	5,4a	330,4ab	3,5a	347,1b
Día (D)	0	6,0b	343,3b	3,0c	337,6b
	7	7,5a	438,2a	4,8a	339,2b
	14	4,6c	343,7b	3,4b	355,5a
	21	3,3d	295,8c	3,0c	363,4a
	28	2,8d	246,1c	2,7d	357,0a
50:20:20:10	0	6,5c-e	360,3a-f	3,2d-f	341,5
	7	6,5c-d	416,2a-d	4,6a-c	343,7
	14	3,8h-k	396,2a-e	3,8cd	356,0
	21	2,4mn	345,5b-f	3,1d-f	371,0
	28	2,2n	278,8d-g	2,8f	365,0
29:37:25:9	0	6,7bc	395,8a-e	3,1d-f	333,5
	7	7,5ab	459,3a-c	4,7ab	333,7
	14	3,8h-j	367,2a-f	3,2d-f	364,8
	21	2,9k-n	219,7fg	2,8ef	358,0
	28	2,8l-n	176,5g	2,4f	354,3
29:21:42:8	0	5,6e-f	360,4a-f	2,8f	337,9
	7	8,3a	466,2ab	5,1ab	338,3
	14	4,3hi	356,3a-f	3,7c-e	360,2
	21	3,3j-l	336,2b-g	3,0d-f	362,7
	28	3,3j-l	278,2d-g	2,9d-f	361,8
17:20:53:10	0	5,7d-f	267,8d-g	2,8ef	334,7
	7	7,8a	340,4b-f	4,2bc	337,8
	14	4,5gh	296,2c-g	3,1d-f	348,7
	21	3,4i-l	279,5d-g	3,0d-f	371,2



	28	2,3mn	243,5e-g	2,5f	353,0
	0	5,3fg	332,0b-g	3,1d-f	340,2
A25:30:30:1	7	7,6a-b	509,0a	5,4a	342,7
5	14	6,4c-e	302,8c-g	3,2d-f	347,7
	21	4,3hi	298,0c-g	3,0d-f	354,3
	28	3,2j-m	210,2fg	2,7f	350,8
Significancia					
L		*	*	*	*
D		*	*	*	*
L x D		*	*	*	NS <sup>5</sup>

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente). <sup>5</sup>No significativo.

### 3.3.5. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Durante ambos periodos de cultivo, en los distintos días de evaluación, se registraron valores de la Fv/Fm cercanos a 0,8 (Cuadro 3.11). Específicamente, durante el primer periodo, la interacción de los factores luz y día de evaluación fue significativa. En particular, las plantas de lechuga bajo el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A 1,2:1) y el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A 0,8:1) en el día 7 presentaron una Fv/Fm significativamente mayor que los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz en el día 0 (Cuadro 3.11). Por otro lado, en el segundo periodo, la Fv/Fm fue afectada significativamente solo por el factor día. Específicamente, las plantas al día 7 y 14 mostraron un valor de Fv/Fm significativamente mayor que el día 0 (Cuadro 3.11).

Cuadro 3.11. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Fv/Fm	Factor	Nivel	Fv/Fm
Primer periodo de cultivo			Segundo periodo de cultivo		
Luz (L)	60:16:16:8 <sup>1</sup>	0,812	Luz (L)	62:15:15:8	0,818
	28:42:22:8 <sup>2</sup>	0,811		30:39:23:8 <sup>3</sup>	0,808
	31:20:40:9	0,812		31:19:41:9	0,820
	15:20:57:8	0,805		15:17:60:8	0,817
	A26:30:30:14 <sup>4</sup>	0,813		A26:31:30:13 <sup>5</sup>	0,816
Día (D)	0	0,790b <sup>6</sup>	Día (D)	0	0,789b
	7	0,824a		7	0,836a
	14	0,817a		14	0,823a
60:16:16:8	0	0,785e	62:15:15:8	0	0,796
	7	0,826ab		7	0,831
	14	0,826ab		14	0,828
28:42:22:8	0	0,790de	30:39:23:8	0	0,778
	7	0,825ab		7	0,833





	14	0,819a-c		14	0,813
	0	0,795c-e		0	0,805
31:20:40:9	7	0,819a-c	31:19:41:9	7	0,828
	14	0,820a-c		14	0,827
	0	0,796c-e		0	0,798
15:20:57:8	7	0,815a-d	15:17:60:8	7	0,824
	14	0,804b-e		14	0,829
	0	0,784e		0	0,766
A26:30:30:14	7	0,837a	A26:31:30:13	7	0,864
	14	0,817a-d		14	0,818
		Significancia		Significancia	
L		NS <sup>7</sup>	L		NS
D		*	D		*
L x D		*	L x D		NS

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Testigo (luz blanca para el primer periodo de cultivo. <sup>3</sup>Testigo (luz blanca) para el segundo periodo de cultivo. <sup>4</sup>Control (luz ambiente) para el primer periodo de cultivo. <sup>5</sup>Control (luz ambiente) para el segundo periodo de cultivo. <sup>6</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>7</sup>No significativo.

### 3.3.6. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

En el primer periodo de cultivo, la Fv/Fm fue influenciada por el factor luz y el factor día de manera independiente (Cuadro 3.12). En particular, la Fv/Fm fue significativamente mayor bajo el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1) versus el espectro de mayor componente rojo (16:16:60:8; R:A = 3,8:1). Mientras que el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0.8:1) no mostró diferencias significativas con ninguno de los tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadro 3.12). Por otro lado, la Fv/Fm fue significativamente menor el día 0 en comparación a los otros días de evaluación (Cuadro 3.12).

En el segundo periodo de cultivo, la Fv/Fm fue afectada por la interacción de los factores luz y día (Cuadro 3.12). Específicamente, la Fv/Fm bajo el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) en el día 7 fue significativamente superior a la obtenida bajo los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz en el día 0 y bajo el tratamiento con espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A = 1,5:1) y 17:20:53:10 (luz roja; R:A = 3:1) en el día 7 (Cuadro 3.12). Además, la Fv/Fm bajo el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) en el día 7, 14, 21 y 28 aumentó significativamente con respecto a la Fv/Fm obtenida en los tratamientos de enriquecimiento de luz en el día 0 (Cuadro 3.12)

Cuadro 3.12. Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Fv/Fm	Factor	Nivel	Fv/Fm
Primer periodo de crecimiento			Segundo periodo de crecimiento		
Luz (L)	47:22:21:10 <sup>1</sup>	0,817ab <sup>2</sup>	Luz (L)	50:20:20:10	0,820



	30:38:23:9 <sup>3</sup>	0,816ab		29:37:25:9 <sup>4</sup>	0,823
	33:15:44:8	0,813ab		29:21:42:8	0,825
	16:16:60:8	0,808b		17:20:53:10	0,817
	A25:30:31:14 <sup>5</sup>	0,827a		A25:30:30:15 <sup>6</sup>	0,826
Día (D)	0	0,788c	Día (D)	0	0,793c
	7	0,823ab		7	0,822b
	14	0,830a		14	0,834a
	21	0,824ab		21	0,832a
	28	0,824ab		28	0,830ab
47:22:21:10	0	0,777	50:20:20:10	0	0,784h
	7	0,827		7	0,822a-f
	14	0,831		14	0,832a-c
	21	0,823		21	0,830a-c
	28	0,827		28	0,835a-c
30:38:23:9	0	0,788	29:37:25:9	0	0,803d-h
	7	0,825		7	0,827a-d
	14	0,831		14	0,834a-c
	21	0,822		21	0,825a-d
33:15:44:8	28	0,823	29:21:42:8	28	0,823a-f
	0	0,784		0	0,797e-h
	7	0,819		7	0,813c-g
	14	0,830		14	0,834a-c
	21	0,820		21	0,846a
16:16:60:8	28	0,823	17:20:53:10	28	0,837a-c
	0	0,794		0	0,796f-h
	7	0,809		7	0,817b-f
	14	0,822		14	0,826a-d
	21	0,820		21	0,817b-f
A25:30:31:14	28	0,807	A25:30:30:15	28	0,828a-d
	0	0,800		0	0,787gh
	7	0,835		7	0,830a-d
	14	0,835		14	0,845a
	21	0,836		21	0,840ab
	28	0,838		28	0,827a-d
	Significancia			Significancia	
	L	*	L	NS <sup>7</sup>	
	D	*	D	*	
	L x D	NS	L x D	*	

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>3</sup>Testigo (luz blanca) para el primer periodo de cultivo. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca) para el segundo periodo de cultivo. <sup>5</sup>Control (luz ambiente) para el primer periodo de cultivo. <sup>6</sup>Control (luz ambiente) para el segundo periodo de cultivo. <sup>7</sup>No significativo.

3.3.7. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.



Durante el primer periodo de cultivo, tanto el factor luz como el factor día afectaron de manera independiente el índice relativo de la concentración de clorofila (Cuadro 3.13). Particularmente, el tratamiento de luz con un mayor componente azul (luz azul; 60:16:16:8) y una menor relación R:A (0,3:1) incrementó significativamente el índice relativo de la concentración de clorofila de las plantas de lechuga respecto al testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1). Por otra parte, el testigo en luz blanca y los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz no mostraron diferencias significativas con el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) el cual presentó una mayor RFA. En el segundo periodo, solo el factor día influyó significativamente en el índice relativo de la concentración de clorofila, observándose un valor significativamente mayor al día 14 y 7 respecto del día 0.

Cuadro 3.13. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Índice SPAD	Factor	Nivel	Índice SPAD
Primer periodo de cultivo			Segundo periodo de cultivo		
Luz (L)	60:16:16:8 <sup>1</sup>	5,7a <sup>2</sup>	Luz (L)	62:15:15:8	5,4
	28:42:22:8 <sup>3</sup>	5,0b		30:39:23:8 <sup>4</sup>	5,3
	31:20:40:9	5,5ab		31:19:41:9	5,9
	15:20:57:8	5,3ab		15:17:60:8	5,6
	A26:30:30:14 <sup>5</sup>	5,4ab		A26:31:30:13 <sup>6</sup>	5,6
Día (D)	0	4,4b	Día (D)	0	4,1c
	7	5,8a		7	5,6b
	14	5,9a		14	7,1a
60:16:16:8	0	4,5	62:15:15:8	0	4,1
	7	6,2		7	5,5
	14	6,5		14	6,8
28:42:22:8	0	4,5	30:39:23:8	0	4,0
	7	5,1		7	5,4
	14	5,3		14	6,5
31:20:40:9	0	4,0	31:19:41:9	0	4,2
	7	6,1		7	5,9
	14	6,5		14	7,6
15:20:57:8	0	4,6	15:17:60:8	0	4,1
	7	5,7		7	5,5
	14	5,5		14	7,2
A26:30:30:14	0	4,5	A26:31:30:13	0	3,9
	7	5,7		7	5,6
	14	6,0		14	7,2
Significancia			Significancia		
L		*	L		NS <sup>7</sup>
D		*	D		*
L x D		NS	L x D		NS



<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>3</sup>Testigo (luz blanca) para el primer periodo de cultivo. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca) para el segundo periodo de cultivo. <sup>5</sup>Control (luz ambiente) para el primer periodo de cultivo. <sup>6</sup>Control (luz ambiente) para el segundo periodo de cultivo. <sup>7</sup>No significativo.

### 3.3.8. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

En el primer periodo de cultivo, el índice relativo de la concentración de clorofila fue afectado solo por el factor día (Cuadro 3.14). En general, el índice relativo de la concentración de clorofila aumentó a medida que transcurrieron los días, específicamente, el índice relativo de la concentración de clorofila fue significativamente mayor durante los días 28, 21 y 14 en comparación al día 7 y 0, a su vez, el día 7 mostró un índice relativo de la concentración de clorofila significativamente mayor que el día 0 (Cuadro 3.14).

En el segundo periodo de cultivo, el índice relativo de la concentración de clorofila fue afectado por la interacción de los factores luz y día (Cuadro 3.14). En general, el índice relativo de la concentración de clorofila aumentó significativamente bajo el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) en el día 28 en comparación al índice relativo de la concentración de clorofila obtenida en el día 0 y 7 bajo el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadro 3.14). Por su parte, el índice relativo de la concentración de clorofila obtenido en el día 14 bajo el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) fue significativamente superior con respecto al valor obtenido el día 0 y 7 en el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) y los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadro 3.14). Es relevante mencionar que bajo el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y cada uno de los tratamientos de enriquecimiento de luz se observó un patrón similar en el índice relativo de la concentración de clorofila a través de los días. En general, el índice relativo de la concentración de la clorofila aumentó a medida que transcurrían los días (Cuadro 3.14).

Cuadro 3.14. Índice relativo de la concentración de clorofila de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer y segundo periodo de cultivo).

Factor	Nivel	Índice SPAD	Factor	Nivel	Índice SPAD
Primer periodo de cultivo			Segundo periodo de cultivo		
Luz (L)	47:22:21:10 <sup>1</sup>	5,8	Luz (L)	50:20:20:10	6,0ab <sup>2</sup>
	30:38:23:9 <sup>3</sup>	5,7		29:37:25:9 <sup>4</sup>	5,7ab
	33:15:44:8	5,9		29:21:42:8	6,1a
	16:16:60:8	5,8		17:20:53:10	5,7b
	A25:30:31:14 <sup>5</sup>	5,8		A25:30:30:15 <sup>6</sup>	6,0ab
Día (D)	0	3,9c	Día (D)	0	4,2c
	7	5,8b		7	5,5b
	14	6,3ab		14	6,6a
	21	6,5a		21	6,5a



	28	6,5a		28	6,7a
	0	3,7		0	4,4f
	7	6,0		7	5,5e
47:22:21:10	14	6,5	50:20:20:10	14	6,6a-c
	21	6,4		21	7,0ab
	28	6,6		28	6,3b-e
	0	3,9		0	4,0f
	7	5,6		7	5,5e
30:38:23:9	14	6,2	29:37:25:9	14	6,6a-c
	21	6,0		21	6,4b-e
	28	6,7		28	6,3b-e
	0	4,3		0	4,2f
	7	6,1		7	5,6de
33:15:44:8	14	6,3	29:21:42:8	14	6,8ab
	21	6,8		21	6,8ab
	28	6,2		28	6,9ab
	0	4,0		0	4,2f
	7	5,6		7	5,5e
16:16:60:8	14	6,4	17:20:53:10	14	6,4bd
	21	6,6		21	5,8c-e
	28	6,4		28	6,6a-c
	0	3,7		0	4,2f
	7	6,0		7	5,5e
A25:30:31:14	14	6,1	A25:30:30:15	14	6,5b-d
	21	6,8		21	6,6a-c
	28	6,5		28	7,4a
	Significancia			Significancia	
	L	NS <sup>7</sup>		L	*
	D	*		D	*
	L x D	NS		L x D	*

<sup>1</sup>Valores corresponden al porcentaje de componente azul:verde:rojo:rojo lejano, respectivamente, de la luz incidente en las plantas. <sup>2</sup>Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas para el factor o interacción según corresponda, de acuerdo con la prueba de rangos múltiples de Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ ). <sup>3</sup>Testigo (luz blanca) para el primer periodo de cultivo. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca) para el segundo periodo de cultivo. <sup>5</sup>Control (luz ambiente) para el primer periodo de cultivo. <sup>6</sup>Control (luz ambiente) para el segundo periodo de cultivo. <sup>7</sup>No significativo.

### 3.3.9. Actividad antioxidante

#### 3.3.9.1. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Finalizado el primer periodo de cultivo de 14 días, las hojas de lechuga registraron una CFT entre 22,21 y 28,29 mg ácido gálico g peso seco<sup>-1</sup>, y no se observaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz a pesar que la RFA, de éstos últimos, fue la mitad del control (Cuadro 3.15). Por su parte, la capacidad antioxidante varió entre 48,81 y 74,03



mg ET g peso seco<sup>-1</sup> y no hubo diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz con la mitad de la RFA observada en el control.

Cuadro 3.15. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Concentración fenoles totales	Capacidad antioxidante (FRAP)
		$\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$	mg ác. gálico g peso seco <sup>-1</sup>	mg ET g peso seco <sup>-1</sup>
60:16:16:8	0,3:1	364 ± 22	22,7 ± 3,6 a <sup>2</sup>	63,5 ± 12,7 a
28:42:22:8 <sup>3</sup>	0,8:1	339 ± 50	25,7 ± 2,1 a	74,0 ± 8,1 a
31:20:40:9	1,3:1	356 ± 24	22,2 ± 4,1 a	66,3 ± 10,1 a
15:20:57:8	3,8:1	353 ± 34	23,0 ± 2,0 a	71,1 ± 6,9 a
A26:30:30:14 <sup>4</sup>	1,2:1	747 ± 218	28,3 ± 3,0 a	73,8 ± 13,2 a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey (P ≤ 0,05). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).

Al término del segundo periodo de crecimiento de 14 días y siguiendo la misma tendencia del periodo anterior, se observaron resultados similares entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.16). Es decir, la CFT y la capacidad antioxidante no presentaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente, el testigo en luz blanca y los tratamientos de enriquecimiento de luz que tenían la mitad de la RFA observada en el control.

Cuadro 3.16. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Concentración fenoles totales	Capacidad antioxidante (FRAP)
		$\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$	mg ác. gálico g peso seco <sup>-1</sup>	mg ET g peso seco <sup>-1</sup>
62:15:15:8	0,2:1	361 ± 38	21,9 ± 3,4 a <sup>2</sup>	85,9 ± 6,2 a
30:39:23:8 <sup>3</sup>	0,8:1	357 ± 53	19,0 ± 2,8 a	78,2 ± 10,8 a
31:19:41:9	1,3:1	364 ± 50	19,4 ± 4,4 a	77,1 ± 13,8 a
15:17:60:8	4,0:1	357 ± 54	20,9 ± 5,0 a	79,1 ± 12,9 a
A26:31:30:13 <sup>4</sup>	1,2:1	754 ± 175	20,7 ± 2,5 a	77,3 ± 6,8a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey (P ≤ 0,05). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).

3.3.9.2. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.



Durante el primer periodo de cultivo, la CFT varió entre 26,0 y 28,1 mg ácido gálico g peso seco<sup>-1</sup>, y no se observaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz, cuyas RFA fueron alrededor de la mitad de la observada en el control (Cuadro 3.17). Por su parte, la capacidad antioxidante varió entre 91,6 y 102,6 mg ET g peso seco<sup>-1</sup> y tampoco se observaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz que presentaron la mitad de la RFA observada en el control (Cuadro 3.17).

Cuadro 3.17. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azu l (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Concentración fenoles totales	Capacidad antioxidante (FRAP)
		$\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$	mg ác. gálico g peso seco <sup>-1</sup>	mg ET g peso seco <sup>-1</sup>
47:22:21:10	0,5:1	331 ± 26	28,1 ± 4,1a <sup>2</sup>	102,6 ± 9,0a
30:38:23:9 <sup>3</sup>	0,8:1	330 ± 25	26,0 ± 3,3a	92,8 ± 12,5a
33:15:44:8	1,3:1	336 ± 20	26,2 ± 5,8a	91,6 ± 16,6a
16:16:60:8	3,8:1	328 ± 24	27,3 ± 7,1a	93,8 ± 18,3a
A25:30:31:14 <sup>4</sup>	1,2:1	702 ± 126	27,2 ± 2,8a	91,7 ± 9,2a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).

En el segundo periodo de cultivo se observaron resultados similares que en el primer periodo de cultivo (Cuadro 3.18). Es decir, la CFT y la capacidad antioxidante no presentaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2), el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9.1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz, cuyas RFA fueron aproximadamente la mitad de la obtenida en el control (Cuadro 3.18).

Cuadro 3.18. Concentración de fenoles totales y capacidad antioxidante de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azu l (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Concentración fenoles totales	Capacidad antioxidante (FRAP)
		$\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$	mg ác. gálico g peso seco <sup>-1</sup>	mg ET g peso seco <sup>-1</sup>
50:20:20:10	0,4:1	300 ± 25	32,2 ± 3,0a <sup>2</sup>	88,3 ± 9,9a
29:37:25:9 <sup>3</sup>	0,9:1	297 ± 24	29,8 ± 3,6a	80,5 ± 9,2a
29:21:42:8	1,5:1	307 ± 21	30,3 ± 7,1a	82,5 ± 6,2a
17:20:53:10	3,1:1	311 ± 20	31,3 ± 8,2a	93,7 ± 10,0a
A25:30:30:15 <sup>4</sup>	1,2:1	510 ± 77	31,2 ± 2,2a	82,4 ± 2,4a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>Control (luz ambiente).



### 3.3.10. Perfil fenólico de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Los polifenoles que se encontraron en mayor concentración fueron el ácido clorogénico, ácido chicórico y la quercetina. Tras la cosecha de las lechugas del primer periodo de cultivo, la concentración de quercetina total en las plantas varió entre 2,9 y 8,9 mg g peso seco<sup>-1</sup> y la mayor concentración fue observada en el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) y en el tratamiento de enriquecimiento con espectro de luz de 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) respecto al control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.19). En comparación al control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) la concentración del ácido clorogénico aumentó significativamente en las plantas enriquecidas con un espectro 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) en un 36,8%. Por otro lado, la luteolina total incrementó su concentración significativamente en las plantas bajo el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.19).

Siguiendo la misma tendencia del primer periodo de cultivo, en el segundo periodo de cultivo, los polifenoles que se encontraron en mayor concentración fueron el ácido clorogénico, ácido chicórico y la quercetina. La concentración de quercetina total en las plantas de lechuga varió entre 2,1 y 3,8 mg g peso seco<sup>-1</sup> y se observó un aumento significativo en las plantas bajo el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y las tratadas con espectros de luz 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) respecto al control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) en un 81 y 71%, respectivamente (Cuadro 3.20). Por otro lado, la concentración de ácido clorogénico aumentó significativamente bajo el espectro 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) con respecto al testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz, exceptuando al control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.20). Cabe mencionar que, si bien no hubo diferencias significativas con el control en luz ambiente, las plantas cultivadas bajo el espectro 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) registraron una concentración superior de ácido clorogénico en un 37% aproximadamente. En cuanto a la concentración de luteolina total, el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) incrementó su concentración significativamente en comparación con los diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz LED (Cuadro 3.20).





Cuadro 3.19. Concentración de compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup> $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Ácido clorogénico	Ácido chicórico	Quercetina	Quercetina	Quercetina	Quercetina total	Luteolina-	Luteolina-7-	Luteolina total
					3-O- glucósido	3-O- glucorónido	3-O- galactósido		7-O- glucósido	O- glucurónido	
60:16:16:8	0,3:1	364 ± 22	4,5±0,7ab <sup>2</sup>	4,3±0,5a	0,7±0,2a	2,6±0,3a	0,3±0,03c	3,6±0,5b	0,8±0,1c	0,3±0,0bc	1,0±0,2c
28:42:22:8 <sup>3</sup>	0,8:1	339 ± 50	4,2±0,6b	4,6±0,5a	0,8±0,3a	1,2±0,2c	6,9±0,4a	8,9±0,4a	ND <sup>4</sup>	0,3±0,0bc	0,3±0,0d
31:20:40:9	1,3:1	356 ± 24	5,2±0,6a	4,8±0,5a	1,0±0,5a	2,2±0,3ab	4,7±0,6b	7,9±0,8a	1,0±0,1b	0,3±0,0a	1,4±0,1b
15:20:57:8	3,8:1	353 ± 34	3,9±0,2bc	5,0±0,4a	0,7±0,2a	2,3±0,1ab	0,3±0,03c	3,4±0,1b	1,1±0,1b	0,3±0,1bc	1,3±0,1b
A26:30:30:14 <sup>5</sup>	1,2:1	747 ± 218	3,8±0,5c	4,7±0,3a	1,2±0,3a	2,2±0,1ab	0,4±0,06c	3,7±0,3b	1,6±0,1a	0,3±0,0ab	1,9±0,1a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE.

<sup>3</sup>Testigo (luz blanca). <sup>4</sup>ND: No detectado. <sup>5</sup>Control (luz ambiente).

Cuadro 3.20. Concentración de los compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup> $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Ácido clorogénico	Ácido chicórico	Quercetina	Quercetina	Quercetina	Quercetina total	Luteolina-	Luteolina-7-O-	Luteolina total
					3-O- glucósido	3-O- glucorónido	3-O- galactósido		7-O- glucósido	glucurónido	
62:15:15:8	0,2:1	361 ± 38	2,4±0,4bc <sup>2</sup>	5,7±0,3a	0,8±0,1a	2,0±0,3b	ND <sup>3</sup>	2,8±0,3ab	ND	ND	ND
30:39:23:8 <sup>4</sup>	0,8:1	357 ± 53	3,2±0,2bc	5,7±0,8a	0,4±0,1b	3,4±0,4a	ND	3,8±0,4a	1,5±0,2b	ND	1,5±0,2b
31:19:41:9	1,3:1	364 ± 50	5,2±1,0a	4,8±0,4a	0,9±0,0a	2,7±0,2ab	ND	3,6±0,3a	1,4±0,0b	ND	1,4±0,0b
15:17:60:8	4,0:1	357 ± 54	2,2±0,3bc	5,7±0,3a	0,9±0,0a	1,9±0,2b	ND	2,8±0,2ab	1,9±0,3b	ND	1,9±0,3b
A26:31:30:13 <sup>5</sup>	1,2:1	754 ± 175	3,7±0,7ab	5,4±0,7a	ND	1,9±0,6b	0,2±0,0	2,1±0,6b	3,7±1,2a	0,3±0,0	4,0±1,2a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey ( $P \leq 0,05$ ). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>

ND: No detectado. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca). <sup>5</sup>Control (luz ambiente).



### 3.3.11. Perfil fenólico de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

Durante el primer periodo de cultivo, los polifenoles que se encontraron en mayor concentración fueron el ácido clorogénico, ácido chicórico y la quercetina (Cuadro 3.21). La concentración de quercetina total en las plantas de lechuga varió entre 1,9 y 3,0 mg g peso seco<sup>-1</sup>. De manera particular, la quercetina total bajo el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1) mostró una concentración significativamente mayor respecto del tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (luz roja; 16:16:60:8; R:A = 3,8:1), mientras que el testigo en luz blanca y el resto de los tratamientos de enriquecimiento no presentaron diferencias significativas con el control. Por otro lado, la concentración de ácido clorogénico aumentó significativamente en las plantas bajo el tratamiento de enriquecimiento de luz que tuvo un mayor componente azul (luz azul; 47:22:21:10; R:A = 0,5:1) y bajo el espectro 33:15:44:8 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) en un 35,6% en comparación al control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1). De forma similar, el ácido chicórico presentó una concentración significativamente mayor bajo el espectro 33:15:44:8 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) en comparación con el control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1) (Cuadro 3.21).

De la misma forma que ocurrió en el primer periodo de cultivo, los polifenoles que se encontraron en mayor concentración durante el segundo periodo de cultivo fueron el ácido clorogénico, ácido chicórico y la quercetina (Cuadro 3.22). La concentración de quercetina total en las plantas de lechuga varió entre 1,4 y 2,3 mg g peso seco<sup>-1</sup> y no se observaron diferencias significativas entre el control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1), el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el resto de los tratamientos de enriquecimiento luz. Sin embargo, el tratamiento de luz con mayor componente azul (50:20:20:10; R:A = 0,4:1) promovió una mayor concentración de quercetina total respecto al testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y al tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; R:A = 3,1:1) en un 53,3% y 64,3%, respectivamente. Por otro lado, la concentración de ácido clorogénico aumentó significativamente bajo el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A = 1,5:1) y bajo la luz de espectro con mayor componente azul (luz azul; 50:20:20:10; R:A = 0,4:1) en comparación al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) y hubo una disminución significativa bajo el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; R:A = 3,1:1) al compararlas con el control en luz ambiente. En cuanto al ácido chicórico, las plantas de lechuga bajo el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A = 1,5:1) mostraron una concentración significativamente superior al control en luz ambiente (A25:30:30:15; R:A = 1,2:1) y testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) en un 40,9% y 29,2%, respectivamente (Cuadro 3.22).



Cuadro 3.21. Concentración de los compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (primer periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Ácido	Ácido	Quercetina	Quercetina	Quercetina	Quercetina total
			clorogénico	chicórico	3-O- glucósido	3-O- glucorónido	3-O- galactósido	
μmoles m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			mg g <sup>-1</sup> peso seco					
47:22:21:10	0,5:1	331 ± 26	6,1±0,6a <sup>2</sup>	5,9±0,2ab	0,8±0,2ab	1,8±0,3ab	ND <sup>3</sup>	2,5±0,4ab
30:38:23:9 <sup>4</sup>	0,8:1	330 ± 25	4,7±0,4b	5,7±0,3b	0,6±0,2bc	1,6±0,3ab	ND	2,3±0,2ab
33:15:44:8	1,3:1	336 ± 20	6,1±0,4a	6,3±0,6a	0,6±0,2bc	1,6±0,3ab	ND	2,2±0,3ab
16:16:60:8	3,8:1	328 ± 24	5,1±0,4b	5,3±0,5b	0,5±0,1c	1,4±0,4b	ND	1,9±0,5b
A25:30:31:14 <sup>5</sup>	1,2:1	702 ± 126	4,5±0,3b	5,6±0,4b	1,0±0,2a	1,9±0,2a	0,2±0,04	3,0±0,2a

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey (P ≤ 0,05). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>No detectado. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca). <sup>5</sup>Control (luz ambiente).

Cuadro 3.22. Concentración de los compuestos fenólicos identificados en plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz (segundo periodo de cultivo).

Tratamiento de luz azul:verde:rojo:rojo lejano	Relación rojo:azul (R:A)	RFA <sup>1</sup>	Ácido	Ácido	Quercetina	Quercetina	Quercetina	Quercetina	Luteolina-7-
			clorogénico	chicórico	3-O- glucósido	3-O- glucorónido	3-O- galactósido	total	O-glucósido
μmoles m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>			mg g <sup>-1</sup> peso seco						
50:20:20:10	0,4:1	300 ± 25	7,2±0,4b <sup>2</sup>	4,7±0,5b	0,9±0,2ab	1,4±0,1a	ND <sup>3</sup>	2,3±0,3a	0,7±0,1bc
29:37:25:9 <sup>4</sup>	0,9:1	297 ± 24	5,3±0,4d	4,8±0,3b	0,5±0,0c	1,0±0,1b	ND	1,5±0,4b	0,8±0,1bc
29:21:42:8	1,5:1	307 ± 21	7,8±0,4a	6,2±0,4a	1,0±0,1a	1,0±0,3b	ND	2,0±0,3ab	1,7±0,0a
17:20:53:10	3,1:1	311 ± 20	4,1±0,2e	5,3±0,4b	0,4±0,0c	1,0±0,2b	ND	1,4±0,2b	0,7±0,0c
A25:30:30:15 <sup>5</sup>	1,2:1	510 ± 77	6,2±0,4c	4,4±0,1b	0,9±0,1a	1,3±0,1ab	ND	2,2±0,6ab	1,2±0,1b

<sup>1</sup>Radiación fotosintéticamente activa. <sup>2</sup>Letras distintas en una misma columna indican diferencias significativas para la Prueba Tukey (P ≤ 0,05). Promedio (n=3) ± EE. <sup>3</sup>No detectado. <sup>4</sup>Testigo (luz blanca). <sup>5</sup>Control (luz ambiente).



### 3.3.12. Expresión relativa de genes en lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero. Experimento 1.

Durante el primer periodo de cultivo, se observó que el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) y el testigo en luz blanca (28:42:22:83; R:A = 0,8:1) aumentaron significativamente la expresión relativa del gen *C3H* con respecto al control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1), ya que los valores en la expresión relativa fueron 4 y 2 para la luz con espectro 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) y el testigo en luz blanca (28:42:22:83; R:A = 0,8:1), respectivamente, mientras que, para el control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) la expresión relativa fue 1 (Figura 3.7A) a pesar de que la luz ambiente presentó el doble de la RFA observada en los tratamientos de enriquecimiento de luz. Con respecto al testigo en luz blanca (28:42:22:83; R:A = 0,8:1), se observó que el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) incrementó significativamente la expresión relativa del gen *C3H* al doble. Mientras que, los tratamientos de enriquecimiento con un mayor componente azul (luz azul; 60:16:16:8; R:A = 0,3:1) y mayor componente rojo (luz roja; 15:20:57:8; R:A = 3,8:1) disminuyeron significativamente la expresión relativa de este gen (Figura 3.7A). Por otro lado, la luz con espectro 31:20:40:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) incrementó significativamente la expresión relativa del gen *FLS* con respecto al control en luz ambiente (A26:30:30:14; R:A = 1,2:1) ya que, alcanzó un valor en la expresión de 2,9 versus el control que alcanzó 1, mientras que el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) alcanzó un valor de expresión de 2,1 (Figura 3.7B). Adicionalmente, el testigo en luz blanca (28:42:22:8; R:A = 0,8:1) incrementó significativamente la expresión relativa del gen *FLS* (valor en la expresión de 2,1) en comparación a los tratamientos de enriquecimiento de luz con una mayor componente azul (luz azul; 60:16:16:8; R:A = 0,3:1) y mayor componente rojo (luz roja; 15:20:57:8; R:A = 3,8:1), los que alcanzaron valores de 0,5 y 0,4, respectivamente (Figura 3.7B). En el segundo periodo de cultivo, el tratamiento de luz con espectro 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) promovió una expresión relativa del gen *C3H* significativamente mayor (valor de la expresión = 2) que el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1) y el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1), los que alcanzaron una expresión de 1 y 0,8, respectivamente (Figura 3.7C). Mientras que, el gen *FLS* tuvo una expresión significativamente mayor bajo el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 31:19:41:9 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) y el testigo en luz blanca (30:39:23:8; R:A = 0,8:1) en comparación con el control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A = 1,2:1), ya que, ambos tratamientos alcanzaron una valor de expresión de 2,3 versus el control que alcanzó un valor igual a 1 (Figura 3.7D).

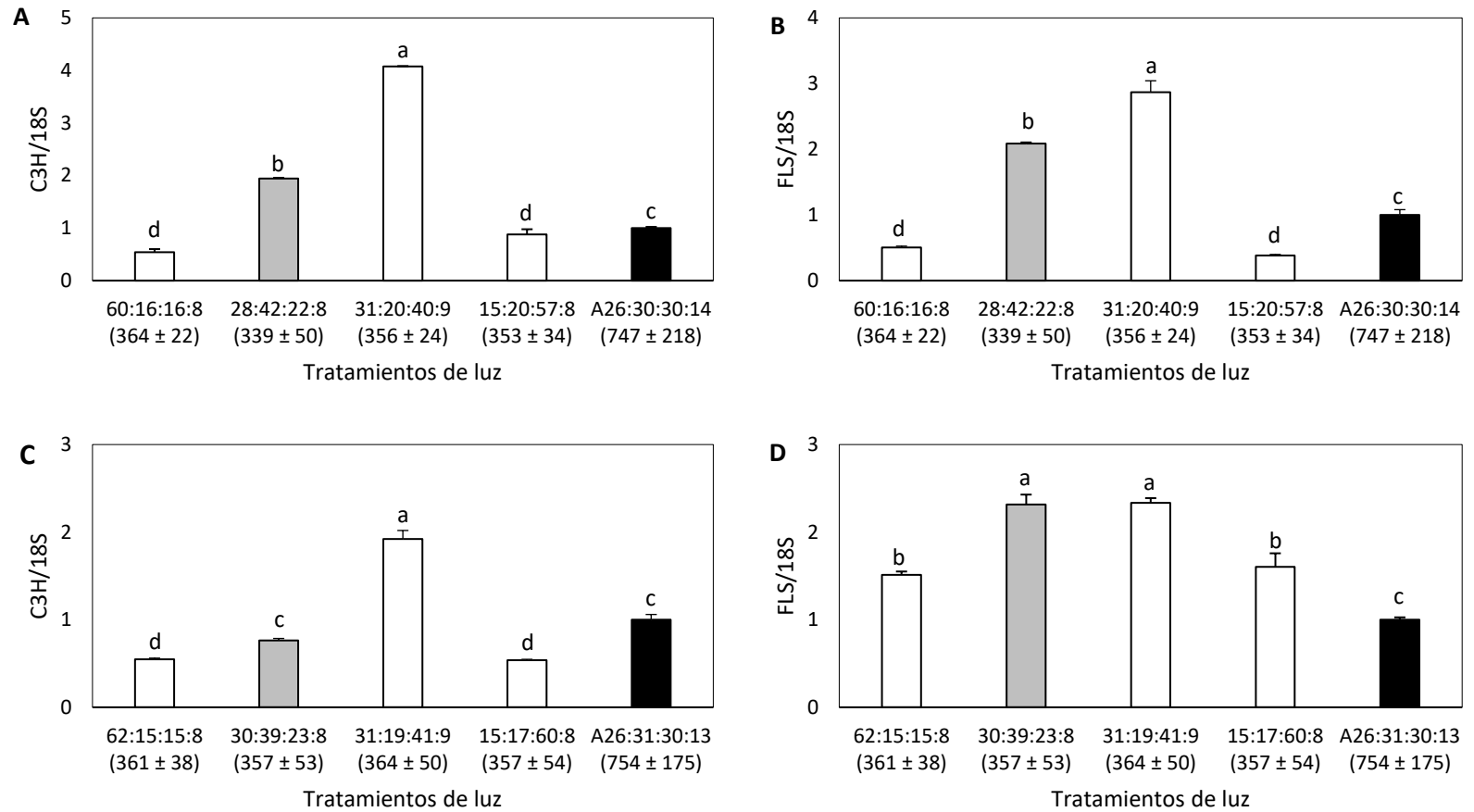


Figura 3.7. Expresión relativa de los genes *cumarato 3-hidroxilasa* (*C3H*) y *flavonol sintasa* (*FLS*) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 14 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz durante el primer (A y B) y segundo (C y D) periodo de cultivo. Los tratamientos están representados por la proporción de azul:verde:rojo:rojo lejano y la relación A:R en el primer periodo, de izquierda a derecha, fue 0,3:1; 0,8:1; 1,3:1; 3,8:1 y 1,2:1 y en el segundo periodo fue 0,2:1; 0,8:1; 1,3:1; 4,0:1 y 1,2:1. La barra ennegrecida y gris corresponden al control (luz ambiente) y al testigo (luz blanca), respectivamente. Los valores entre paréntesis corresponden a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) respectiva expresada en  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . 18S corresponde al gen normalizador. Letras distintas entre las barras indican diferencias significativas para la prueba Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ )  $\pm$  EE.



### 3.3.12. Expresión relativa de genes en lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero. Experimento 2.

Durante la primer periodo de crecimiento, se observó que el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 33:15:44:8 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) y los tratamientos de enriquecimiento de luz con un mayor componente azul (luz azul; 47:22:21:10; R:A = 0,5:1) y mayor componente rojo (luz roja; 16:16:60:8; R:A = 3,8:1) aumentaron significativamente la expresión relativa del gen *C3H* con respecto al control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1) ya que alcanzaron valores de expresión iguales a 4,9; 2,4 y 2,1, respectivamente (Figura 3.8A). A su vez, el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 33:15:44:8 (luz azul-roja; R:A = 1,3:1) promovió una expresión relativa del gen *C3H* significativamente mayor que el testigo en luz blanca (30:38:23:94; R:A = 0,8:1) ya que la expresión alcanzó un valor igual a 4,9 versus el valor de 1,6 obtenido en el testigo en luz blanca (Figura 3.8A). Por otro lado, no hubo una significancia biológica en la expresión relativa del gen *FLS* entre los tratamientos de suplementación con respecto al control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2), es decir, las diferencias en la expresión relativa fueron menores a 1. Sin embargo, el análisis estadístico arrojó que el nivel de expresión del gen *FLS* bajo el testigo en luz blanca (30:38:23:9; R:A = 0,8:1) y el tratamiento de enriquecimiento de luz con un mayor componente rojo (luz roja; 16:16:60:8; R:A = 3,8:1) fue inferior en comparación al control en luz ambiente (A25:30:31:14; R:A = 1,2:1) y al tratamiento de enriquecimiento de luz de mayor componente azul (luz azul; 47:22:21:10; R:A = 0,5:1) (Figura 3.8B).

En el segundo periodo de cultivo, el tratamiento de enriquecimiento de luz con espectro 29:21:42:8 (luz azul-roja; R:A =1,5:1) promovió una mayor expresión relativa del gen *C3H* con respecto al control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A 1,2:1), al testigo en luz blanca (29:37:25:94; R:A = 0,9:1) y al tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; 3,1:1) ya que la expresión relativa alcanzó un valor de 2,2 versus el valor de 1; 0,9 y 0,8 obtenido en control en luz ambiente, testigo en luz blanca y al tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; 3,1:1), respectivamente (Figura 3.8C). De manera similar a lo observado en el primer periodo de cultivo, no se registró una significancia biológica en la expresión relativa del gen *FLS* bajo los diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz, es decir, los cambios de expresión fueron menores a 1 (Figura 3.8D). No obstante, el análisis estadístico arrojó diferencias significativas que fueron similares a las observadas en el primer periodo de cultivo. Específicamente, la expresión relativa del gen *FLS* fue significativamente menor bajo el testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y el tratamiento de enriquecimiento con mayor componente rojo (luz roja; 17:20:53:10; R:A = 3,1:1) en comparación al control en luz ambiente (A26:31:30:13; R:A 1,2:1) y a los otros tratamientos de enriquecimiento de luz (Figura 3.8D).

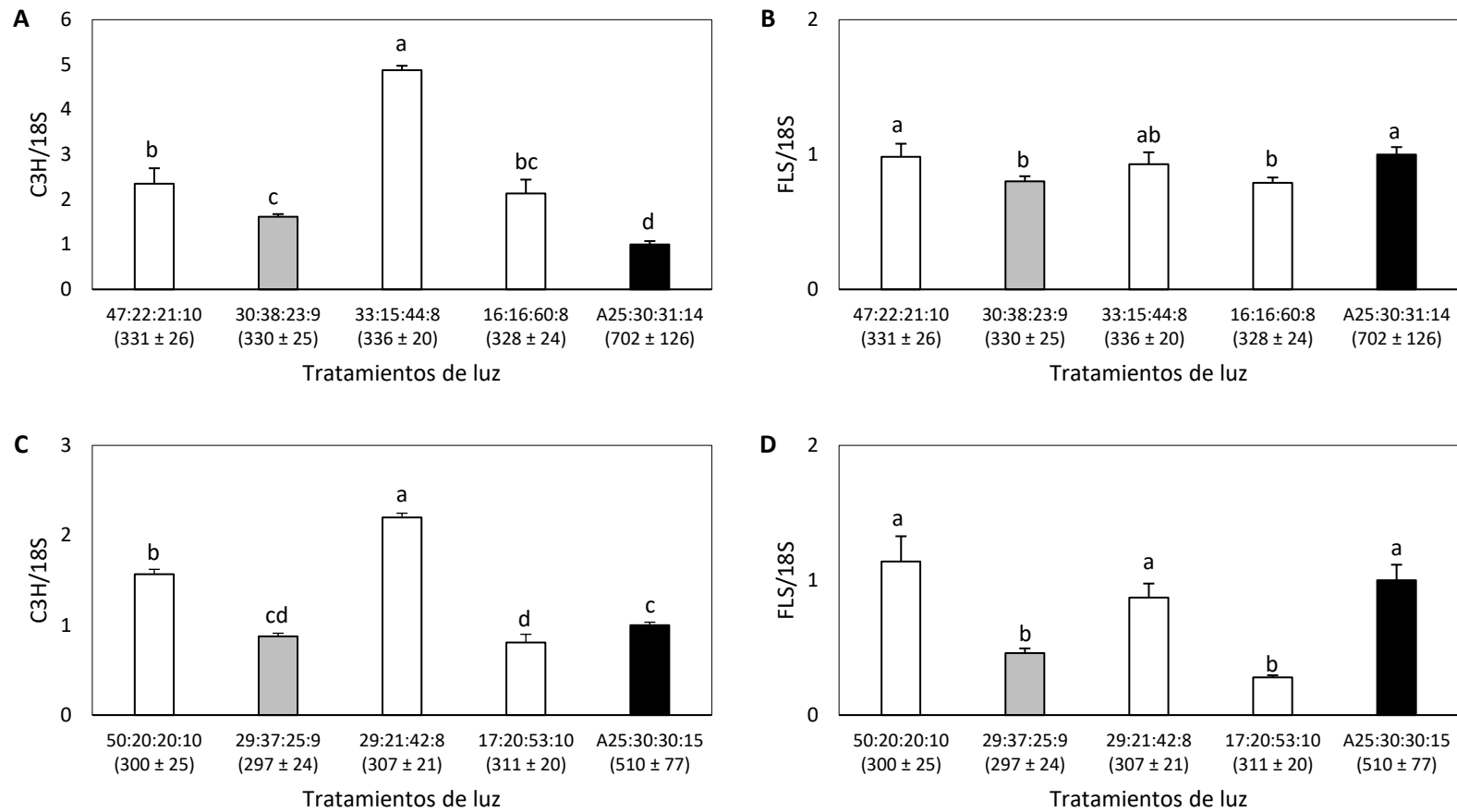


Figura 3.8. Expresión relativa de los genes *cumarato 3-hidroxilasa* (C3H) y *flavonol sintasa* (FLS) a cosecha de plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas durante 28 días en invernadero bajo diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz durante el primer (A y B) y segundo (C y D) periodo de cultivo. Los tratamientos están representados por la proporción de azul:verde:rojo:rojo lejano y la relación A:R en el primer periodo, de izquierda a derecha, fue 0,5:1; 0,8:1; 1,3:1; 3,8:1 y 1,2:1 y en el segundo periodo fue 0,4:1; 0,9:1; 1,5:1; 3,1:1 y 1,2:1. La barra ennegrecida y gris corresponden al control (luz ambiente) y al testigo (luz blanca). Los valores entre paréntesis corresponden a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) respectiva expresada en  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . 18S corresponde al gen normalizador. Letras distintas entre las barras indican diferencias significativas para la prueba Tukey ( $p \leq 0,05$ ). Promedio ( $n = 3$ )  $\pm$  EE.



### 3.4. Discusión

#### 3.4.1. Características agronómicas, parámetros fisiológicos e índice relativo de la concentración de clorofila

El enriquecimiento de luz en los invernaderos es un método común para aumentar la radiación percibida por las plantas con el fin de mejorar la producción de plántulas y el crecimiento de las plantas (Bantis et al., 2018). Sin embargo, hay que considerar que la luz interactúa con otros factores, tales como, la época del año (Samuolienė et al., 2012a) y su efecto está relacionado con el estado fenológico, la especie y el cultivar (Chang y Chang, 2014).

A nivel de crecimiento de las plantas, Ouzounis et al. (2015) no observaron una variación en el peso fresco y peso seco de la lechuga 'Batavia' y 'Lollo Rossa' cuando la luz ambiente del invernadero fue suplementada con luz LED azul a baja intensidad ( $45\text{-}80 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En lechuga 'Boston' tampoco se encontraron diferencias significativas en el peso fresco y peso seco cuando se comparó entre la luz ambiente del invernadero sin enriquecimiento y la luz ambiente con enriquecimiento, usando lámparas de alta presión de sodio y lámparas LED que rindieron una radiación media total durante el cultivo de  $1100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $550 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Martineau et al., 2012). De igual forma, los resultados del E1 (enriquecimiento de luz por 14 días) y E2 (enriquecimiento de luz por 28 días) de esta investigación mostraron que el peso fresco y la acumulación de materia seca no variaron significativamente bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente que poseía una RFA mayor (Cuadros 3.5; 3.6; 3.7 y 3.8). Cuando se compararon tratamientos de enriquecimiento de luz bajo una misma RFA, Hernández et al. (2020) notaron que el tratamiento de suplementación lumínico con LED (20% azul y 80% rojo) o HPS a  $17 \text{ moles m}^{-2} \text{d}^{-1}$  ( $\sim 250 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) no afectó significativamente el peso fresco de 12 cultivares de lechuga. En otras especies, como albahaca, el peso fresco y peso seco tampoco se vieron comprometidos bajo los diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz en invernadero a una misma intensidad ( $175 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Jensen et al., 2018). Estos resultados coinciden con lo observado en esta investigación cuando se compararon los tratamientos de enriquecimiento de luz con el testigo de luz blanca a una similar RFA, donde no se observaron diferencias significativas para el peso fresco y el porcentaje de peso seco tanto en el experimento 1 (Cuadros 3.5 y 3.6) como en el experimento 2 (Cuadros 3.7 y 3.8). Por lo tanto, los resultados de esta investigación indicarían que las plantas cultivadas bajo luz ambiente enriquecida con luces de diferentes espectros, con la mitad de la RFA de la luz ambiente, presentaron un crecimiento normal y características similares a aquellas cultivadas bajo esta última luz, permitiendo deducir que una intensidad de entre  $300$  y  $350 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , independiente del espectro que enriqueció a la luz ambiente, fue adecuada para el cultivo de lechuga 'Levistro'. Por otro lado, el efecto del espectro de la luz enriquecida parece ser opacado con la luz ambiente de fondo (Hernández et al., 2020) debido probablemente a una elevada afluencia de luz ambiente producto de días despejados durante el periodo experimental y a la buena transmisión de la luz al invernadero (Bergstrand y Schüssler, 2012).

La acumulación de biomasa responde a la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  (Albornoz y Lieth, 2017) y, por lo tanto, depende de la fotosíntesis (Min et al., 2021). Dicho proceso es impulsado principalmente por la absorción de luz azul y roja (Xu et al., 2016; Bian et al., 2018) y la radiación (Albornoz et al., 2014). Durante el E1 (enriquecimiento de luz por 14 días) se observó un





incremento en la asimilación  $\text{CO}_2$  a medida que aumentó la proporción del componente rojo bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz en ambos periodos de cultivo (Figuras 3.5 y 3.6). La luz roja está entre los componentes más eficientes para conducir el proceso fotosintético (Mitchell y Sheibani, 2020) ya que la clorofila absorbe fuertemente la luz roja (Marín-Ortiz et al., 2020). Por lo tanto, los resultados de este experimento sugieren que al aumentar el componente rojo de la luz se promueve la asimilación de  $\text{CO}_2$  en las plantas de lechuga cultivadas en invernadero. Por otro lado, hay que tener en cuenta, que el intercambio gaseoso puede afectarse con la interacción de los tratamientos de enriquecimiento de luz y el día de evaluación, observado en el E2 (Cuadros 3.9 y 3.10). En general, la asimilación de  $\text{CO}_2$  tendió a disminuir a medida que transcurrieron los días, independiente del tratamiento de enriquecimiento de luz, debido probablemente a que siempre fue evaluada la misma hoja (tercera o cuarta hoja seleccionada al inicio del experimento) que con el pasar de los días se fue volviendo más senescente. Este resultado concuerda con lo observado por Holsteijn (1981), quien indicó que la asimilación de  $\text{CO}_2$  disminuyó con el aumento de la edad de la planta de lechuga.

Por otro lado, en ambos experimentos (E1 y E2) se observó que los tratamientos de enriquecimiento de luz cuya RFA varió entre 300 y 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mostraron una asimilación de  $\text{CO}_2$  menor que el control en luz ambiente, cuya RFA fue casi el doble al de los tratamientos de enriquecimiento de luz y testigo en luz blanca, mientras que la conductancia estomática, transpiración y concentración interna de  $\text{CO}_2$  en el E1 no mostraron diferencias significativas (Figuras 3.5 y 3.6), en el E2, el factor día y la interacción entre el tratamiento de enriquecimiento de luz y el día afectaron significativamente estas variables (Cuadros 3.9 y 3.10). A pesar de las diferencias observadas en el intercambio gaseoso, especialmente en la asimilación de  $\text{CO}_2$  entre los tratamientos de enriquecimiento de luz y la luz ambiente, éstas no reflejaron un cambio significativo en el peso fresco y el porcentaje de peso seco de la lechuga 'Levistro' en el E1 (Cuadros 3.5 y 3.6) y E2 (Cuadros 3.7 y 3.8). De acuerdo con los resultados de Albornoz et al. (2014), Albornoz y Lieth (2017) y Wang et al. (2016), la asimilación de  $\text{CO}_2$  de la lechuga tiene una relación lineal con la intensidad hasta los 400-500  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , por lo que, la ganancia de peso en la lechuga 'Levistro' no se vería limitada bajo la menor radiación observada en los tratamientos de enriquecimiento de luz. Lo anterior podría traducirse en que hay un uso más eficiente de la energía lumínica bajo los tratamientos de suplementación de luz en invernadero, ya que con una RFA de entre 300 y 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que fue aproximadamente la mitad de la RFA de la luz ambiente, el crecimiento y desarrollo de la lechuga 'Levistro' no se vió limitado. Estudios realizados con otros cultivares de lechuga, han encontrado que con RFA inferiores a la obtenida en nuestro estudio (250 a 290  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) permiten un rendimiento óptimo o un crecimiento y desarrollo adecuado de las plantas de lechuga (Kang et al., 2013; Pennisi et al., 2020).

Por otro lado, la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) se utilizó como un indicador de respuesta al cambio lumínico en las plantas de lechuga durante ambos experimentos y de acuerdo con Kowalczyk et al. (2022) puede ser afectado de forma diversa por el espectro de la luz. Según el análisis realizado, la Fv/Fm fue afectada por la interacción de los factores luz y día (E1, primer periodo de cultivo y E2, segundo periodo de cultivo) o de manera independiente por el factor día (E1, segundo periodo de cultivo y E2 primer periodo de cultivo) o factor luz (E1, segundo periodo de cultivo) (Cuadros 3.11 y 3.12). De manera general y para ambos experimentos, la Fv/Fm fue más baja al inicio de las evaluaciones (día 0) con respecto a los otros días de evaluación. Los resultados de Azad et al. (2020) mostraron valores de la Fv/Fm, en plantas de lechuga Lollo rosso cultivadas bajo luz con diferentes proporciones de luz azul y roja en una



fábrica de plantas, más bajos en la evaluación inicial realizada tras 10 días desde el inicio de los tratamientos con luz LED respecto de la evaluación final el día 20. Por su parte, Li et al. (2019) notaron que la  $F_v/F_m$  de las hojas jóvenes de alfalfa fue significativamente inferior al de hojas maduras cuando fueron expuestas a una alta intensidad lumínica ( $2000 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) durante un único periodo de 12 h. En nuestra investigación los valores de  $F_v/F_m$  obtenidos para ambos experimentos, rondaron el 0,8. De acuerdo con Kang et al. (2013); Son y Oh (2013) y Björkman y Demming (1987), valores de  $F_v/F_m$  cercanos a 0,8 indicarían que las plantas se encuentran en una condición de crecimiento no estresante. Por lo tanto, la eficiencia máxima del fotosistema II de las plantas de lechuga 'Levistro' durante su cultivo bajo el enriquecimiento de luz en invernadero durante ambos experimentos fue similar y el rendimiento fotosintético no estuvo comprometido.

El incremento de los valores de la  $F_v/F_m$  a medida que transcurrieron los días de cultivo coincidieron con el aumento progresivo que se observó en el índice relativo de la concentración de clorofila en las hojas de lechuga bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz durante ambos experimentos (Cuadros 3.13 y 3.14). Específicamente, el índice relativo de la concentración de clorofila al inicio (día 0) fue significativamente menor que el resto de las evaluaciones. De acuerdo con Šesták (1963) la concentración de clorofila depende de la edad de la hoja, y aumenta desde la hoja más joven hasta la hoja que puede llamarse "fotosintéticamente madura". Coincidentemente, en lechuga 'Lores' la concentración de clorofila fue menor en las hojas jóvenes respecto de las hojas maduras (Viacava et al., 2013). En otras especies hortícolas, Kamble et al. (2015) también encontraron una menor concentración de clorofila en hojas jóvenes en comparación a las hojas maduras. Por otro lado, estudios realizados en lechuga y arroz obtuvieron una correlación significativa entre la  $F_v/F_m$  y la concentración de clorofila en las hojas mediante indicadores de SPAD (Kowalczyk et al., 2018; Kumagai et al., 2009). Nuestra investigación arrojó que existe una correlación positiva moderada entre el índice relativo de la concentración de clorofila, medido como índice SPAD y la  $F_v/F_m$  en el experimento 1 (primer periodo:  $r=0,46$ ;  $p < 0,0001$ ; segundo periodo:  $r=0,55$ ;  $p < 0,0001$ ). Mientras que, en el experimento 2 existió una correlación positiva moderada en el primer periodo de cultivo ( $r=0,54$ ;  $p < 0,0001$ ) y una correlación positiva alta en el segundo periodo de cultivo ( $r=0,66$ ;  $p < 0,0001$ ). Por lo tanto, los menores valores de  $F_v/F_m$  observados al día 0, donde las hojas eran más jóvenes, se deberían a una menor concentración de clorofila en las hojas, asociado a menores valores del índice SPAD.

#### 3.4.2. Actividad antioxidante, perfil fenólico y expresión relativa de genes

El control del entorno lumínico permite mejorar la concentración de antioxidantes en las hortalizas (Ohashi-Kaneko, 2016) aunque los resultados de la literatura son variados. Samuolienė et al. (2012b) señalaron que la iluminación roja suplementaria (HPS + LED rojo;  $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h) por 3 días antes de la cosecha influyó en el aumento significativo de la concentración de fenoles totales y la capacidad de eliminación de radicales libres DPPH de las lechugas verdes 'Multibaby' y 'Thumper'. De igual forma, Samuolienė et al. (2016) observaron que la adición de luz roja LED ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a la luz HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) incrementó la concentración de fenoles totales y el porcentaje de eliminación de radicales libre DPPH en microgreens de albahaca y perejil cultivados en invernadero. Sin embargo, en un estudio similar de Samuolienė et al. (2013) realizado en lechuga verde 'Thumper', la irradiación, 3 días antes de la cosecha, con LEDs rojo ( $210 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sobre la lámpara HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el invernadero no tuvo



un efecto significativo sobre la concentración de fitoquímicos. Por otro lado, el componente azul y verde de la luz LED pueden influir positiva o negativamente en la concentración de fenoles totales y la capacidad de eliminación de radicales libres DPPH dependiendo del periodo del año sobre las lechugas verdes 'Multigreen 3' y 'Multiblond 2' y la lechuga roja 'Multired 4' (Samuolienė et al., 2012a). Por su parte, Brazaitytė et al. (2022) mencionaron que la concentración de compuestos fenólicos en lechuga verde 'Little Gem' responde a la interacción entre el tratamiento de luz y el periodo de cultivo, ya que observaron una respuesta diferencial a los tratamientos de luz LED suplementaria diurna de corta duración en primavera y otoño. En particular, la iluminación suplementaria con LEDs azul (400 nm) y luz azul-verde (455 + 530 nm) ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 4 h luz) sobre la luz base HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en invernadero, provocaron un efecto positivo más pronunciado sobre los compuestos fenólicos totales, excepto cuando se aplicaron durante el día en el cultivo de primavera. Por el contrario, Samuolienė et al. (2013) indicaron que en lechuga 'Thumper' cultivada en invernadero, la concentración de fenoles totales y la capacidad de eliminación de radicales libres DPPH se vieron afectados negativamente cuando la luz base HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fue suplementada con luz LED azul o verde ( $30 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) aplicada por 22 días, desde siembra a cosecha (Samuolienė et al., 2013). Los resultados de esta investigación mostraron que la capacidad antioxidante y la concentración de fenoles totales de la lechuga 'Levistro' bajo el enriquecimiento de luz durante el E1 (14 días enriquecimiento de luz) y el E2 (28 días de enriquecimiento de luz) en cada periodo de cultivo no variaron significativamente en comparación al control en luz ambiente con una RFA mayor, o al testigo en luz blanca que presentó una RFA similar a los tratamientos de enriquecimiento de luz (Cuadros 3.15; 3.16; 3.17 y 3.18).

Por otro lado, Samuolienė et al. (2012a) mencionan que conseguir únicamente un efecto positivo sobre las propiedades antioxidantes es complicado, ya que el metabolismo antioxidante en la lechuga depende de varios componentes como la variedad, el espectro de la luz o la época del año. Además, la radiación juega un rol preponderante sobre los compuestos antioxidantes (Samuolienė et al., 2012a; Samuolienė et al., 2012b). Según Pérez-López et al. (2013) el tratamiento con alta RFA ( $700 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), durante 39 días después de la siembra, aumentó la capacidad antioxidante de la lechuga roja hoja de roble al doble ( $16,9 \text{ mg g}^{-1}$  peso seco) de lo observado en la luz con una RFA fue de  $400 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $8,5 \text{ mg g}^{-1}$  peso seco). A su vez, Sutulienė et al. (2022) observaron que plantas de lechuga roja 'Nikolaj' cultivadas en invernadero bajo el enriquecimiento con luz blanca a una RFA de  $250 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) mostraron un aumento significativo de la capacidad antioxidante frente a una RFA de  $150 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz) y la luz ambiente ( $80 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Sin embargo y de acuerdo con lo señalado por Pech et al. (2022) la interacción de la RFA con el espectro de luz no debe ser descartado. Los resultados de Mohamed et al. (2021) confirmaron esta aseveración, ya que, en su estudio mostraron que a una RFA de  $270 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , la actividad antioxidante de lechuga no mostró diferencias significativas bajo tres lámparas de luz azul-roja con distinta relación azul:roja (1,25:1 y 0,76:1), mientras que, a una intensidad de  $60 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  las diferencias se hicieron significativas para los mismas tres lámparas de luz azul-roja. Contrariamente, nuestra investigación mostró que la actividad antioxidante no varió significativamente entre los tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente,



cuya RFA fue sustancialmente mayor a la de los tratamientos de enriquecimiento de luz y testigo en luz blanca. Así entonces, es posible sugerir que las plantas de lechuga 'Levistro' bajo los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz en los distintos periodos de cultivo de este estudio presentaron un metabolismo normal a una intensidad que fue inferior a lo observado bajo la luz ambiente o bien existe una interacción compensatoria entre las distintas moléculas antioxidantes en las plantas de lechuga expuestas a los diferentes espectros de luz con baja RFA y la luz ambiente con alta RFA. Además, este resultado también sugiere que, la luz ambiente del invernadero podría enmascarar el efecto propio de los diferentes espectros de luz de enriquecimiento, lo cual coincide con lo observado por Martineau et al. (2012) y Hernández et al. (2020) quienes señalaron que algunos efectos del enriquecimiento de luz LED en invernadero pueden ser minimizados por la luz solar de fondo.

Por otro lado, Shimomura et al. (2020) indicaron que ciertos espectros de luz, como el azul, serían una señal que incidiría sobre la acumulación de fenoles a través de cambios en los metabolitos. Dentro de los distintos compuestos fenólicos encontrados en la naturaleza, Santos et al. (2014) indican que los principales compuestos fenólicos identificados en las hojas de lechuga verde corresponden a ácidos hidroxicinámicos. Más específicamente, Llorach et al. (2008) indicaron que los derivados del ácido cafeico fueron los principales compuestos fenólicos en las variedades de lechugas verdes, coincidiendo con Romani et al. (2002) que, además, indicaron que los flavonoles es otra clase principal de polifenoles en las hojas de lechuga. Para Materska et al. (2019) la quercetina y los derivados del ácido cafeico son los principales compuestos fenólicos de la lechuga. Según Llorach et al. (2008) los flavonoles están en menor cantidad en las variedades de lechuga verdes con respecto a las variedades rojas y escarola, y las antocianinas sólo estuvieron presentes en las variedades de hoja roja. En nuestro estudio entre los ácidos fenólicos identificados, los de mayor concentración fueron el ácido clorogénico y ácido chicórico, lo cual coincide con los resultados obtenidos por Materska et al. (2019), Romani et al. (2002) y Santos et al. (2014). La concentración de ácido clorogénico y ácido chicórico bajo los tratamientos de enriquecimiento de luz en el E1 varió entre 2,2 y 5,2 mg g PS<sup>-1</sup> y 4,3 y 5,7 mg g PS<sup>-1</sup>, respectivamente, mientras que en el E2 fluctuó entre 4,1 y 7,8 mg g PS<sup>-1</sup> y 4,4 y 6,3 mg g PS<sup>-1</sup>, respectivamente. Materska et al. (2019) indicaron que la concentración de dichos compuestos en lechuga cabeza de mantequilla 'Omega', cultivadas en invernadero cuarenta días después de la siembra, fue 2,5 y 5,7 mg g PS<sup>-1</sup>, respectivamente. Santos et al. (2014) observaron en lechuga verde mínimamente procesada una concentración de 3,2 y 11,7 mg g PS<sup>-1</sup> de ácido clorogénico y ácido chicórico, respectivamente. En cuanto a los flavonoles, los resultados del E1 y E2 mostraron que el de mayor concentración fue la quercetina 3-O-glucorónido, y su concentración varió entre 1,2 y 2,7 mg g PS<sup>-1</sup>, y 1 y 1,9 mg g PS<sup>-1</sup>, respectivamente. Materska et al. (2019) obtuvieron una concentración de quercetina 3-O-glucorónido de 1,9 mg g PS<sup>-1</sup> en lechuga cabeza de mantequilla 'Omega' y Santos et al. (2014) observaron una concentración de 3,1 mg g PS<sup>-1</sup> en lechuga verde. Mientras que Mai y Glomb (2013) detectaron una concentración de 11,1 µg por gramo de peso fresco y Romani et al. (2002) una concentración entre 0,003 y 0,08 mg g PF<sup>-1</sup> en distintos días de cosecha de lechuga 'Audran' cultivada en invernadero.

La exposición a la luz es, en particular, uno de los principales condicionantes para determinar la concentración de la mayoría de los polifenoles en los vegetales (Quiñones et al., 2012).



Específicamente, el espectro de luz es un factor relevante en la formación de metabolitos secundarios (Bian et al., 2014; Chen et al., 2014; Kwack et al., 2015; Li y Kubota, 2009). En el E1 para ambos periodos de cultivo, la concentración de ácido clorogénico aumentó significativamente bajo el enriquecimiento con luz azul-roja (espectro 31:20:40:9 para el primer periodo de cultivo y espectro 31:19:41:9 para el segundo periodo de cultivo), respecto al control en luz ambiente, al testigo en luz blanca y a los demás tratamientos de enriquecimiento (Cuadros 3.19 y 3.20). Mientras que, en el E2, la concentración de ácido clorogénico aumentó significativamente bajo la luz azul-roja (espectro 33:15:44:8 para el primer periodo de cultivo y espectro 29:21:42:8 para el segundo periodo de cultivo) y la luz azul (espectro 47:22:21:10 para el primer periodo de cultivo y espectro 50:20:20:10 para el segundo periodo de cultivo) en comparación al testigo en luz blanca y control en luz ambiente, que poseía una RFA sustancialmente mayor (Cuadro 3.21 y 3.22). Investigaciones previas muestran que los resultados del perfil fenólico son variados bajo el espectro de luz en distintas especies vegetales. Por ejemplo, en hojas y frutos de frutilla, la síntesis de ácido clorogénico fue regulada por la luz azul en comparación con la luz roja cuando cada una de las luces fueron aplicadas por 15 días a una RFA de  $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Chen et al., 2020). Asimismo, Thwe et al. (2014) indicaron que la acumulación de ácido clorogénico en brotes de trigo sarraceno de 2 cm de altura (inicio de la aplicación de luz, 4 días después de la siembra) fue significativamente mayor luego de 2, 4, 6, 8 y 10 días de exposición a la luz azul o blanca ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 16 h luz) con respecto a la luz roja ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 16 h luz) lo cual coincidió con los resultados de Shimomura et al. (2020) quienes observaron un aumento de la concentración de ácido clorogénico en lechuga verde 'Green Wave' expuesta por una semana, luego del trasplante, a la luz fluorescente o luz LED azul continua ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en comparación al tratamiento con luz LED rojo continuo ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Por su parte, Johkan et al. (2010) encontraron que la concentración de ácido clorogénico en las plántulas de lechuga, 17 días después de la siembra, fueron significativamente mayores bajo LEDs de color azul y luz azul-roja con una RFA de  $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en comparación a la luz roja y luz fluorescente. Además, cuando la exposición se prolongó hasta 45 días después de la siembra, las diferencias significativas desaparecieron. Por su parte, Brazaitytė et al. (2022) mostraron que la iluminación suplementaria con LEDs azul-verde (455 + 530 nm) ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 4 h luz) sobre la luz base HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el invernadero aplicada durante el día en otoño y durante la noche en primavera provocaron un aumento significativo en la concentración de ácido clorogénico. Por el contrario, Taulavuori et al. (2016) no notaron diferencias significativas en la concentración de ácido clorogénico de lechuga roja 'Lollo Rossa' cultivada en invernadero por 48 días bajo luz ambiente enriquecida con HPS ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz), y luz ambiente enriquecida con HPS y luz LED azul ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). Durante el E1 del presente estudio, las plantas de lechuga enriquecidas con luz roja (espectro 15:20:57:8 primer periodo de cultivo; espectro 15:17:60:8 segundo periodo de cultivo) mostraron una menor concentración de ácido clorogénico (Cuadro 3.19 y 3.20). En el E2, similares resultados fueron observados (Cuadro 3.21 y 3.22). Por su parte, Yoshida et al. (2016) observaron que la luz suplementaria nocturna con LEDs rojos y azules ( $10\text{-}50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 14 h luz), tres semanas después del trasplante, aumentó la concentración de ácido clorogénico en lechuga verde 'Greenwave' en comparación con la obtenida sin iluminación suplementaria



nocturna, aunque el efecto de la luz roja fue significativamente mayor que la luz azul. A la luz de los resultados mostrados, se puede inferir que el efecto del espectro de luz depende de la especie vegetal y del cultivar bajo estudio. Adicionalmente, los resultados observados en el E1 y E2 de esta investigación, sugieren que existe un efecto complementario del componente azul y rojo para inducir la acumulación de ácido clorogénico en las plantas de lechuga 'Levistro' cuando se enriquece la luz ambiente del invernadero con una luz azul-roja cuya relación R:A alcanzó 1,3:1. Además, la carencia de diferencias significativas entre el control en luz ambiente, con una RFA mayor que el tratamiento de enriquecimiento de luz azul-roja, indicaría que la intensidad de luz no ejercería un rol preponderante sobre la concentración de ácido clorogénico. Dicho resultado coincide con los resultados obtenidos por Becker et al. (2013) quienes notaron que la reducción de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos de  $410 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $225 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  no influyó en las concentraciones de ácidos fenólicos en la lechuga de hoja de roble roja 'Evental'.

Bajo los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz, la quercetina glicosilada fue el principal flavonol encontrado en las hojas de lechuga 'Levistro'. Según Asgharian et al. (2022) la quercetina es un flavonoide que tiene propiedades anticancerígenas al inhibir la proliferación, invasión y metástasis de los tumores. Además, previene enfermedades neurodegenerativas y tiene poder antiinflamatorio (Ay et al. 2016). Entre los vegetales, los de mayor concentración son las alcaparras crudas (entre 23,4 y 46,6 mg g peso seco<sup>-1</sup>) y las hojas crudas del apio de monte (*Levisticum officinale* (L.) W. D. J. Koch) cuya concentración varió entre 17 y 35 mg g peso seco<sup>-1</sup> (Ay et al. 2016). Durante el E1, la concentración de quercetina total (suma de las tres quercetinas glicosiladas identificadas) en las hojas de lechuga 'Levistro' fue significativamente mayor bajo el testigo en luz blanca (espectro 28:42:22:8 durante el primer periodo de cultivo; espectro 30:39:23:8 durante el segundo periodo de cultivo) y el tratamiento de enriquecimiento con luz azul-roja (espectro 31:20:40:9 en el primer periodo de cultivo; espectro 32:19:41:9 en el segundo periodo de cultivo) respecto al control en luz ambiente (Cuadros 3.19 y 3.20). En el primer periodo de cultivo, las diferencias observadas se dieron principalmente por el aumento significativo de la quercetina 3-O-galactósido (Cuadro 3.19). Mientras que, en el segundo periodo, las diferencias se debieron principalmente por el aumento significativo de la quercetina 3-O-glucorónido (Cuadro 3.20). Bajo las condiciones del E2, la concentración de quercetina total mostró diferentes respuestas de acuerdo con el periodo de cultivo. En el primer periodo de cultivo, todos los tratamientos de enriquecimiento de luz, incluido el testigo en luz blanca, mostraron una menor concentración de quercetina total con respecto al control en luz ambiente pero solo el enriquecimiento con luz de mayor componente rojo (espectro 16:16:60:8; R:A = 3,8:1) mostró diferencias significativas (Cuadro 3.21). En el segundo periodo de cultivo, la concentración de quercetina total no arrojó diferencias significativas entre los diferentes tratamientos de enriquecimiento de luz y el control en luz ambiente (Cuadro 3.22). Sin embargo, el tratamiento de enriquecimiento de luz cuyo espectro presentó el mayor componente azul (50:20:20:10; R:A = 0,4:1), incrementó significativamente la concentración de quercetina total frente al testigo en luz blanca (29:37:25:9; R:A = 0,9:1) y al tratamiento de enriquecimiento de luz con mayor componente rojo (17:20:53:10; R:A = 3,1:1) (Cuadro 3.22). En general, los resultados del presente estudio coinciden con los mostrados por Jung et al. (2015) quienes



indicaron que la lechuga verde cultivada en luz roja-azul y mixta (blanco + roja + azul) por 3 semanas registraron una concentración de quercetina mayor que las plantas expuestas a la luz monocromática roja o blanca bajo una misma RFA de  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (16 h luz), mientras que, la lechuga roja aumentó significativamente la concentración de quercetina bajo la luz roja + azul ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). Por su parte, Ouzounis et al. (2015) observaron que la adición de luz azul ( $45 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  por 2 y 11 h; u  $80 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  por 2 h) a la lámpara HPS ( $90 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 11 h luz), usada como enriquecimiento de base en el invernadero, no provocó diferencias significativas en la concentración de quercetina glucorónido y quercetina malonil glucósido en lechuga verde 'Batavia', mientras que si se observaron diferencias significativas en la lechuga roja 'Lollo Rosso'. Por otro lado, Taulavuori et al. (2016) indicaron que las concentraciones de quercetina-malonil-diglucósido fueron más altas en las plantas de lechuga de hoja roja 'Lollo Rossa' que experimentaron 48 días de enriquecimiento con solo luz azul sobre la lámpara HPS ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz), usada como base en invernadero, mientras que la quercetina-3-malonil-glucósido aumentó en la medida en que aumentaron los días de enriquecimiento con luz azul, llegando a la mayor concentración en el día 48. Los resultados de la literatura indicarían que el efecto de la luz dependería del cultivar. Por otro lado, Son et al. (2017) sugirieron que la síntesis de compuestos fenólicos en lechuga fue más sensible a la luz monocromática que a las variaciones de luz combinada. Contrariamente, los resultados de este estudio sugieren que la proporción rojo azul en la luz que enriqueció a la luz ambiente del invernadero sería importante para la producción de los compuestos fenólicos en lechuga 'Levistro'. En particular, el componente rojo y azul en una relación de 0,8:1 a 1,3:1, observado en la luz blanca y luz azul-roja, respectivamente, podrían verse potenciado y tener un efecto sinérgico sobre la acumulación de quercetinas en las plantas de lechuga 'Levistro' cultivadas en condiciones de invernadero.

Los cambios observados en los polifenoles pueden deberse al impacto de la longitud de onda sobre genes asociados a enzimas promotoras de los polifenoles (Ma et al., 2001; Son et al., 2017). En esta investigación, el análisis sobre la expresión relativa se basó, tomando como significancia biológica el cambio de la expresión del gen en una vez, al comparar los distintos tratamientos. Así, durante el E1 de esta investigación se observó un aumento significativo en la expresión relativa del gen de la enzima *cumarato 3-hidroxilasa (C3H)* para ambos periodos de cultivo bajo la luz azul-roja (espectro 31:20:40:9 para el primer periodo de cultivo; espectro 31:19:41:9 para el segundo periodo de cultivo) (Figura 3.7 A y C) con respecto al control en luz ambiente y al testigo en luz blanca. De manera similar, el gen de la enzima *flavonol sintasa (FLS)* también mostró una expresión relativa significativamente mayor al control en luz ambiente, en ambos periodos de cultivo bajo la luz azul-roja seguida del testigo en luz blanca (espectro 28:42:22:8 para el primer periodo de cultivo; espectro 30:39:23:8 para el segundo periodo de cultivo) (Figura 3.7 B y D). En el E2, la expresión relativa del gen de la enzima *C3H* fue significativamente mayor bajo la lámpara que proporcionó luz azul-roja para ambos periodos de cultivo (espectro 33:15:44:8 en el primer periodo de crecimiento y espectro 29:21:42:8 en el segundo periodo de crecimiento) en comparación al control en luz ambiente y testigo en luz blanca (Figura 3.8 A y C). Además, hubo una expresión relativa significativamente superior bajo la luz de mayor componente azul (47:22:21:10; R:A = 0,5:1) en el primer periodo de crecimiento con respecto al



control en luz ambiente (Figura 3.8 A). Por otro lado, el gen de la enzima *flavonol sintasa* (*FLS*) no mostró cambios significativos en la expresión relativa bajo los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente, para ambos periodos de cultivo, tomando en cuenta la significancia biológica mencionada anteriormente (Figuras 3.8 B y D).

La enzima cumarato 3-hidroxilasa está involucrada en la formación del ácido clorogénico (Pu et al., 2013), mientras que la enzima flavonol sintasa está implicada en la formación de quercetina (Ebisawa et al., 2008), por lo tanto, la mayor acumulación de ambos polifenoles observada en este estudio (Cuadros 3.19; 3.20; 3.21 y 3.22) se debería a la mayor expresión de las enzimas involucradas en su formación (Figuras 3.7 y 3.8). De acuerdo con la literatura, tanto la luz roja como la azul promueven la expresión de genes de la ruta de los fenilpropanoides. Por ejemplo, Carotti et al. (2021) observaron que el gen *4C3H*, que codifica para el ácido 4-cumárico 3'-hidroxilasa, se expresó en mayor medida bajo la luz LED azul-rojo ( $215 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) en comparación a la luz fluorescente ( $215 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz) en plantas de lechuga verde 'Gentilina' luego de 14 días de tratamiento. Por su parte, Endo et al. (2022) mencionaron que la luz azul ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) aumentó los niveles de expresión de una *C3H* en lechuga verde 'Green wave' luego de dos días de exposición a los tratamientos de luz, así como también, de otros genes de enzimas asociadas a la formación de polifenoles, entre ellas *fenil amonioliasa* (*PAL*) y *chalcona sintasa* (*CHS*), y a la formación de flavonoides como *flavonol sintasa* (*FLS*). Asimismo, Ebisawa et al. (2008) demostraron que plantas de lechuga verde 'Green wave' crecidas bajo luz azul presentaron una mayor expresión del gen *FLS*. Específicamente, las hojas jóvenes y maduras llegaron a tener una expresión de 4,7 y 1,8 veces más, respectivamente, que en oscuridad. Similarmente, Kitazaki et al. (2018) notaron que la luz azul ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) sobrerreguló significativamente la expresión del gen *FLS* en lechuga roja 'Banchu red fire', mientras que, la luz verde ( $300 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) redujo los niveles de los transcritos de este gen. Otras investigaciones, sugieren que la luz promovería la acumulación de quercetina al modular otros genes de enzimas asociados a su formación. Por ejemplo, Kitazaki et al. (2018) observaron una sobrerregulación de la expresión de *flavonoide-3'-hidroxilasa* (*F3'H*), enzima relacionada con la formación de dihidroquercetina, molécula precursora de la quercetina, bajo la luz azul ( $100 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 24 h luz) en lechuga 'Banchu red fire'. Por otro lado, se ha observado que tanto la lechuga de hoja verde como de hoja roja cultivada bajo luz azul-roja y luz mixta (azul + roja + blanca) mostraron un aumento en los niveles de expresión de los genes de las enzimas *cinamato-4-hidroxilasa* (*C4H*), *flavanona-3-hidroxilasa* (*F3H*) y *dihidroflavonol reductasa* (*DRF*) respecto a los de las plantas expuestas a una sola luz (roja o azul) o al control en luz blanca con  $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Jung et al., 2015). Por su parte, Son et al. (2017) observaron que los niveles de transcripción de los genes *CHS* y *PAL* fueron rápidamente regulados al cambiar la calidad de la luz del rojo al azul en lechuga roja 'Sunmang' cultivada por 4 semanas con una RFA de  $151 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 12 h luz. En otras especies vegetales, tales como trigo sarraceno, Thwe et al. (2014) notaron, luego de dos días de exposición bajo la luz azul y blanca ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz), una expresión más elevada del gen *flavonoide-3'-hidroxilasa* (*F3'H*) en comparación con la luz roja ( $50 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; 16 h luz). En contraste, la luz roja ( $80 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) puede aumentar la expresión de los genes *PAL* y *cinnamoil-CoA reductasa* (*CCR*) en *Linum*





*álbum* (Yousefzadi et al., 2012). Por lo tanto, el espectro de la luz es un factor clave en la modulación de la expresión de genes de las enzimas relacionadas con la formación de distintos polifenoles. En estudios realizados en *Arabidopsis thaliana* indicaron que el fitocromo (PHY) A o B y el criptocromo (CRY) 2 serían los fotoreceptores primarios involucrados en la acumulación de fenilpropanoides dependiente de la luz, ya que, los análisis en mutantes que carecían de PHY B y PHY A mostraron una concentración sustancialmente menor o ligeramente menor de compuestos fenilpropanoides. Mientras que los mutantes carentes de Cry 2 mostraron una baja acumulación de fenilpropanoides en comparación con el mutante CRY1 (Hemm et al., 2004). La molécula de fitocromo es activada por la luz roja (Casal et al., 2014; Chen y Chory, 2011) mientras que el criptocromo recepciona la luz azul (Wang et al., 2014). Entonces, es de suponer que la luz azul y la luz roja pueden interactuar de manera de potenciar el efecto de la luz sobre la expresión de genes de las enzimas de la ruta de formación de los compuestos fenólicos a través de los fotoreceptores mencionados anteriormente. Específicamente, el enriquecimiento de la luz ambiente con luz azul-roja, cuya relación R:A estuvo entre 1,3:1 y 1,5:1, incrementaron la expresión de genes, especialmente de la enzima cumarato 3-hidroxilasa, en los distintos periodos de cultivo (Figuras 3.7 A y B; 3,8 A y B). Como consecuencia, se observó un aumento en la concentración de ácido clorogénico, uno de los más importantes polifenoles de las hojas de lechuga 'Levistro' (Cuadros 3.19; 3.20; 3.21 y 3.22).

#### Conclusiones

La variación del espectro de luz en condiciones de invernadero modificó el perfil fenólico y la expresión de genes de enzimas asociadas a la formación de polifenoles de la lechuga 'Levistro'. En plantas jóvenes (experimento 1) y maduras (experimento 2), el enriquecimiento de la luz ambiente con luz azul-roja (R:A= 1,3:1 a 1,5:1) fue la más efectiva en promover positivamente y de manera consistente la concentración de ácidos fenólicos, especialmente de ácido clorogénico a través de la expresión relativa significativa del gen de la enzima *cumarato 3 hidroxilasa (C3H)* asociado a su formación. Mientras que el enriquecimiento con luz blanca y luz azul-roja, cuya R:A varió entre 0,8:1 y 1,3:1, aumentaron la concentración del principal flavonoide, quercetina, en las plantas jóvenes de lechuga 'Levistro'. Por otro lado, las características agronómicas, fisiológicas y la actividad antioxidante de las plantas jóvenes (experimento 1) y maduras (experimento 2) de lechuga 'Levistro' en invernadero no fueron afectadas por los distintos tratamientos de enriquecimiento de luz, indicando que una radiación fotosintéticamente activa equivalente a la mitad de lo observado en la luz ambiente ( $300$  a  $350 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) es adecuada y suficiente para el óptimo crecimiento y desarrollo de las plantas de lechuga 'Levistro'. Lo anterior permite asumir un ahorro energético significativo para la producción de lechuga con miras a un cultivo en cámaras totalmente controladas.



## CONCLUSIONES GENERALES

1. En general, la asimilación de CO<sub>2</sub> aumentó en la medida que se incrementó el componente rojo del espectro de la luz, aunque las plantas de lechuga cultivadas bajo la luz ambiente mostraron una mayor asimilación de CO<sub>2</sub> debido probablemente a la mayor radiación fotosintéticamente activa. Además, esta variable varió con los días de evaluación. Por otro lado, el enriquecimiento de la luz ambiente con los espectros de luz azul, blanca, azul-roja y roja no provocaría diferencias en la eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm) de las plantas de lechuga, evidenciando la ausencia de estrés durante los distintos periodos de cultivo y evaluación.
  - 2.1 El crecimiento de las plantas de lechuga bajo distintos espectros de luz en comparación a la luz ambiente puede afectarse por las condiciones del cultivo (*indoor* o invernadero).
    - 2.1.i. En condiciones *indoor*, la luz roja y blanca promovieron un aumento en el peso fresco de las plántulas de lechuga 'Levistro' y 'Carmolí'. Sin embargo, estas mismas condiciones lumínicas disminuyeron el porcentaje de peso seco en contraposición con las luces de mayor componente azul (> 52%).
    - 2.1.ii. Bajo invernadero, el peso fresco de las plantas de lechuga 'Lavinia' y 'Levistro' no varió cuando la luz ambiente fue enriquecida con distintos espectros luz (azul, blanca, azul-roja y roja) en distintos periodos de cultivo, permitiendo el crecimiento y desarrollo normal y adecuado de las plantas jóvenes y maduras de lechuga, a una radiación fotosintéticamente activa (300 a 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) igual a la mitad de la luz ambiente. Por otro lado, las luces con un espectro cuya relación R:A varió entre 1,6:1 y 4,2:1 fomentaron el incremento del porcentaje de peso seco en las plantas de lechuga 'Lavinia'.
  - 2.2. La concentración de clorofila bajo distintos espectros de luz (azul, blanca, azul-roja y roja) fue influenciado de acuerdo con las condiciones del cultivo y el cultivar.
    - 2.2.i. En condiciones *indoor*, los espectros con un mayor componente azul (>52%) y a una radiación fotosintéticamente activa inferior a 8 veces a la luz ambiente (55  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) promovieron una mayor concentración de clorofila en las plántulas de lechuga 'Levistro' y 'Carmolí', aunque 'Carmolí' mostró una concentración mayor de clorofila que 'Levistro'.
    - 2.2.ii. Bajo invernadero, el enriquecimiento de la luz ambiente con distintos espectros de luz (azul, blanca, azul-roja y roja) y a una radiación fotosintéticamente activa que fue la mitad de la luz ambiente (300 a 350  $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) no provocó variación en el índice de la concentración relativa de clorofila en las plantas de lechuga 'Levistro' joven y madura en los diferentes periodos de cultivo.
3. La modificación del espectro de la luz ambiente afectó el metabolismo secundario de las plantas de lechuga.



3.1. El enriquecimiento de la luz ambiente con un espectro rojo provocó una disminución en la concentración de fenoles totales y la capacidad antioxidante de las plantas de lechuga 'Lavinia'. Por otro lado, en 'Levistro' no se observaron diferencias entre los tratamientos de enriquecimiento, el testigo en luz blanca y el control en luz ambiente que tuvo el doble de la radiación fotosintéticamente activa ( $700$  a  $750 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

3.2. La modificación de la luz ambiente al enriquecerla con un espectro azul-rojo y a una radiación fotosintéticamente activa que fue la mitad de la luz ambiente ( $300$  a  $350 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) promovió la acumulación de ácido clorogénico y ácido chicórico en las plantas jóvenes y maduras de lechuga 'Levistro'. Mientras que, la acumulación de quercetina solo fue promovida en las plantas jóvenes bajo la luz ambiente enriquecida con un espectro blanco y azul-rojo.

3.3. La modificación de la luz ambiente al enriquecerla con un espectro azul-rojo a una radiación fotosintéticamente activa que fue la mitad de la luz ambiente ( $300$  a  $350 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) provocó una mayor expresión del gen de la enzima *cumarato 3 hidroxilasa (C3H)* tanto en plantas jóvenes como maduras de lechuga 'Levistro'. Mientras que, la luz blanca y luz azul-roja exacerbaron la expresión del gen que codifica para la enzima *flavonol sintasa (FLS)* solo en las plantas jóvenes de lechuga 'Levistro'.



## BIBLIOGRAFÍA

### Introducción general

Amoozgar, A., Mohammadi, A., Sabzalian, M. 2017. Impact of light-emitting diode irradiation on photosynthesis, phytochemical composition and mineral element content of lettuce cv. Grizzly. *Photosynthetica* 55(1), 85-95.

Bantis, F., Ouzounis, T., Radoglou, K. 2016. Artificial LED lighting enhances growth characteristics and totalphenolic content of *Ocimum basilicum*, but variably affects transplant success. *Scientia Horticulturae* 198, 277-283.

Bian, Z., Yang, Q., and Liu, W. 2014. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 95(5), 869-877.

Bliznikas, Z., Žukauskas, A., Samuolienė, G., Viršilė, A., Brazaitytė, A., Jankauskienė, J., Duchovskis, P., Novičkovas, A. 2012. Effect of supplementary pre-harvest LED lighting on the antioxidant and nutritional properties of green vegetables. *Acta Horticulturae* 939, 85-91.

Borowski, E., Michałek, S., Rubinowska, K., Hawrylak-Nowak, B., Grudziński, W. 2015. The effects of light quality on photosynthetic parameters and yield of lettuce plants. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus* 14(5), 177-188.

Bures, S., Urrestarazu, M., Kotiranta, S. 2018. Iluminación artificial en agricultura. 46 págs. ISBN 978-84-16909-09-4.

Chang, C., Chang, K. 2014. The growth response of leaf lettuce at different stages to multiple wavelength-band light-emitting diode lighting. *Scientia Horticulturae* 179, 78-84.

Chen, X., Guo, W., Xue, X., Wang, L., Qiao, X. 2014. Growth and quality responses of 'Green Oak Leaf' lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED). *Scientia Horticulturae* 172,168-175.

Chen, X., Yang, Q., Song, W., Wang, L., Guo, W., Xue, X. 2017. Growth and nutritional properties of lettuce affected by different alternating intervals of red and blue LED irradiation. *Scientia Horticulturae* 223, 44-52.

Choi, H., Moon, B., and Kang, N. 2015. Effects of LED light on the production of strawberry during cultivation in a plastic greenhouse and in a growth chamber. *Scientia Horticulturae* 189, 22-31.

Demotes-Mainard, S., Péron, T., Corot, A., Bertheloot, J., Gourrierc, J., Pelleschi-Travier, S., Crespel, L., Morel, P., Huché-Thélier, L., Boumaza, R., Vian, A., Guérin, V., Leduc, N., Sakr, S. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany* 121, 4-1.



Etae, N., Wamae, Y., Khummueng, W., Utaipan, T., Ruangrak, E. 2020. Effects of artificial light sources on growth and phytochemicals content in green oak lettuce. *Horticultura Brasileira* 38, 204-210.

Flores, M., Urrestarazu, M., Amorós, A., and Escalona, V. 2022a. High intensity and red enriched LED lights increased growth of lettuce and endive. *Italian Journal of Agronomy*, 17, 1915.

Han, S.J., Choi, I.L., Kim, J.Y., Wang, L., Lee, J.H., Choi, K.Y., Koo, Y.W., Kim, Y., Islam, M.Z., Lee, Y.T., Kang, H.M. 2019. Various light quality including QD-LED affect growth and leaf color of red romaine baby leaf lettuce. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 47(3), 757-762.

Hernández, R., Kubota, C. 2014. Growth and morphological response of cucumber seedlings to supplemental red and blue photon flux ratios under varied solar daily light integrals. *Scientia Horticulturae* 173, 92-99.

Hernández, R., Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany* 121, 6-74.

Kwack, Y., Kim, Y., Hwang, H., Chun, C. 2015. Growth and quality of sprouts of six vegetables cultivated under different light intensity and quality. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(4), 437-443.

Lee, M.J., Park, S.Y., Oh, M.M. Growth and cell division of lettuce plants under various ratios of red to far-red light-emitting diodes. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(2), 186-194.

Lefsrud, M.G., Kopsell, D.A., Kopsell, D.E., Curran-Celentano, J. 2006. Irradiance levels affect growth parameters and carotenoid pigments in kale and spinach grown in a controlled environment. *Physiologia Plantarum* 127, 624–631.

Li, Q., and Kubota, C. 2009. Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany* 67, 59-64.

Lin, K., Huang, M., Huang, W., Hsu, M., Yang, Z., Yang, C. 2013. The effects of red, blue, and white light-emitting diodes on the growth, development, and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *capitata*). *Scientia Horticulturae* 150, 86-91.

Livadariu, O., Maximilian, C., Cotet, C. 2020. The effect of LED-s emitted light treatments on sprouting mung bean (*Vigna radiata* L.). *Scientific Papers. Series B, Horticulture LXIV*, 1, 665-670.

Muneer, S., Kim, E., Park, J., Lee, J. 2014. Influence of green, red and blue light emitting diodes on multiprotein complex proteins and photosynthetic activity under different light intensities in lettuce leaves (*Lactuca sativa* L.). *International Journal of Molecular Sciences* 15, 4657-4670.



Ohashi-Kaneko, K., Takase, M., Kon, N., Fujiwara, K., Kurata, K. 2007. Effect of light quality on growth and vegetable quality in leaf lettuce, spinach and komatsuna. *Environmental Control in Biology* 45(3), 189-198.

Pennisi, G., Orsini, F., Landolfo, M., Pistillo, A., Crepaldi, A., Nicola, S., Fernández, J.A., Marcelis, L.F.M. 2020. Optimal photoperiod for indoor cultivation of leafy vegetables and herbs. *European Journal of Horticultural Science* 85(5), 329-338.

Saito, Y., Shimizu, H., Nakashima, H., Miyasaka, J., Ohdoi, K. 2010. The effect of light quality on growth of lettuce. *IFAC Proc.* 43(26), 294-298.

Shen, Y.Z., Guo, S.S., Ai, W.D., Tang, Y. K. 2014. Effects of illuminants and illumination time on lettuce growth, yield and nutritional quality in a controlled environment. *Life Sciences in Space Research* 2, 38-42.

Shimizu, H., Saito, Y., Nakashima, H., Miyasaka, J., Ohdoi, K. 2011. Light environment optimization for lettuce growth in plant factory. *IFAC Proc. Volumes*, 44(1), 605–609.

Son, K., Oh, M. 2015. Growth, photosynthetic and antioxidant parameters of two lettuce cultivars as affected by red, green, and blue light-emitting diodes. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(5), 639-653.

Verlinden, S. 2020. Microgreens. Definitions, product types, and production practices. In: I, Warrington (Ed.) *Horticultural Reviews*, 47. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, United States, pp. 85-124.

### **CAPÍTULO 1. Germinación y crecimiento de plántulas de lechuga verde y roja en condiciones controladas bajo diferentes espectros de luz LED y su efecto posterior en la lechuga de hoja baby**

Amoozgar, A., Mohammadi, A., Sabzalian, M. 2017. Impact of light-emitting diode irradiation on photosynthesis, phytochemical composition and mineral element content of lettuce cv. Grizzly. *Photosynthetica* 55(1), 85-95.

Baek, G., Kim, M., Kim, C., Choi, C., Jin, B., Son, J., Kim, H. 2013. The effect of LED light combination on the anthocyanin expression of lettuce. *IFAC Proceedings Volumes* 46(4), 120-123.

Balliu, A., Maršič, N., Gruda, N. 2017. Seedling production. In: W. Baudoin, A. Nersisyan, A. Shamilov, A. Hodder, D. Gutiérrez, S. de Pascale, S. Nicola, N. Gruda, L. Urban, J. Tanny (Eds.) *Good agricultural practices for greenhouse vegetable production in the South East European countries - Principles for sustainable intensification of smallholder*. FAO Plant Production and Protection Paper, Rome, Italy, Volume 230, pp. 189-206.

Bartucca, M., Guiducci, M., Falcinelli, B., Del Buono, D., Benincasa, P. 2020. Blue:Red LED light proportion affects vegetative parameters, pigment content, and oxidative status of einkorn



(*Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum*) wheatgrass. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 68, 8757-8763.

Battistoni, B., Amorós, M., Tapia, M., Escalona, V. 2021. Effect of blue, green or red LED light on the functional quality of spinach (*Spinacia oleracea* L.). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo* 53(1), 98-108.

Benincasa, P., Tosti, G., Farneselli, M., Maranghi, S., Bravi, E., Marconi, O., Falcinelli, B., Guiducci, M. 2020. Phenolic content and antioxidant activity of einkorn and emmer sprouts and wheatgrass obtained under different radiation wavelengths. *Annals of Agricultural Sciences* 65(1), 68-76

Bian, Z., Cheng, R., Yang, Q., Wang, J. 2016. Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 141(2), 186-195.

Bohne, F., Linden, H., 2002. Regulation of carotenoid biosynthesis genes in response to light in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochimica et Biophysica Acta* 1579(1), 26-34.

Borowski, E., Michałek, S., Rubinowska, K., Hawrylak-Nowak, B., Grudziński, W. 2015. The effects of light quality on photosynthetic parameters and yield of lettuce plants. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus* 14(5), 177-188.

Brazaitytė, A., Sakalauskienė, S., Samuolienė, G., Jankauskienė, J., Viršilė, A., Novičkovas, A., Sirtautas, R., Miliauskienė, J., Vaštakaitė, V., Dabašinskas, L., Duchovskis, P. 2015. The effects of LED illumination spectra and intensity on carotenoid content in *Brassicaceae* microgreens. *Food Chemistry* 173, 600-606.

Cammarisano, L., Donnison, I., Robson, P. 2021. The effect of red & blue rich LEDs vs fluorescent light on Lollo rosso lettuce morphology and physiology. *Frontiers in Plant Science* 12, 603411.

Cantliffe, D., Sung, Y., Nascimento, W. 2000. Lettuce seed germination. *Horticultural Reviews* 24, 229-275.

Carvalho, S., Folta, K. 2016. Green light control of anthocyanin production in microgreens. *Acta Horticulturae* 1134, 13-18.

Casal, J., Candia, A., Sellaro, R. 2014. Light perception and signalling by phytochrome A. *Journal of Experimental Botany* 65(11), 2835-2845.

Chang, C., Chang, K. 2014. The growth response of leaf lettuce at different stages to multiple wavelength-band light-emitting diode lighting. *Scientia Horticulturae* 179, 78-84.

Chen, C.C., Lin K.H., Huang, M.Y., Huang, W.D., Yang, C.M. 2016. Effects of light quality on the chlorophyll degradation pathway in rice seedling leaves. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 44(2), 393-398.



- Chen, X., Guo, W., Xue, X., Wang, L., Qiao, X. 2014. Growth and quality responses of 'Green Oak Leaf' lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED). *Scientia Horticulturae* 172,168-175.
- Cho, J., Ryu, J., Jeong, Y., Park, J., Song, J., Amasino, R., Noh, B., Noh, Y. 2012. Control of seed germination by light-induced histone arginine demethylation activity. *Developmental Cell* 22, 736-748.
- Choong, T., He, J., Qin, L., Lee, S. 2018. Quality of supplementary LED lighting effects on growth and photosynthesis of two different *Lactuca* recombinant inbred lines (RILs) grown in a tropical greenhouse. *Photosynthetica* 56(4), 1278-1286.
- Chung, I., Paudel, N., Kim, S., Yu, C., Ghimire, B. 2020. The influence of light wavelength on growth and antioxidant capacity in *Pachyrhizus erosus* (L.) Urban. *Journal of Plant Growth Regulation* 39, 296-312.
- Clavijo-Herrera, J., van Santen, E., Gómez, C. 2018. Growth, water-use efficiency, stomatal conductance, and nitrogen uptake of two lettuce cultivars grown under different percentages of blue and red light. *Horticulturae* 4, 16.
- Contreras, S., Bennet, M., Metzger, J., Tay, D., Nerson, H. 2009. Red to far-red ratio during seed development affects lettuce seed germinability and longevity. *HortScience* 44(1), 130-134.
- Cui, J., Song, S., Yu, J., Liu, H. 2021. Effect of daily light integral on cucumber plug seedlings in artificial light plant factory. *Horticulturae* 7, 139.
- Currey, C., Hutchinson, V., López, R. 2012. Growth, morphology, and quality of rooted cuttings of several herbaceous annual bedding plants are influenced by photosynthetic daily light integral during root development. *HortScience* 47(1), 25-30.
- Dogra, V., Kim, C. 2020. Singlet oxygen metabolism: from genesis to signaling. *Frontiers in Plant Science* 10, 1640.
- Dusadeerungsikul, P., Liakos, V., Morari, F., Nof, S., Bechar, A. 2020. Smart action. In: A. Castrignano, G. Buttafuoco, R. Khosla, A. Mouazen, D. Moshou, O. Naud (Eds.) *Agricultural internet of things and decision support for precision smart farming*, Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 225-277.
- Evenari, M., Neumann, G., Stein, G. 1957. Action of blue light on the germination of seeds. *Nature* 180(4586), 609-610.
- Fan, X., Zang, J., Xu, Z., Guo, S., Jiao, X., Liu, X., Gao, Y. 2013. Effects of different light quality on growth, chlorophyll concentration and chlorophyll biosynthesis precursors of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* L.). *Acta Physiologiae Plantarum* 35(9), 2721-2726.
- Frank, S. 1946. The effectiveness of the spectrum in chlorophyll formation. *Journal of General Physiology* 29(3), 157-179.





- Frede, K., Schreiner, M., Zrenner, R., Graefe, J., Baldermann, S. 2018. Carotenoid biosynthesis of pak choi (*Brassica rapa ssp. chinensis*) sprouts grown under different light emitting diodes during the diurnal course. *Photochemical & Photobiological Sciences* 17, 1289-1300.
- Fu, W., Li, P., Wu, Y. 2012. Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce. *Scientia Horticulturae* 135, 45-51.
- Giusti, M., Wrolstad, R. 2001. Characterization and measurement of anthocyanins by UV-visible spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry* F1.2.1-F1.2.13.
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A. 1996. Data analysis methods in seed germination, an example: *Manfreda Brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58, 15-30.
- Gregorio, N., Herbohn, J., Harrison, S. 2010. Guide to quality seedling production in smallholder nurseries; Visayas State University: Leyte, Philippines, pp. 1-43.
- Hernández, R., Kubota, C. 2014. Growth and morphological response of cucumber seedlings to supplemental red and blue photon flux ratios under varied solar daily light integrals. *Scientia Horticulturae* 173, 92-99.
- Hernández, R., Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany* 121, 6-74.
- Hoenecke, M., Bula, R., Tibbitts, T. 1992. Importance of 'blue' photon levels for lettuce seedlings grown under red-light-emitting diodes. *HortScience* 27(5), 427-30.
- Hogewoning, S., Trouwborst, G., Maljaars, H., Poorter, H., van Ieperen, W., Harbinson, J. 2010. Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *Journal of Experimental Botany* 61(11), 3107-3117.
- Hosotani, S., Yamauchi, S., Kobayashi, H., Fuji, S., Koya, S., Shimazaki, K., Takemiya, A. 2021. A BLUS1 kinase signal and a decrease in intercellular CO<sub>2</sub> concentration are necessary for stomatal opening in response to blue light. *The Plant Cell* 33(5), 1813-1827.
- Ilić, Z., Fallik, E. 2017. Light quality manipulation improves vegetable quality at harvest and postharvest: A review. *Environmental and Experimental Botany* 139, 79-90.
- International seed testing association (ISTA), 1999. International rules for seed testing. *Seed Science and Technology* 23, 1-269.
- Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hashida, S., Yoshihara, T. 2010. Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience* 45(12), 1809-1814.
- Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hashida, S., Yoshihara, T. 2012. Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*. *Environmental and Experimental Botany* 75, 128-133.



- Kang, J., KrishnaKumar, S., Sua, S., Jeong, B., Hwang, S. 2013. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 54(6), 501-509.
- Kelly, N., Choe, D., Meng, Q., Runkle, E. 2020. Promotion of lettuce growth under an increasing daily light integral depends on the combination of the photosynthetic photon flux density and photoperiod. *Scientia Horticulturae* 272, 109565.
- Kim, M., Moon, Y., Tou, J., Mou, B., Waterlan, N. 2016. Nutritional value, bioactive compounds and health benefits of lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Food Composition and Analysis* 49, 19-34.
- Kozai, T. 2020. PFAL business and R&D in Asia and North America: status and perspectives. In: T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki (Eds.) *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed.) Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 35-76.
- Kozai, T., Niu, G. 2020a. Plant factory as a resource-efficient closed plant production system. In: T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki (Eds.) *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed.) Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 35-76.
- Kozai, T., Niu, G. 2020b. Role of the plant factory with artificial lighting (PFAL) in urban areas. In: T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki (Eds.) *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed.) Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 35-76.
- Kwack, Y., Kim, Y., Hwang, H., Chun, C. 2015. Growth and quality of sprouts of six vegetables cultivated under different light intensity and quality. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(4), 437-443.
- Lara, O., Amorós, A., Tapia, M., Escalona, V. 2021. Effect of a photoselective filter on the yield and postharvest quality of 'Viroflay' baby spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves cultivated in a hydroponic system. *Scientia Horticulturae* 277, 109804.
- Lee, M., Son, K., Oh, M. 2016. Increase in biomass and bioactive compounds in lettuce under various ratios of red to far-red LED light supplemented with blue LED light. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 57(2), 139-147.
- Lee, J., Kang, W., Park, K., Son, J. 2017. Spectral dependence of electrical energy-based photosynthetic efficiency at single leaf and canopy levels in green- and red-leaf lettuces. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 58, 111-118.
- Li, Y., He, N., Hou, J., Xu, L., Liu, C., Zhang, J., Wang, Q., Zhang, X., Wu, X. 2018. Factors influencing leaf chlorophyll content in natural forests at the biome scale. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 64.
- Lichtenthaler, H. Wellburn, A. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 11(5), 591-592.



- Lin, K., Huang, M., Huang, W., Hsu, M., Yang, Z., Yang, C. 2013. The effects of red, blue, and white light-emitting diodes on the growth, development, and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *capitata*). *Scientia Horticulturae* 150, 86-91.
- López, R., Fisher, P., Runkle, E. 2017. Introduction to specialty crop lighting. In: R. López, E. S. Runkle (eds.) *Light management in controlled environments*. Meister Media Worldwide, Willoughby, OH, pp 12-20.
- Meng, X., Xing, T., Wang, X. 2004. The role of light in the regulation of anthocyanin accumulation in Gerbera hybrid. *Plant Growth Regulation* 44, 243-250.
- Nabli, R., Achour, S., Jourdes, M., Teissedre, P., Hela, A., Ezzili, B. 2013. Anthocyanins composition and extraction from grenache noir (*Vitis vinifera* L.) vine leaf using an experimental design II- by ethanol or sulfur dioxide in acidified water. *Journal international des sciences de la vigne et du vin* 47(4), 301-310.
- Nájera, C., Urrestarazu, M. 2019. Effect of the intensity and spectral quality of LED light on yield and nitrate accumulation in vegetables. *HortScience* 54(10), 1745-1750.
- Naznin, M., Lefsrud, M., Gravel, V., Azad, M. 2019. Blue light added with red LEDs enhance growth characteristics, pigments content, and antioxidant capacity in lettuce, spinach, kale, basil, and sweet pepper in a controlled environment. *Plants* 8(4), 93.
- Neff, M. 2012. Light-mediated seed germination: connecting phytochrome B to gibberellic acid. *Developmental Cell* 22, 687-688.
- Ngilah, E., Tsan, F., Yap, B. 2018. Photoperiod and light spectrum effects on growth, pigment and ascorbic acid content of *Lactuca sativa* cv. Fire Red under controlled growth environment. *International Food Research Journal* 25(3), 1300-1308.
- Okamoto, K., Yanagi, T., Kondo, S. 1997. Growth and morphogenesis of lettuce seedlings raised under different combinations of red and blue light. *Acta Horticulturae* 435, 149-158.
- Paniagua, G., Velázquez, S., Cruz, A., Hernández, C., Domínguez, F., Rico, F. 2016. Pulsed LED light in germination and growth of lettuce seeds. *Bothalia Journal* 46(4), 13.
- Patel, E. Chandawat, D., Patel, Y. 2017. Effect of light on seed germination of *Vigna radiata*. *European Journal Pharmaceutical and Medical Research* 4(12),444-448.
- Pérez-López, U., Miranda-Apodaca, J., Muñoz-Rueda, A., Mena-Petite, A. 2013. Lettuce production and antioxidant capacity are differentially modified by salt stress and light intensity under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiology* 170(17), 1517-1525.
- Petrella, D., Metzger, J., Blakeslee, J., Nangle, E., Gardner, D. 2016. Anthocyanin production using rough bluegrass treated with high-intensity light. *HortScience* 51, 1111-1120.



Piovene, C., Orsini, F., Bosi, S., Sanoubar, S., Bregola, V., Dinelli, G., and Gianquinto, G. 2015. Optimal red:blue ratio in led lighting for nutraceutical indoor horticulture. *Scientia Horticulturae* 193, 202-208.

Pizarro, L., Stange, C. 2009. Light-dependent regulation of carotenoid biosynthesis in plants. *Ciencia e Investigación Agraria* 36(2), 143-162.

Poppe, C., Sweere, U., Drumm-Herrel, H., Schäfer, E. 1998. The blue light receptor cryptochrome 1 can act independently of phytochrome A and B in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 16(4), 465-471.

Proshkin, Y., Semenova, N., Smirnov, A., Chilingaryan, N. 2020. The LED phyto lighting for improving the environmental friendliness of growing and productivity of lettuce varieties with red and green leaves. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 578.

Rodríguez, I., Adam, G., Durán, J. 2008. Ensayos de germinación y análisis de viabilidad y vigor en semillas. *Agricultura Revista Agropecuaria* 912, 836-842.

Sawada, Y., Aoki, M., Nakaminami, K., Mitsuhashi, W., Tatematsu, K., Kushiro, T., Koshiba, T., Kamiya, Y., Inoue, Y., Nambara, E., Toyomasu, T. 2008. Phytochrome- and gibberellin-mediated regulation of abscisic acid metabolism during germination of photoblastic lettuce seeds. *Plant Physiology* 146(3), 1386-1396.

Shinomura, T., Nagatani, A., Hanzawa, H., Kubota, M., Watanabe, M., Furuya, M. 1996. Action spectra for phytochrome A- and B-specific photoinduction of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(15), 8129-8133.

Simkin, A., Zhu, C., Kuntz, M., Sandmann, G. 2003. Light-dark regulation of carotenoid biosynthesis in pepper (*Capsicum annuum*) leaves. *Journal of Plant Physiology* 160(5), 439-443.

Small, J., Spruit, C., Blaauw-Jansen, G., Blaauw, O. 1979. Action spectra for light-induced germination in dormant lettuce seeds. *Planta* 144(2), 133-136.

Son, K., Lee, J., Oh, Y., Kim, D., Oh, M. 2017. Growth and bioactive compound synthesis in cultivated lettuce subject to light-quality changes. *HortScience* 52(4), 584-591.

Son, K., Oh, M. 2013. Leaf shape, growth, and antioxidant phenolic compounds of two lettuce cultivars grown under various combinations of blue and red Light-emitting Diodes. *HortScience* 48(8), 988-995.

Song, J., Cao, K., Hao, Y., Song, S., Su, W., Liu, H. 2019. Hypocotyl elongation is regulated by supplemental blue and red light in cucumber seedling. *Gene* 707, 117-125.

Sood, S., Gupta, V., Tripathy, B. 2005. Photoregulation of the greening process of wheat seedlings grown in red light. *Plant Molecular Biology* 59, 269-287.

Stutte, G., Edney, S., Skerit, T. 2009. Photoregulation of bioprotectant content of red leaf lettuce with light-emitting diodes. *HortScience* 44(1), 79-82.



Tosti, G., Benincasa, P., Cortona, R., Falcinelli, B., Farneselli, M., Guiducci, M., Onofri, A., Pannacci, E., Tei, F., Giulietti, M. 2017. Growing lettuce under multispectral light-emitting diodes lamps with adjustable light intensity. *Italian Journal of Agronomy* 13, 883.

Trojak, M., Skowron, E., 2017. Role of anthocyanins in high-light stress response. *World Scientific News* 81(2), 150-168.

Wang, J., Lu, W., Tong, Y., Yang, Q. 2016. Leaf morphology, photosynthetic performance, chlorophyll fluorescence, stomatal development of lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to different ratios of red light to blue light. *Frontiers in Plant Science* 7, 250.

Wojciechowska, R., Dlugosz-Grochowska, O., Koltana, A., and Zupnik, M. 2015. Effects of LED supplemental lighting on yield and some quality parameters of lamb's lettuce grown in two winter cycles. *Scientia Horticulturae* 187, 80-86.

Yamaguchi, S., Kamiya, Y. 2002. Gibberellins and light-stimulated seed germination. *Journal of Plant Growth Regulation* 20, 369-376.

Yousef, A., Ali, M., Rizwan, H., Ahmed, M., Ali, W., Kalaji, H., Elsheery, N., Wróbel, J., Xu, J., Chen, F. 2021. Effects of light spectrum on morpho-physiological traits of grafted tomato seedlings. *PLoS ONE* 16(5), e0250210.

Zhang, D., Yuan, S., Xu, F., Zhu, F., Yuan, M., Ye, H., Guo, H., Lv, X., Yin, Y., Lin, H. 2016. Light intensity affects chlorophyll synthesis during greening process by metabolite signal from mitochondrial alternative oxidase in Arabidopsis. *Plant, Cell and Environmental* 39, 12-25.

Zhang, T., Folta, K. 2012. Green light signaling and adaptive response. *Plant Signaling & Behavior* 7(1), 1-4.

## **CAPÍTULO 2. La suplementación lumínica y el periodo de cultivo afectan a la calidad y la actividad antioxidante de la lechuga**

Asadpour, E., Ghorbani, A., and Sadeghnia, H. 2014. Water-soluble compounds of lettuce inhibit DNA damage and lipid peroxidation induced by glucose/serum deprivation in N2A cells. *Acta Poloniae Pharmaceutica* 71(3), 409-413.

Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., and Radoglou, K. 2018. Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae* 235, 437-451.

Battistoni, B., Amorós, M., Tapia, M., and Escalona, V. 2021. Effect of blue, green or red LED light on the functional quality of spinach (*Spinacia oleracea* L.). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo* 53(1), 98-108.

Benincasa, P., Tosti, G., Farneselli, M., Maranghi, S., Bravi, E., Marconi, O., Falcinelli, B., and Guiducci, M. 2020. Phenolic content and antioxidant activity of einkorn and emmer sprouts and



wheatgrass obtained under different radiation wavelengths. *Annals of Agricultural Sciences* 65, 68-76.

Benzei, I., and Strain, J. 1996. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of "antioxidant power": The FRAP Assay. *Analytical Biochemistry* 239, 70-76.

Bian, Z., Cheng, R., Yang, Q., Wang, J., and Lu, C. 2016. Continuous light from red, blue, and green light-emitting diodes reduces nitrate content and enhances phytochemical concentrations and antioxidant capacity in lettuce. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 141(2), 186-195.

Bian, Z., Yang, Q., and Liu, W. 2014. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 95(5), 869-877.

Carrasco, G., and Sandoval, C. 2016. Manual práctico del cultivo de la lechuga. Madrid, España: Ediciones Mundi-Prensa.

Chang, C., and Chang, K. 2014. The growth response of leaf lettuce at different stages to multiple wavelength-band light-emitting diode lighting. *Scientia Horticulturae* 179, 78-84.

Chen, X., Guoa, W., Xuea, X., Wang, L., and Qiao, X. 2014. Growth and quality responses of 'Green Oak Leaf' lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED). *Scientia Horticulturae* 172, 168-175.

Choi, H., Moon, B., and Kang, N. 2015. Effects of LED light on the production of strawberry during cultivation in a plastic greenhouse and in a growth chamber. *Scientia Horticulturae* 189, 22-31.

Colonna, E., Rouphael, Y., Barbieri, G., and De Pascale, S. 2016. Nutritional quality of ten leafy vegetables harvested at two light intensities. *Food Chemistry* 199, 702-710.

Cruz, R., Gomes, T., Ferreira, A., Mendes, E., Baptista, P., Cunha, S., Pereira, J., Ramalhosa, E., and Casal, S. 2014. Antioxidant activity and bioactive compounds of lettuce improved by espresso coffee residues. *Food Chemistry* 145, 95-101.

Cuong, D., Kwon, S., Jeon, J., Park, Y., Park, J., and Park, S. 2018. Identification and characterization of phenylpropanoid biosynthetic genes and their accumulation in bitter melon (*Momordica charantia*). *Molecules* 23(2), 469.

Damerum, A., Selmes, S., Biggi, G., Clarkson, G., Rothwell, S., Truco, M., Michelmore, R., Hancock, R., Shellcock, C., Chapman, M., and Taylor, G. 2015. Elucidating the genetic basis of antioxidant status in lettuce (*Lactuca sativa*). *Horticulture Research* 2, 15055.

De Souza, R., Rezende, R., De Freitas, P., Gonçalves A., and Rezende, G. 2015. Dry matter production and macronutrient leaf composition in lettuce under fertigation with nitrogen, potassium and silicon. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19(12): 1166-1171.



Dębski, H., Wiczowski, W., Szawara-Nowak, D., Bączek, N., Szwed, M., and Horbowicz, M. 2017. Enhanced light intensity increases flavonol and anthocyanin concentrations but reduces flavone levels in the cotyledons of common buckwheat seedlings. *Cereal Research Communications*, 45(2), 225–233.

Flores, M., Amorós, A., Escalona, V.H. 2022b. Effect of NaCl and harvest time on antioxidant compounds and morphological cell changes in Lollo Bionda and Lollo Rosso lettuces. *Chilean Journal of Agricultural Research* 82(4), 537-551.

Flores, M., Urrestarazu, M., Amorós, A., and Escalona, V. 2022a. High intensity and red enriched LED lights increased growth of lettuce and endive. *Italian Journal of Agronomy* 17, 1915.

Hernández, R., and Kubota, C. 2012. Tomato seedling growth and morphological responses to supplemental LED lighting red:blue ratios under varied daily solar light integrals. *Acta Horticulturae* 956.

Hernández, R., and Kubota, C. (2014). Growth and morphological response of cucumber seedlings to supplemental red and blue photon flux ratios under varied solar daily light integrals. *Scientia Horticulturae* 173, 92-99.

Hernández, R., and Kubota, C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. *Environmental and Experimental Botany* 121, 66-74.

Herrera, F., Betancur, D., and Segura, M. 2014. Compuestos bioactivos de la dieta con potencial en la prevención de patologías relacionadas con sobrepeso y obesidad; péptidos biológicamente activos. *Nutrición Hospitalaria* 29(1), 10-20.

Hytönen, T., Pinho, P., Rantanen, M., Kariluoto, S., Lampi, A., Edelman, M., Joensuu, K., Kauste, K., Mouhu, K., Piironen, V., Halonen, L., and Elomaa, P. 2017. Effects of LED light spectra on lettuce growth and nutritional composition. *Lighting Research & Technology* 50(6), 880-893.

Idris, A., Cuevas, A., Fadzelly, M., Ibrahim, Z., and Audu, Y. 2018. Effect of light quality and quantity on the accumulation of flavonoid in plant species. *Journal of Science and Technology* 10(3), 32-45.

Kim, H., Goins, G., Wheeler, R., and Sager, J. 2004. Green-light supplementation for enhanced lettuce growth under red- and blue-light-emitting diodes. *HortScience* 39(7): 1617-1622.

Kubota, C. 2020. Growth, development, transpiration, and translocation as affect by abiotic environmental factors, in: Kozai, T., Niu, G., Takagaki, M. (Eds.), *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed.) Academic Press Ltd., Massachusetts, pp. 35-76.



Kwack, Y., Kim, K., Hwang, H., and Chun, C. 2015. Growth and quality of sprouts of six vegetables cultivated under different light intensity and quality. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(4), 437-443.

Lara, O., Amorós, A., Tapia, M., and Escalona, V. 2021. Effect of a photoselective filter on the yield and postharvest quality of 'Viroflay' baby spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves cultivated in a hydroponic system. *Scientia Horticulturae* 277, 109804.

Li, Q., and Kubota, C. 2009. Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany* 67, 59-64.

Lin, K., Huang, M., Huang, W., Hsu, M., Yang, Z., and Yang, C. 2013. The effects of red, blue, and white light-emitting diodes on the growth, development, and edible quality of hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L. var. capitata). *Scientia Horticulturae* 150, 86-91.

Lin, K., Huang, Z., and Xu, Y. 2018. Influence of light quality and intensity on biomass and biochemical contents of hydroponically grown lettuce. *HortScience* 53(8):1157–1163

Marín-Ortiz, J., Gutierrez-Toro, N., Botero-Fernández, V., and Hoyos-Carvajal, L. 2020. Linking physiological parameters with visible/near-infrared leaf reflectance in the incubation period of vascular wilt disease. *Saudi Journal of Biological Sciences* 27(1), 88-99.

Maynard, D., And Hochmuth, G. (Ed.) (2006). *Knott's handbook for vegetable growers*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.

Meteochile. 2022. Dirección Meteorológica de Chile - Servicios Climáticos. Available at <https://climatologia.meteochile.gob.cl/application/anual/cieloCubiertoAnual/330020/2018>

Min, Q., Marcelis, L., Nicole, C., and Woltering, E. 2021. High light intensity applied shortly before harvest improves lettuce nutritional quality and extends the shelf life. *Frontiers in Plant Science* 12, 615355.

Mireles, A., Espinosa, C., Montero, V., Maki, G., Hernández, J., and Ruiz, J. 2020. Antioxidant response of lettuce plants to four wavelengths of LED visible light. *Acta Physiologiae Plantarum* 42, 172.

Naznin, M., Lefsrud, M., Gravel, V., and Azad, M. 2019. Blue light added with red LEDs enhance growth characteristics, pigments content, and antioxidant capacity in lettuce, spinach, kale, basil, and sweet pepper in a controlled environment. *Plants* 8(4), 93.

Nicolle, C., Carnat, A., Fraise, D., Lamaison, J., Rock, E., Michel, H., Amaouroux, P., and Remesy, C. 2004. Characterisation and variation of antioxidant micronutrients in lettuce (*Lactuca sativa* folium). *Journal of the Science of Food and Agriculture* 84, 2061-2069.

Olle, M., and Viršilè, A. 2013. The effects of lighting-emitted diode lighting on greenhouse plant growth and quality. *Agricultural and Food Science* 22, 223-234.





- Pennisi, G., Pistillo, A., Orsini, F., Cellini, A., Spinelli, F., Nicola, N., Fernández, A., Crepaldi, A., Gianquinto, G., and Marcelis, L. 2020. Optimal light intensity for sustainable water and energy use in indoor cultivation of lettuce and basil under red and blue LEDs. *Scientia Horticulturae* 272, 109508.
- Pepe, G., Sommella, E., Manfra, M., De Nisco, M., Tenore, G., Scopa, A., Sofo, A., Marzocco, S., Adesso, S., Novellino, T., and Campiglia, P. 2015. Evaluation of anti-inflammatory activity and fast UHPLC-DAD-IT-TOF profiling of polyphenolic compounds extracted from green lettuce (*Lactuca sativa* L.; var. Maravilla de Verano). *Food Chemistry* 167, 153-161.
- Pérez-lópez, U., Sgherri, C., Miranda-Apodaca, J., Micaelli, F., Lacuesta, M., Mena-Petite, A., Quartacci, M., and Muñoz-Rueda, A. 2018. Concentration of phenolic compounds is increased in lettuce grown under high light intensity and elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Physiology and Biochemistry* 123, 233-241.
- Piovene, C., Orsini, F., Bosi, S., Sanoubar, S., Bregola, V., Dinelli, G., and Gianquinto, G. 2015. Optimal red:blue ratio in led lighting for nutraceutical indoor horticulture. *Scientia Horticulturae* 193, 202-208.
- Qian, H., Liu, T., Deng, M., Miao, H., Cai, C., Shen, W., and Wang, Q. 2016. Effects of light quality on main health-promoting compounds and antioxidant capacity of Chinese kale sprouts. *Food Chemistry* 196, 1232-1238.
- Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., and Duchovskis, P. 2012a. LED lighting and seasonality effects antioxidant properties of baby leaf lettuce. *Food Chemistry* 134, 1494-1499.
- Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., Viršilė, A., and Duchovskis, P. 2012b. Supplementary red-LED lighting and the changes in phytochemical content of two baby leaf lettuce varieties during three seasons. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 10(3&4), 701-706.
- Santos, M., Oliveira, E., Ibáñez, M., and Herrero, M. 2014. Phenolic profile evolution of different ready-to-eat baby-leaf vegetables during storage. *Journal of Chromatography A* 1327, 118-131.
- Sonneveld, C., Straver, N., and Donnan, R. 1990. Nutrient solutions for vegetables and flowers grown in water or substrates. Naaldwijk, Netherlands: Glasshouse Crops Research Station.
- Son, K., Oh, M. 2013. Leaf shape, growth, and antioxidant phenolic compounds of two lettuce cultivars grown under various combinations of blue and red light-emitting diodes. *HortScience* 48(8), 988-995.
- Son, K., Oh, M. 2015. Growth, photosynthetic and antioxidant parameters of two lettuce cultivars as affected by red, green, and blue light-emitting diodes. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(5), 639-653.



Swain, T., and Hillis, W. 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 10(1), 63-68.

Thoma, F., Somborn-Schulz, A., Schlehuber, D., Keuter, V., and Deerberg, G. 2020. Effects of light on secondary metabolites in selected leafy greens: A review. *Frontiers in Plant Science* 11(497).

Treder, J., Borkowska, A., Treder, W., and Sikorska-Zimny, K. 2021. Effects of supplemental lighting using HPS and LED lamps with different light spectra on growth and yield of the cucumber (*Cucumis sativus* L.) during winter cultivation in greenhouse. *Folia Horticulturae* 33(1), 9-15.

Wang, J., Lu, W., Tong, Y., and Yang, Q. 2016. Leaf morphology, photosynthetic performance, chlorophyll fluorescence, stomatal development of lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to different ratios of red light to blue light. *Frontiers in Plant Science* 7, 250.

Wang, S., Fang, H., Xie, J., Wu, Y., Tang, Z., Liu, Z., Lv, J., and Yu, J. 2021. Physiological responses of cucumber seedlings to different supplemental light duration of red and blue LED. *Frontiers in Plant Science* 12:709313.

Wojciechowska, R., Dlugosz-Grochowska, O., Koltana, A., and Zupnik, M. 2015. Effects of LED supplemental lighting on yield and some quality parameters of lamb's lettuce grown in two winter cycles. *Scientia Horticulturae* 187, 80-86.

Wu, M., Hou, C., Jiang, C., Wang, Y., Wang, C., Chen, H., and Chang, H. 2007. A novel approach of LED light radiation improves the antioxidant activity of pea seedlings. *Food Chemistry* 101, 1753-1758.

Xu, Y., Chang, Y., Chen, G., and Lin, H. 2016. The research on LED supplementary lighting system for plants. *Optik* 127, 7193-7201.

Zhang, X., He, D., Niu, G., Yan, Z., and Song, J. 2018. Effects of environment lighting on the growth, photosynthesis, and quality of hydroponic lettuce in a plant factory. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering* 11(2), 33-40.

Zhou, Y., Zhang, Y., Zhao, X., Yu, H., Shi, K., and Yu, J. 2009. Impact of light variation on development of photoprotection, antioxidants, and nutritional value in *Lactuca sativa* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57, 5494-5500.

### **CAPÍTULO 3. Evaluación del comportamiento fisiológico, crecimiento y propiedades antioxidantes de la lechuga *baby* bajo el enriquecimiento de la luz ambiente con diferentes espectros de luz LED**

Albornoz, F., Lieth, H. 2017. N, P, K and S uptake response to various levels of CO<sub>2</sub> assimilation and growth rate in lettuce. *Journal of Plant Nutrition* 40(6),773-783.



- Albornoz, F., Lieth, J., González-Fuentes, J.A. 2014. Effect of different day and night nutrient solution concentrations on growth, photosynthesis, and leaf NO<sub>3</sub><sup>-</sup> content of aeroponically grown lettuce. *Chilean Journal of Agricultural Research* 74(2), 240-245.
- Alharbi, A., Babiker, O., Campen, J., Abdelaziz, M.E., de Zwart, F., Voogt, W., Scheffers, K., Tsafaras, I., Qaryouti, M., Al-Assaf, K. 2021. Effect of supplementary light on growth, yield and fruit quality of two tomato cultivars grown in high-tech glasshouse. *Acta Horticulturae* 1321, 1-8.
- Asgharian, P., Tazekand, A., Hosseini, K., Forouhandeh, H., Ghasemnejad, T., Ranjbar, M., Hasan, M., Kumar, M., Beirami, S., Tarhriz, V., Soofiyani, S., Kozhamzharova, L., Sharifi-Rad, J., Calina, D., Cho, W. 2022. Potential mechanisms of quercetin in cancer prevention: focus on cellular and molecular targets. *Cancer Cell International* 22, 257.
- Ay, M., Charli, A., Jin, H., Anantharam, V., Kanthasamy, A., Kanthasamy, A. 2016. Quercetin. In: Gupta RC (ed) *Nutraceuticals: Efficacy, Safety and Toxicity*. Academic Press -Elsevier, Amsterdam, pp 447–452
- Azad, M.O.K., Kjaer, K.H., Adnan, M., Naznin, M.T., Lim, J.D., Sung, I.J., Park, C.H., Lim, Y.S. 2020. The evaluation of growth performance, photosynthetic capacity, and primary and secondary metabolite content of leaf lettuce grown under limited irradiation of blue and red LED light in an urban plant factory. *Agriculture* 10(2), 28.
- Bantis, F., Smirnakou, S., Ouzounis, T., Koukounaras, A., Ntagkas, N., Radoglou, K. 2018. Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia horticulturae* 235, 437-451.
- Becker, C., Kläring, H.P., Kroh, L., Krumbein, A. 2013. Temporary reduction of radiation does not permanently reduce flavonoid glycosides and phenolic acids in red lettuce. *Plant Physiology and Biochemistry* 72, 154-160.
- Bergstrand, K.J., Schüssler, H.K., 2012. Recent progresses on the application of LEDs in the horticultural production. *Acta Horticulturae* 927, 529-534.
- Bian, Z., Yang, Q., Li, T., Cheng, R., Barnett, Y., Lu, C. 2018. Study of the beneficial effects of green light on lettuce grown under short-term continuous red and blue light-emitting diodes. *Physiologia Plantarum* 164(2), 226-240.
- Bian, Z.H., Yang, Q.C., Liu, W.K. 2014. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 95(5), 869-877.
- Björkman, O., Demming, B. 1987. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170(4), 489-504.
- Brazaitytė, A., Vaštakaitė-Kairienė, V., Sutulienė, R., Rasiukevičiūtė, N., Viršilė, A., Miliauskienė, J., Laužikė, K., Valiuškaitė, A., Dėnė, L., Chrapačienė, S., Kupčinskienė, A., Samuolienė, G. 2022.



Phenolic compounds content evaluation of lettuce grown under short-term preharvest daytime or nighttime supplemental LEDs. *Plants* 11, 1123.

Carotti-L., Graamans, L., Puksic, F., Butturini, M., Meinen, E., Heuvelink, E., Stanghellini, C. 2021. Plant factories are heating up: Hunting for the best combination of light intensity, air temperature and root-zone temperature in lettuce production. *Frontiers in Plant Science*. 11, 592171.

Carotti, L., Potente, G., Pennisi, G., Ruiz, K.B., Biondi, S., Crepaldi, A., Orsini, F., Gianquinto, G., Antognoni, F. 2021. Pulsed LED light: exploring the balance between energy use and nutraceutical properties in indoor-grown lettuce. *Agronomy* 11, 1106.

Casal, J., Candia, A., Sellaro, R. 2014. Light perception and signalling by phytochrome A. *Journal of Experimental Botany* 65(11), 2835-2845.

Chen, M., Chory, J. 2011. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends in Cell Biology*, 21(11), 664-671.

Chang, C., Chang, K., 2014. The growth response of leaf lettuce at different stages to multiple wavelength-band light-emitting diode lighting. *Scientia Horticulturae* 179, 78-84.

Chen, X., Cai, W., Xia, J., Yu, H., Wang, Q., Pang, F., Zhao, M. 2020. Metabolomic and transcriptomic analyses reveal that blue light promotes chlorogenic acid synthesis in strawberry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 68, 12485-12492.

Chen, X., Guo, W., Xue, X., Wang, L., Qiao, X. 2014. Growth and quality responses of "Green Oak Leaf" lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED). *Scientia Horticulturae* 172, 168-175.

Ebisawa, M., Shoji, K., Kato, M., Shimomura, K., Goto, F., Yoshihara, T. 2008. Supplementary ultraviolet radiation B together with blue light at night increased quercetin content and flavonol synthase gene expression in leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Environmental Control in Biology* 46(1): 1-11.

Endo, M., Fukuda, N., Yoshida, H., Fujiuchi, N., Yano, R., Kusano, M. 2022. Effects of light quality, photoperiod, CO<sub>2</sub> concentration, and air temperature on chlorogenic acid and rutin accumulation in young lettuce plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 186, 290-298.

Grahn, C., Benedict, C., Thornton, T., Miles, C. 2015. Baby-leaf salad green production guide for western Washington. *WSU Extension* EM095E.

Han, S.J., Choi, I.L., Kim, J.Y., Wang, L., Lee, J.H., Choi, K.Y., Koo, Y.W., Kim, Y., Islam, M.Z., Lee, Y.T., Kang, H.M. 2019. Various light quality including QD-LED affect growth and leaf color of red romaine baby leaf lettuce. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 47(3), 757-762.

Hemm, M.R., Rider, S.D., Ogas, J., Murry, D.J., Chapple, C. 2004. Light induces phenylpropanoid metabolism in *Arabidopsis* roots. *The Plant Journal* 38(5), 765-778.



Hernández, E., Timmons, M.B., Mattson, N.S. 2020. Quality, yield, and biomass efficacy of several hydroponic lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars in response to high pressure sodium lights or light emitting diodes for greenhouse supplemental lighting. *Horticulturae* 6(1), 7.

Holsteijn, H. 1981. Photosynthesis of lettuce. *Mededelingen Landbouwhogeschool* 81-12.

Jin, W., Formiga Lopez, D., Heuvelink, E., Marcelis, L.F. 2022. Light use efficiency of lettuce cultivation in vertical farms compared with greenhouse and field. *Food and Energy Security* e391.

Johkan, M., Shoji, K., Goto, F., Hashida, S., Yoshihara, T. 2010. Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience* 45, 1809-14.

Jung, Y., Kang, D., Tsevelkhoroloo, M., Moon, J., Kang, K. 2015. Analysis of growth pattern, gene expression and flavonoid contents under LED light wavelength in Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Journal of Plant Biotechnology* 42, 104-110.

Kamble, P.N., Giri, S.P., Mane R.S., Tiwana, A. 2015. Estimation of chlorophyll content in young and adult leaves of some selected plants. *Universal Journal of Environmental Research and Technology* 5(6), 306-310.

Kang, J., KrishnaKumar, S., Sua, S., Jeong, B., Hwang, S. 2013. Light intensity and photoperiod influence the growth and development of hydroponically grown leaf lettuce in a closed-type plant factory system. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 54(6), 501-509.

Kitazaki, K., Fukushima, A., Nakabayashi, R., Okazaki, Y., Kobayashi, M., Mori, T., Nishizawa, T., Reyes-Chin-Wo, S., Michelmore, R.W., Saito, K., Shoji, K., Kusano, M. 2018. Metabolic reprogramming in leaf lettuce grown under different light quality and intensity conditions using narrow-band LEDs. *Scientific Reports* 8, 7914.

Kowalczyk, K., Sieczko, L., Borucki, W., Sujkowska-Rybkowska, M., Mirgos, M., Niedzińska, M., Bederska-Błaszczak, M., Kowalczyk, W., Geszprych, A., Gajc-Wolska, J. 2022. The effect of LED and HPS assimilation lighting on leaf anatomy, chlorophyll and carotenoid autofluorescence signals, and some physiological and chemical leaf traits related to the productivity of cucumber (*Cucumis sativus* L.) in high-wire cultivation. *Agronomy* 12, 2004.

Kowalczyk, K., Sieczko, L., Goltsev, V., Kalaji, H.M., Gajc-Wolska, J., Gajewski, M., Gontar, Ł., Orliński, P., Niedzińska, M., Cetner M.D. 2018. Relationship between chlorophyll fluorescence parameters and quality of the fresh and stored lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Scientia Horticulturae* 235, 70-77.

Kroggel, M., Lovichit, W., Kubota, C., Thomson, C. 2012. Greenhouse baby leaf production of lettuce and komatsuna in semi-arid climate: seasonal effects on yield and quality. *Acta Horticulturae* 952, 827-834.



- Kumagai, E., Araki, T., Kubota, F. 2009. Correlation of chlorophyll meter readings with gas exchange and chlorophyll fluorescence in flag leaves of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Plant Production Science* 12(1), 50-53.
- Kwack, Y., Kim, K.K., Hwang, H., Chun, C. 2015. Growth and quality of sprouts of six vegetables cultivated under different light intensity and quality. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(4), 437-443.
- Lara, O., Amorós, A., Tapia, M., Escalona, V. 2021. Effect of a photoselective filter on the yield and postharvest quality of 'Viroflay' baby spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves cultivated in a hydroponic system. *Scientia Horticulturae* 277, 109804.
- Lee, M., Xu, J., Wang, W., Rajashekar, C. 2019. The effect of supplemental blue, red and far-red light on the growth and the nutritional quality of red and green leaf lettuce. *American Journal of Plant Sciences* 10:2219-2235.
- Li, M., Sui, X., Zhang, H., Xu, N., Zhang, T., Zhou, L., Wang, H., Mu, L., Zhang, Y. 2019. Photosynthetic adaptability in mature and young leaves of *Medicago sativa* L. seedlings under transplanted condition from greenhouse to sunlight. *Bangladesh Journal of Botany* 48(3), 583-593.
- Lee, S.H., Park, Y.J., Park, S.U., Lee, S.W., Kim, S.C., Jung, C.S., Jang, J.K., Hur, Y., Kim, Y.B. 2017. Expression of genes related to phenylpropanoid biosynthesis in different organs of *Ixeris dentata* var. albiflora. *Molecules* 22(6), 901.
- Li, Q., Kubota, C. 2009. Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany* 67, 59-64.
- Llorach, R., Martínez-Sánchez, A., Tomás-Barberán, F.A., Gil, M.I., Ferreres, F. 2008. Characterisation of polyphenols and antioxidant properties of five lettuce varieties and escarole. *Food Chemistry* 108(3), 1028-1038.
- Ma, L., Li, J., Qu, L., Hager, J., Chen, Z., Zhao, H., Deng, X.W. 2001. Light control of *Arabidopsis* development entails coordinated regulation of genome expression and cellular pathways. *Plant Cell* 13(12), 2589-607.
- Mai, F., Glomb, M.A. 2013. Isolation of phenolic compounds from iceberg lettuce and impact on enzymatic browning. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 61(11), 2868-2874.
- Martineau, V., Lefsrud, M., Naznin, M., Kopsell, D. 2012. Comparison of light-emitting diode and high-pressure sodium light treatments for hydroponics growth of Boston lettuce. *HortScience* 47(4), 477-482.
- Materska, M., Olszówka, K., Chilczuk, B., Stochmal, A., Pecio, Ł., Pacholczyk-Sienicka, B., Piacente, S., Pizza, C., Masullo, M. 2019. Polyphenolic profiles in lettuce (*Lactuca sativa* L.) after CaCl<sub>2</sub> treatment and cold storage. *European Food Research and Technology* 245, 733-744.



Meng, X., Xing, T., Wang, X. 2004. The role of light in the regulation of anthocyanin accumulation in Gerbera hybrid. *Plant Growth Regulation* 44, 243-50.

Min, Q., Marcelis, L., Nicole, C., Woltering, E. 2021. High light intensity applied shortly before harvest improves lettuce nutritional quality and extends the shelf life. *Frontiers in Plant Science*, 12, 615355.

Mitchell, C., Sheibani, F. 2020. LED advancements for plant-factory artificial lighting. In: T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki (Eds.), *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed.). Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 167-184.

Mohamed, S.J., Rihan, H.Z., Aljafer, N., Fuller, M.P. 2021. The impact of light spectrum and intensity on the growth, physiology, and antioxidant activity of lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Plants* 10, 2162.

Mujica, K., Ponce, C., Silva, H., Meise, L. 2020. Identification of a conserved set of cytokinin-responsive genes expressed in the fruits of *Prunus persica*. *Plant Growth Regulation* 92, 65-80.

Ohashi-Kaneko, K. 2016. Functional components in leafy vegetables. In: T. Kozai, G. Niu, M. Takagaki (Eds.), *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production*. Academic Press Ltd., Massachusetts, United States, pp. 177-185.

Ouzounis, T., Parjikolaie, B.R., Fretté, X., Rosenqvist, E., Ottosen, C. 2015. Predawn and high intensity application of supplemental blue light decreases the quantum yield of PSII and enhances the amount of phenolic acids, flavonoids, and pigments in *Lactuca sativa*. *Frontiers in Plant Science* 6(19).

Palmitessa, O.D., Leoni, B., Montesano, F.F., Serio, F., Signore, A., Santamaria, P. 2020. Supplementary far-red light did not affect tomato plant growth or yield under mediterranean greenhouse conditions. *Agronomy* 10(12), 1849.

Pech, R., Volná, A., Hunt, L., Bartas, M., Červeň, J., Pečinka, P., Špunda, V., Nezval, J. 2022. Regulation of phenolic compound production by light varying in spectral quality and total irradiance. *International Journal of Molecular Sciences* 23, 6533.

Pennisi, G., Pistillo, A., Orsini, F., Cellini, A., Spinelli, F., Nicola, N., Fernández, A., Crepaldi, A., Gianquinto, G., Marcelis, L. 2020. Optimal light intensity for sustainable water and energy use in indoor cultivation of lettuce and basil under red and blue LEDs. *Scientia Horticulturae* 272, 109508.

Pérez-López, U., Miranda-Apodaca, J., Muñoz-Rueda, A., Mena-Petite, A. 2013. Lettuce production and antioxidant capacity are differentially modified by salt stress and light intensity under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Plant Physiology* 170(17), 1517-1525.



- Pu, G., Wang, P., Zhou, B., Liu, Z., Xiang, F. 2013. Cloning and characterization of *Lonicera japonica* p-coumaroyl ester 3-hydroxylase which is involved in the biosynthesis of chlorogenic acid. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 77(7), 1403-1409.
- Quiñones, M., Miguel, M., Aleixandre, A. 2012. Los polifenoles, compuestos de origen natural con efectos saludables sobre el sistema cardiovascular. *Nutrición Hospitalaria* 27(1), 76-89.
- Romani, A., Pinelli, P., Galardi, C., Sani, G., Cimato, A., Heimler, D. 2002. Polyphenols in greenhouse and open-air-grown lettuce. *Food Chemistry* 79(3), 337-342.
- Saito, Y., Shimizu, H., Nakashima, H., Miyasaka, J., Ohdoi, K. 2010. The effect of light quality on growth of lettuce. *IFAC Proc.* 43(26), 294-298.
- Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Duchovskis, P., Viršilė, A., Jankauskienė, J., Sirtautas, R., Noviškovas, A., Sakalauskiene, S., Sakalauskaitė, J. 2012c. Cultivation of vegetable transplants using solid-state lamps for the short-wavelength supplementary lighting in greenhouses. *Acta Horticulturae* 952, 885-892.
- Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Sirtautas, R., Noviškovas, A., Duchovskis P. 2011. Supplementary red-LED lighting affects phytochemicals and nitrate of baby leaf lettuce. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 9(3 y 4), 271-274.
- Samuolienė, G., Brazaitytė, A., Sirtautas, R., Viršilė, A., Sakalauskaitė, J., Sakalauskiene, S., Duchovskis P. 2013. LED illumination affects bioactive compounds in romaine baby leaf lettuce. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 93(13), 3286-3291.
- Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., Duchovskis, P. 2012a. LED lighting and seasonality effects antioxidant properties of baby leaf lettuce. *Food Chemistry* 134, 1494-1499.
- Samuolienė, G., Sirtautas, R., Brazaitytė, A., Viršilė, A., Duchovskis, P. 2012b. Supplementary red-LED lighting and the changes in phytochemical content of two baby leaf lettuce varieties during three seasons. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10 (3&4), 701-706.
- Santos, J., Oliveira, M.B.P.P., Ibáñez, E., Herrero, M. 2014. Phenolic profile evolution of different ready-to-eat baby-leaf vegetables during storage. *Journal of Chromatography A* 1327, 118–131.
- Šesták, Z. 1963. Changes in the chlorophyll content as related to photosynthetic activity and age of leaves. *Photochemistry and Photobiology* 2(2), 101-110.
- Shimomura, M., Yoshida, H., Fujiuchi, N., Ariizumi, T., Ezura, H., Fukuda, N. 2020. Continuous blue lighting and elevated carbon dioxide concentration rapidly increase chlorogenic acid content in young lettuce plants. *Scientia Horticulturae* 272, 109550.
- Son, K., Lee, J., Oh, Y., Kim, D., Oh, M. 2017. Growth and bioactive compound synthesis in cultivated lettuce subject to light-quality changes. *HortScience* 52(4), 584-591.





Son, K., Oh, M., 2013. Leaf shape, growth, and antioxidant phenolic compounds of two lettuce cultivars grown under various combinations of blue and red Light-emitting Diodes. *HortScience* 48(8), 988-995.

Sutulienė, R., Laužikė, K., Pukas, T., Samuolienė, G. 2022. Effect of light intensity on the growth and antioxidant activity of sweet basil and lettuce. *Plants* 11(13), 1709.

Taulavuori, K., Hyöky, V., Oksanen, J., Taulavuori, E., Julkunen-Tiitto, R. 2016. Species-specific differences in synthesis of flavonoids and phenolic acids under increasing periods of enhanced blue light. *Environmental and Experimental Botany* 121, 145-150.

The, A., Kim, Y., Li, X., Seo, J., Kim, S.J., Suzuki, T., Chung S.O., Park S. 2014. Effects of light-emitting diodes on expression of phenylpropanoid biosynthetic genes and accumulation of phenylpropanoids in *Fagopyrum tataricum* sprouts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 62(21), 4839-4845.

Untergasser, A., Ruijter, J., Benes, V., van den Hoff, M. 2021. Web-based LinRegPCR: application for the visualization and analysis of (RT)-qPCR amplification and melting data. *BMC Bioinformatics* 22, 398.

Vaštakaitė-Kairienė, V., Kelly, N., Runkle, E. 2021. Regulation of the photon spectrum on growth and nutritional attributes of baby-leaf lettuce at harvest and during postharvest storage. *Plants* 10(549).

Viacava, G.E., Gonzalez-Aguilar, G., Roura, S.I. 2014. Determination of phytochemicals and antioxidant activity in butterhead lettuce related to leaf age and position. *Journal of Food Biochemistry* 38, 352-362.

Wang, J., Lu, W., Tong, Y., Yang, Q. 2016. Leaf morphology, photosynthetic performance, chlorophyll fluorescence, stomatal development of lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to different ratios of red light to blue light. *Frontiers in Plant Sciences* 7, 250.

Wang, S., Fang, H., Xie, J., Wu, Y., Tang, Z., Liu, Z., Lv, J., Yu, J. 2021. Physiological responses of cucumber seedlings to different supplemental light duration of red and blue LED. *Frontiers in Plant Sciences* 12, 709313.

Wang, X., Wang, Q., Nguyen, P., Lin, C. Cryptochrome-mediated light responses in plants. In: *The enzymes: signaling pathways in plants*, Machida, Y., Lin, C., Tamanoi, F.; Academic Press Ltd.: Massachusetts, United States, 2014; pp. 167-189.

Xu, Y., Chang, Y., Chen, G., Lin, H. 2016. The research on LED supplementary lighting system for plants. *Optik* 127, 7193-7201.

Yoshida, H., Sekiguchi, K., Okushima, L., Sase, S., Fukuda, N. 2016. Increase in chlorogenic acid concentration in lettuce by overnight supplemental lighting and CO<sub>2</sub> enrichment. *Acta Horticulturae* 1134, 293-300.