



RESPUESTA FOTOSINTÉTICA DE LECHUGA HIDROPÓNICA A RELACIONES DE $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ EN VERANO Y OTOÑO

PHOTOSYNTHETIC RESPONSE OF HYDROPONIC LETTUCE TO $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ RATIOS IN SUMMER AND AUTUMN

Ana Y. Lara-Izaguirre, Angel N. Rojas-Velázquez*, Hugo M. Ramírez-Tobías, Jorge A. Alcalá-Jauregui, Heriberto Méndez-Cortés y Mauricio J. Romero-Méndez

Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Facultad de Agronomía, Soledad de Graciano Sánchez, San Luis Potosí, S.L.P., México.

*Autor de correspondencia (angel.rojas@uaslp.mx)

RESUMEN

La lechuga (*Lactuca sativa* L.) es un importante cultivo alimenticio y es cultivada en todo el mundo. Su rendimiento fotosintético y metabólico es dependiente de parámetros de luz y de temperatura. Por otro lado, la fuente del suministro de nitrógeno (N) a la planta se relaciona de manera directa con la eficiencia fotosintética; por este motivo la fotosíntesis es afectada por la disponibilidad de N y por la radiación. Con base en lo anterior, el objetivo del trabajo fue evaluar la respuesta fotosintética del cultivo de lechuga en hidroponía con relaciones nitrato/amonio ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) en verano y otoño. Las lechugas se cultivaron en un sistema hidropónico de raíz flotante. El diseño experimental fue completamente al azar, con arreglo factorial 4 x 2, cuatro relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (100/0, 80/20, 65/35 y 50/50) y dos estaciones (verano y otoño), con un total de ocho tratamientos y 300 unidades experimentales (en cada estación). Se evaluaron las variables: eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm), eficiencia efectiva del fotosistema II (ΦPSII), tasa de transporte de electrones (ETR), asimilación neta de CO_2 (Pn), tasa de transpiración (E) y conductancia estomática (g_s). Las condiciones ambientales del otoño promovieron un aumento en todas las variables de fotosíntesis. La relación 100/0 aumentó 17.5 % más ΦPSII y 15.73 % más g_s . La interacción estación verano con la relación 50/50 disminuyó la Fv/Fm a 0.78 y en ETR la 100/0 fue menor en un 41.76 %. La aplicación de NH_4^+ en dosis mayores al 35 % en la solución nutritiva disminuyó las variables de fotosíntesis en el cultivo de lechuga en verano. La reacción fotosintética asociada con crecientes proporciones de N amoniacal en la solución nutritiva es dependiente de la estación de cultivo (verano u otoño), al parecer asociada con la temperatura y radiación.

Palabras clave: *Lactuca sativa* L., amonio, estación de cultivo, fotosíntesis, nitrato.

SUMMARY

Lettuce (*Lactuca sativa* L.) is an important food crop that is grown worldwide. Its photosynthetic and metabolic performance is dependent on light and temperature parameters. On the other hand, the source of the nitrogen (N) supply to the plant is directly related to photosynthetic efficiency, which is why photosynthesis is affected by the availability of N and by radiation. Based on the above, the aim of the research was to evaluate the photosynthetic response of the lettuce crop in hydroponics with nitrate/ammonium ratios ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) in summer and autumn. The lettuces were grown in a floating root hydroponic system. The experimental design was completely random, with factorial arrangement 4 x 2, four ratios of $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (100/0, 80/20, 65/35 and 50/50)

and two seasons (summer and autumn), with a total of eight experimental units with 300 plants per season. Maximum efficiency of photosystem II (Fv/Fm), effective efficiency of photosystem II (ΦPSII), electron transport rate (ETR), net CO_2 assimilation (Pn), transpiration rate (E) and stomata conductance (g_s) were evaluated. The environmental conditions of autumn promoted an increase in all the variables of photosynthesis. The 100/0 ratio increased 17.5 % plus ΦPSII and 15.73 % plus g_s . The summer season interaction with the 50/50 ratio decreased Fv/Fm to 0.78 and in ETR the 100/0 was lower by 41.76 %. The application of NH_4^+ in the nutritive solution in doses greater than 35 % decreased the variables of photosynthesis in the lettuce crop in summer. The photosynthetic reaction associated with increasing proportions of ammonia N in the nutrient solution is dependent on the growing season (summer or autumn), apparently associated with temperature and radiation.

Keywords: *Lactuca sativa* L., ammonium, growing season, nitrate, photosynthesis.

INTRODUCCIÓN

La lechuga es un cultivo alimenticio importante que se produce en invernaderos en todo el mundo (Sirtautas *et al.*, 2014). Es un vegetal que se consume en grandes cantidades como ensalada (Dupont *et al.*, 2000) debido a su gran contenido de fitonutrientes que promueven la salud humana (Martin *et al.*, 2011). Los procesos primarios que determinan el crecimiento vegetal son el intercambio de gases, la fotosíntesis, la respiración y la transpiración. El nitrógeno (N) es un nutriente esencial para las plantas, tiene una función estructural, constituye aminoácidos, enzimas, clorofila y proteínas de la cadena de transporte de electrones (Taiz y Zeiger, 2013) y se relaciona directamente con la eficiencia fotosintética (Sanclemente y Peña, 2008).

En la fertilización con N, las plantas absorben de manera más eficiente el NO_3^- , lo cual varía entre genotipos (Campos *et al.*, 2016) y la estación de cultivo (Konstantopoulou *et al.*, 2010), aunque pueden funcionar mejor con un balance en las relaciones $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, lo cual regula la distribución del N asimilado (Liu *et al.*, 2017). Algunos autores han estudiado

los efectos en la fisiología fotosintética de la planta con la aplicación de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, como en plantas de sorgo (*Sorghum bicolor* L.) que mejoran significativamente la ΦPSII y ETR (Miranda *et al.*, 2014) y en tomate (*Solanum lycopersicum* L.), que cuando la relación $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ sólo contenía NH_4^+ la Pn se redujo (Liu *et al.*, 2017). Las dosis altas de N aumentan la Pn y la E en gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus) (Corrales-González *et al.*, 2016). Otros factores también influyen en los valores de la eficiencia fotosintética (Azcón-Bieto *et al.*, 2008). El aumento en la radiación en pepino (*Cucumis sativus* L.) (de 480 a 700 nm) disminuye el transporte de electrones a través del PSII (ΦPSII) a 0.8, en lechuga con $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ disminuyó el valor ΦPSII a 0.17-0.38 y la ETR a 30-40, los valores de Fv/Fm bajo condiciones de luz de 800 y $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fueron inferiores a 0.80 (Fu *et al.*, 2012), lo que probablemente generó un daño por fotoinhibición (Azcón-Bieto *et al.*, 2008). En el caso de la iluminación constante en la aplicación de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ en la solución nutritiva, la Pn aumentó con el incremento de NO_3^- y alcanzó su punto máximo con 75/25, lo que indica que en el mismo entorno de luz las plantas de lechuga pueden absorber mejor el N y preferir al NO_3^- en lugar del NH_4^+ (Zhu *et al.*, 2020).

Para mejorar la eficiencia fotosintética que ayude a aumentar la producción en los cultivos (Long *et al.*, 2015) se pueden evaluar diversos tipos de estrés en la fotosíntesis, como la reducción de la tasa fotosintética, el transporte de electrones y los trastornos ocasionados por la luz (Azevedo-Neto *et al.*, 2011), así como los efectos de la fertilización con NO_3^- y NH_4^+ sobre la fisiología fotosintética de la planta, proceso metabólico importante al que afecta la forma del N utilizado (Zhu *et al.*, 2011). Con base en lo anterior, el objetivo de esta investigación fue evaluar la respuesta fotosintética del cultivo de lechuga en hidroponía con diferentes relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ en verano y otoño.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en el año 2017 en el Centro de Hidroponía de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, en San Luis Potosí. Se utilizó un invernadero tipo túnel de dimensiones 5 x 9 m. En el estudio de verano (65 días, julio a septiembre), la temperatura fue de $23.5 \text{ }^\circ\text{C}$ y una luminosidad de $235 \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para el estudio de otoño (70 días, octubre a diciembre), la temperatura fue de $15.07 \text{ }^\circ\text{C}$ y la luminosidad de $135 \text{ PPFD } \mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Se utilizaron semillas de lechuga de la variedad Montemar, las cuales se sembraron en charolas de poliestireno con 220 cavidades, con un sustrato a base de turba ácida. A los 20 días después de la siembra, cuando las plantas

tenían cuatro hojas verdaderas, se trasplantaron en placas de uncel de 1 m x 1 m con 25 cavidades, distribuidas en tres bolillo, con una densidad de 25 plantas / m^2 y se cultivaron durante 45 días (verano) y 50 días (otoño) en un sistema hidropónico de raíz flotante. La aireación se realizó de forma manual, vaciando agua de la misma mesa en diferentes puntos, con recipientes plásticos de 750 ml, durante 15 minutos (mañana y tarde), generando entre 3 y 4 mg L^{-1} de oxígeno disuelto en cada mesa. Se utilizaron 12 mesas con 25 plantas cada una, con un total de 300 plantas por estación. Las mesas de madera tenían las siguientes dimensiones: 1 m altura x 1 m ancho x 1 m largo. En la parte superior se formó un contenedor con la misma madera de 1 m ancho x 1 m largo x 0.10 m de profundidad, lo cual dió un volumen de 100 L de capacidad. El interior del contenedor fue cubierto con plástico color negro calibre 600.

Se utilizó la solución universal de Steiner (1984) conteniendo (en meq L^{-1}): 12 NO_3^- , 7 SO_4^{2-} , $1 \text{ H}_2\text{PO}_4^-$, 9 Ca^{2+} , 7 K^+ y 4 Mg^{2+} . La solución se modificó de acuerdo con Larzaguire *et al.* (2019) utilizando como base 12 meq L^{-1} de N total para obtener cuatro relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$: 100/0 ($12/0 \text{ meq L}^{-1}$), 80/20 ($9.6/2.4 \text{ meq L}^{-1}$), 65/35 ($8.5/4.2 \text{ meq L}^{-1}$) y 50/50 ($6/6 \text{ meq L}^{-1}$). Los macronutrientes en las soluciones ejercieron una presión osmótica de -0.072 MPa y una CE de 2 dS m^{-1} .

En la preparación de las soluciones nutritivas se consideró el análisis de agua que contenía en meq L^{-1} los siguientes iones: NO_3^- 0.15, Ca 2.40, Mg 1.89, K 0.08, Na 0.47, SO_4 1.59, Cl 2.99, CO_3 0.12, HCO_3^- 2.01; y en mg L^{-1} : Fe 0.20, B 0.22, Mo 0.04, Cu 0.01, Mn 0.09, Zn 0, un pH de 7.5 y una CE 0.6 dS m^{-1} . Los fertilizantes utilizados fueron $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, KNO_3 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, K_2SO_4 , H_3PO_4 y NH_4NO_3 . Los micronutrientes se complementaron con Carboxy Micro, el cual aportó Fe 5 %, Zn 2.5 %, Mn 1 % y B 0.5 % en forma quelatada EDDHA. Las plantas trasplantadas se establecieron para su adaptación durante 15 días (verano) y 20 días (otoño) en una solución Steiner completa. Después de la adaptación se cambió la solución nutritiva y se aplicaron los tratamientos de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ y estas no se cambiaron durante los 30 días que duró el estudio. El pH de la solución inicial se ajustó con ácido sulfúrico a 5.5, se monitoreó diariamente y los valores de los tratamientos se mantuvieron durante el estudio entre 5.5 y 6.5, por lo que no fue necesario realizar más ajustes con ácido sulfúrico. Se restableció diariamente el agua transpirada con agua sin modificar.

Las variables de fotosíntesis evaluadas en la última semana del cultivo de cada estación fueron medidas en hojas intermedias de la parte superior de la cabeza de las lechugas, visiblemente sanas, siendo las siguientes:

Fv/Fm: eficiencia máxima del fotosistema II, Φ PSII: eficiencia efectiva del fotosistema II, ETR: tasa de transporte de electrones, Pn: asimilación neta de CO_2 , g_s : conductancia estomática y E: tasa de transpiración con el sistema portátil para medición de fotosíntesis LI-COR (LI-6400XT), acoplado al fluorómetro de hoja. Las variables de fluorescencia de la clorofila (Fv/Fm, ETR y Φ PSII) se registraron entre las 12:00 y las 17:00 h, cuando se presentaron las temperaturas más altas durante el día. La Fv/Fm se midió en hojas aclimatadas a la oscuridad, cubiertas con un plástico negro por un periodo de 20 minutos previo a la medición, dejando libre la ventilación por la parte inferior para evitar cambios en la temperatura. Las variables Φ PSII, ETR, Pn, g_s y E se registraron en hojas expuestas a la luz, en las cuales, durante la medición, se les proporcionó luz actínica de $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a través de fluorómetro, definida al colocar el sensor PAR del equipo de medición al nivel de las plantas y registrar el nivel de PAR presente y en forma constante para evitar las variaciones de la luz natural. Durante las mediciones de intercambio de gases el equipo se calibró a 400 ppm como concentración de CO_2 de referencia para la estimación de Pn.

El diseño experimental fue completamente al azar, con tres repeticiones. Los tratamientos tuvieron un arreglo factorial 4×2 , en donde las cuatro relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ fueron 100/0, 80/20, 65/35 y 50/50 y dos estaciones de cultivo, verano y otoño. La unidad experimental fue una mesa con 25 plantas y se establecieron 12 unidades experimentales por cada estación. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de varianza y una comparación de medias por Tukey ($P < 0.05$), con el programa estadístico Statistical Analysis System (SAS) versión 9.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Eficiencia máxima del fotosistema II (Fv/Fm)

La estación de crecimiento influyó significativamente en los valores de Fv/Fm observados (Figura 1 A), pues estos fueron menores en verano, 0.797, comparado con otoño, 0.813. Este resultado indica que las plantas cultivadas en verano recibieron un mayor estrés, debido a que el exceso de luz disminuye la Fv/Fm, pues en lechuga se reportan valores inferiores a 0.80 con exceso de luz (600 a $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En condiciones fisiológicas normales, los valores de Fv/Fm de la gran mayoría de las plantas están en 0.8-0.84 (Fu *et al.*, 2012).

Al comparar la aplicación de las diferentes relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 A) no se encontraron diferencias significativas, con un valor promedio de 0.805. Azcón-Bieto *et al.* (2008) mencionan que los valores de Fv/Fm de una gran variedad de plantas no estresadas es de 0.75 a 0.85.

En contraste, Zhou *et al.* (2011) mencionan que en hojas de pepino, los valores de Fv/Fm al usar NO_3^- estuvieron en 0.82 y al usar NH_4^+ se reduce a 0.75, lo que provoca fotoinhibición por el amonio.

En la interacción de los dos factores en estudio resultó significativa la variable Fv/Fm (Figura 3 A). Se mostró que en verano el tratamiento 50/50 fue el único que disminuyó significativamente su valor a 0.788, mientras que el resto mostró valores de 0.800 a 0.815 (Figura 1 A), pudiendo afectar la intensidad de luz en verano de 235 a 135 PPF $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en otoño. Caso similar en tomate la Fv/Fm mostró un valor de 0.83 y después disminuyó a 0.77 a medida que aumentó la intensidad de luz, de 0 a 1,400 PPF $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Yang *et al.*, 2018). El índice Fv/Fm en plantas de algodón (*Gossypium sp.* L), con dosis bajas (1 mM) y altas (10 mM) de NO_3^- se redujo a 0.60 con luz alta ($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en comparación con la luz normal ($200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que mostró valores de 0.77, lo que sugiere que la disminución transitoria de nitrato no afectó la integridad del fotosistema II (Guilherme *et al.*, 2019). Esta disminución puede ser por déficit o problemas ligados al metabolismo del N (Corrales-González *et al.*, 2016) y por un uso ineficiente de la energía absorbida y fotoinhibición (Murchie y Lawson, 2013).

Eficiencia efectiva del fotosistema II (Φ PSII)

La estación de crecimiento influyó significativamente en la Φ PSII (Figura 1 B), ya que fue 48.9 % menor en verano (0.24) en comparación con otoño (0.47). Esto se atribuyó a que la intensidad lumínica, al aumentar el estrés, disminuye la eficiencia cuántica del fotosistema II y aumenta la disipación no fotoquímica (Else *et al.*, 2009). En otra investigación se reportan tendencias similares en lechuga con valores en Φ PSII de 0.2 con temperaturas de $25.6 \text{ }^\circ\text{C}$ (Schofield *et al.*, 2005), coincidiendo los valores de este estudio con las temperaturas similares a las de la estación de verano $23.5 \text{ }^\circ\text{C}$.

La aplicación de las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 B) mostró efectos significativos en la relación de 100/0 (0.40) con 17.5 %, mayor en comparación con 65/35 (0.33) y 50/50 (0.33); sin embargo, la relación 80/20 (0.34) no fue diferente entre los tratamientos. En este caso, para completar la cantidad de N requerido por la planta, al utilizar cantidades mayores al 20 % de amonio mostraron los menores valores en Φ PSII. Zhu *et al.* (2020) mencionan que una proporción de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ de 75:25 es más propicia para la síntesis de clorofila y la promoción de la fotosíntesis en las plántulas de lechuga. De este modo, al utilizar NH_4^+ en lugar de NO_3^- , a dosis de 6 mM, la toxicidad reduce las tasas de fotosíntesis neta (Claussen y Lenz 1999), como en este estudio con la aplicación de 80/20, al no mostrar

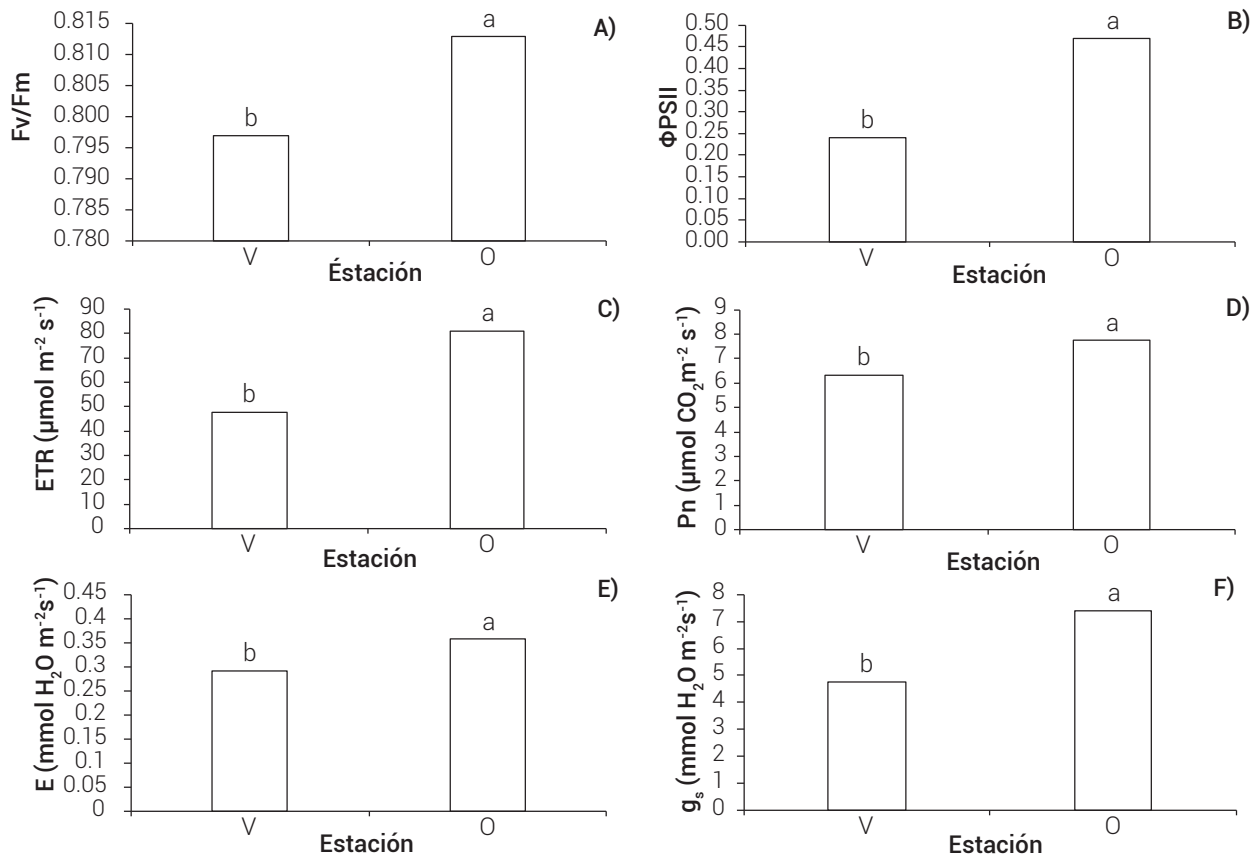


Figura 1. Efecto de la estación de cultivo de verano (V) y otoño (O) en: A: eficiencia máxima de fotosistema II (Fv/Fm), B: eficiencia efectiva del fotosistema II (Φ PSII), C: tasa de transporte de electrones (ETR), D: asimilación neta de CO_2 (Pn), E: tasa de transpiración (E) y F: conductancia estomática (g_s) del cultivo de lechuga Montemar. Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, ≤ 0.05).

diferencias con los demás tratamientos.

En la interacción de los dos factores de estudio (Figura 3 B) se observó que los mayores valores obtenidos de Φ PSII fueron en otoño; sin embargo, el aplicar 50/50 $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ disminuyó 24 % la Φ PSII comparado con 100/0, aunque fue estadísticamente igual a los otros tratamientos. En el verano, el uso de amonio en las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, desde 0 a 50 % se ve una disminución de 30 % comparado con el otoño. En contraste, Shang y Shen (2018) encontraron en repollo chino (*Brassica chinensis* L.) que, en baja intensidad de luz (32 % menos de radiación solar) los valores de Φ PSII estuvieron debajo de 0.48 en todas las relaciones $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$, en comparación con el tratamiento de radiación solar normal con 0.55. Caso contrario a este estudio es el de Miranda *et al.* (2014), quienes encontraron en plantas de sorgo que las proporciones de 50/50 de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ aumentó la Φ PSII, debido a que la salinidad no promovió la fotoinhibición y tampoco el daño fotoquímico del fotosistema II, permitiendo un transporte de electrones favorable.

Tasa de transporte de electrones (ETR)

La estación de crecimiento influyó estadísticamente en la ETR, variable que resultó menor en verano, con 40.98 %, comparado con otoño (Figura 1 C). Yamori *et al.* (2011) mencionan que las fluctuaciones de luz (entre 500 a 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y temperatura (20 °C) estresaron a las plantas de arroz (*Oryza sativa* L.), de manera tal que, el sistema de transporte de electrones acumula exceso de potencia reductora, que no puede ser disipado en forma de calor y puede causar fotoinhibición del fotosistema II y reducción en ETR. En contraste, en plantas de tomate al elevar la intensidad de la luz aumenta la ETR (Yang *et al.*, 2018). Esto se atribuye a que, con niveles elevados de luz, el exceso de energía de excitación debe ser disipado de forma inocua, para evitar un deterioro en los centros de reacción por medio del transporte de electrones (Azcón-Bieto *et al.*, 2008).

La aplicación de las diferentes relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 C) tuvieron diferencias significativas en las ETR. La relación 65/35 mostró los mayores valores, con 12.37

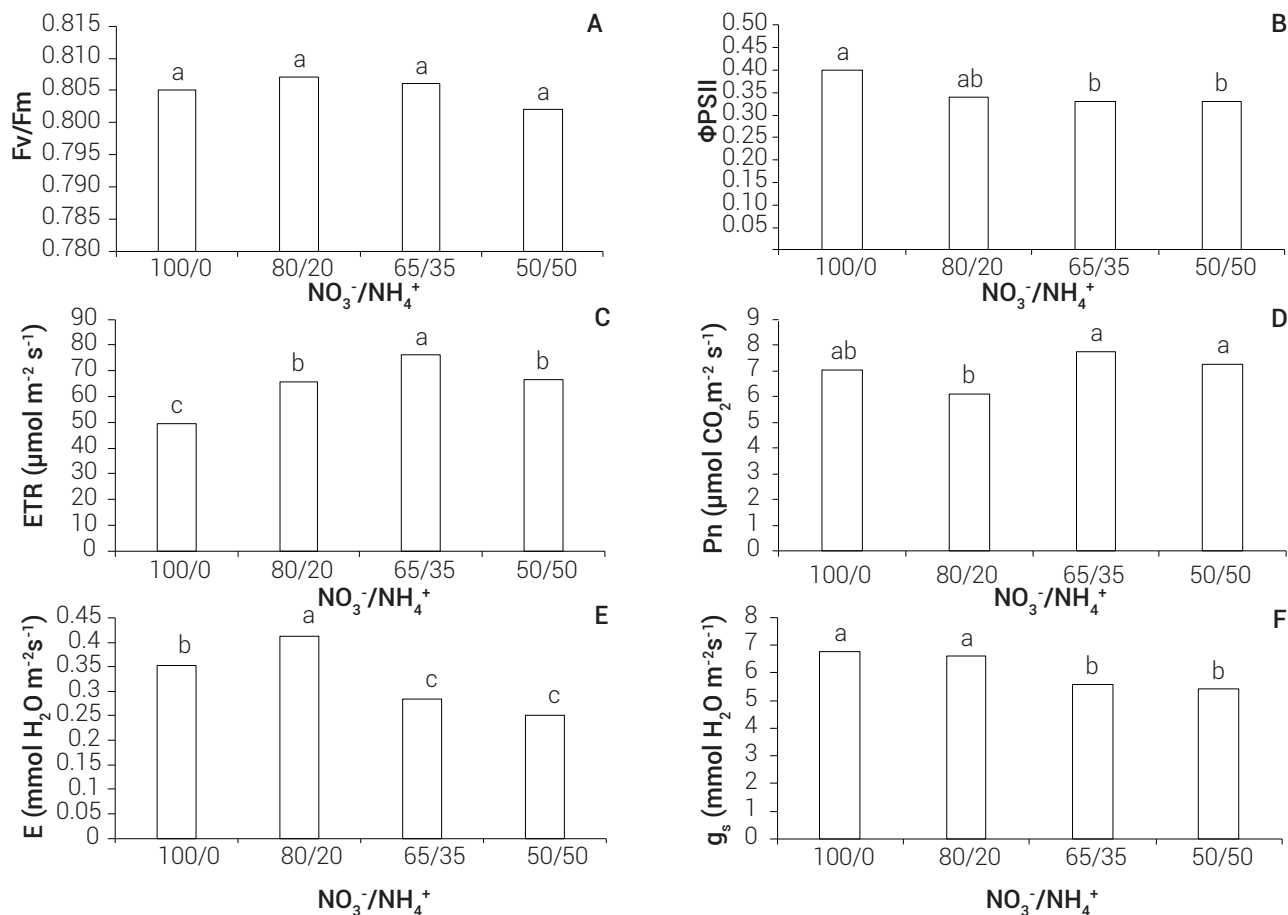


Figura 2. Efecto de diferentes relaciones nitrato/amonio ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) en: A: eficiencia máxima de fotosistema II (F_v/F_m), B: eficiencia efectiva del fotosistema II (Φ_{PSII}), C: tasa de transporte de electrones (ETR), D: asimilación neta de CO_2 (Pn), E: tasa de transpiración (E) y F: conductancia estomática (g_s) del cultivo de lechuga Montemar. Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey, ≤ 0.05).

%, comparado con 50/50 y 80/20 y estos mostraron 24.47 % de diferencia a la relación 100/0 con el valor mas bajo. En un caso contrario, Claussen y Lenz (1999) mencionan que la acumulación de amonio en las hojas puede causar el desacoplamiento del transporte de electrones en la fotofosforilación en los cloroplastos, lo que resulta en una disminución de las tasas fotosintéticas.

En la interacción (Figura 3 C) se observaron los mayores valores de ETR en otoño con todas las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$; sin embargo, la relación 65/35, con 20.68 %, se diferenció significativamente de 100/0, que fue igual a 80/20 y 50/50. Los valores mas bajos en ETR se observaron en el verano, siendo la relación 100/0 la menor, con 41.76 %, comparado con los demás tratamientos de la misma estación. En plantas de algodón, la ETR aumentó aproximadamente un 43 % a $2000 \mu\text{mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidad de luz en plantas con dosis altas de NO_3^- (10 mM), en comparación con plantas con dosis bajas (1

mM). Este aumento en las tasas de ETR probablemente esté relacionado con la intensificación de la fuerza de los sumideros alternativos para electrones fotosintéticos, representados principalmente por la reducción de nitrato asimilatorio y las vías de fotorrespiración (Guilherme *et al.*, 2019).

Asimilación neta de CO_2 (Pn)

La estación de crecimiento, que influyó en la asimilación de CO_2 (Figura 1 D), fue 18 % menor en verano, comparado con otoño. Yamori *et al.* (2011) mencionan que la Pn en plantas de arroz disminuyó de manera gradual en condiciones de fluctuación con intensidades de luz alta y baja (entre 500 a $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), debido a la reducción de ETR. Caso contrario en lechugas, la Pn aumentó con mediana y alta irradiación (140 y $220 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a valores entre 5 y $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en comparación con la baja irradiación $60 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con valores por debajo

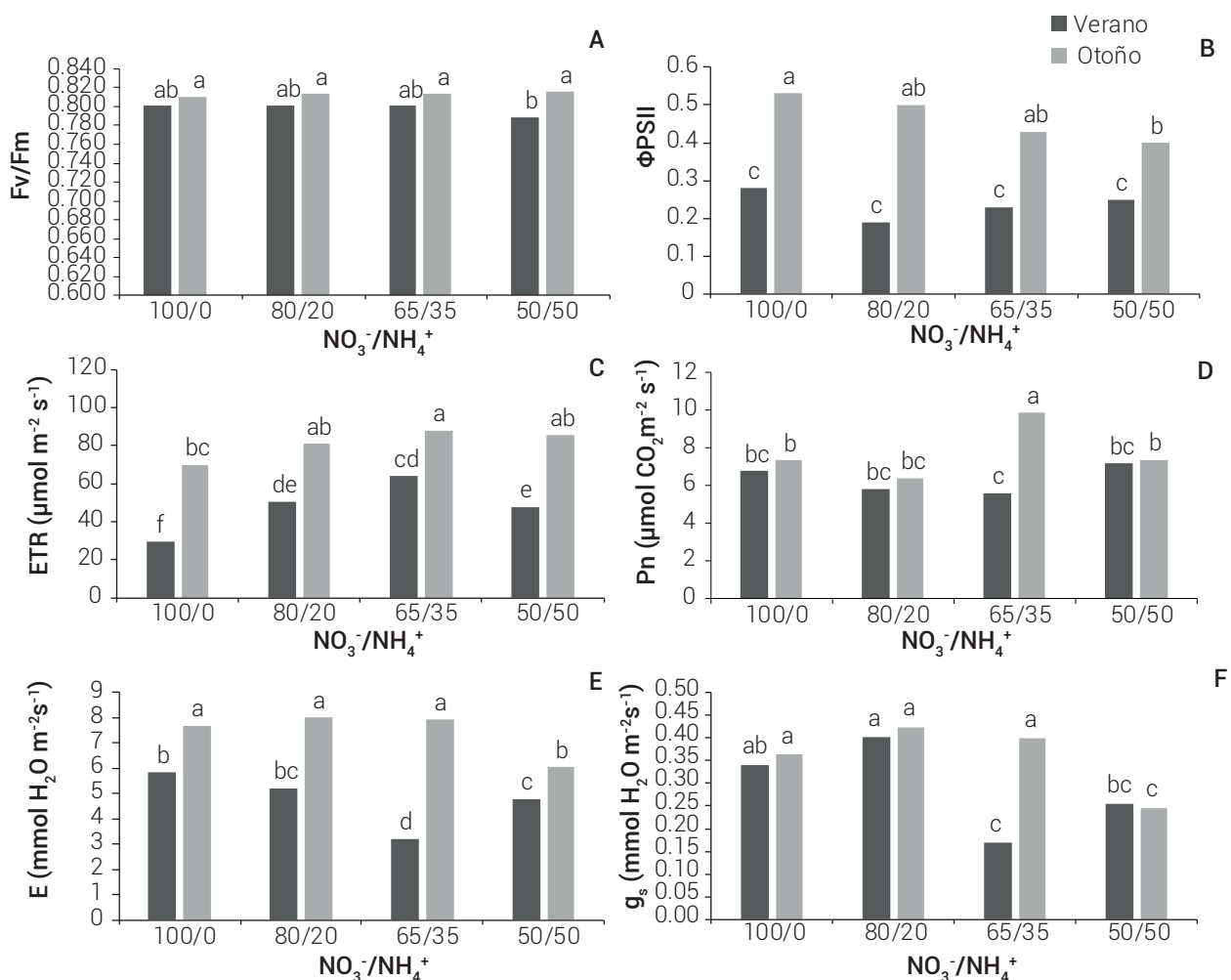


Figura 3. Efecto de la interacción de la estación de cultivo verano (V) y otoño (O) y de diferentes relaciones nitrato/amonio ($\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$) en: A: eficiencia máxima de fotosistema II (Fv/Fm), B: eficiencia efectiva del fotosistema II (ΦPSII), C: tasa de transporte de electrones (ETR), D: asimilación neta de CO_2 (Pn), E: tasa de transpiración (E) y F: conductancia estomática (g_s) del cultivo de lechuga Montemar. Medias con letras iguales en la estación de cultivo no son estadísticamente diferentes (Tukey, ≤ 0.05).

de $2 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fu *et al.*, 2017). En este sentido, Azcón-Bieto *et al.* (2008) mencionan que las plantas de sol muestran tasas mayores de Pn con saturación de luz, que varían dependiendo de la especie y factores ambientales.

Al comparar la aplicación de las diferentes relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 D) se pudo observar que la aplicación de NH_4^+ en 20% disminuyó la Pn en 15.8%, en comparación con 65/35 y 50/50, aunque resultó estadísticamente igual a 100/0. En este caso, Hu *et al.* (2015) mencionan que, en el cultivo de repollo (*Brassica oleracea* var. Capitata) aumentó la tasa de Pn con 10% de NH_4^+ y disminuyó con 25% en condiciones de baja intensidad de luz. En este sentido, en plántulas de tomate, cuando la relación $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ solo contenía NH_4^+ la Pn se redujo (Liu *et al.*, 2017). En plantas de olivo (*Olea europaea* L), la Pn más baja se

encontró en plantas con dosis de NH_4^+ , lo cual se atribuyó principalmente a un mayor cierre de estomas (Tsbarducas *et al.*, 2017).

En la interacción de estación de crecimiento con las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 3 D) se observó que dependiendo de la estación de crecimiento, el tratamiento 65/35 en otoño tuvo valores más altos que todos los tratamientos, con 27.45%; en contraste, en verano se mostró menor asimilación de CO_2 , con 23.56%. Liu *et al.* (2017) mencionan que las temperaturas frías (5-18 °C) reducen drásticamente la Pn en plántulas de tomate. Cuando el suministro de N fue 100% de NH_4^+ la Pn se redujo en comparación con otras relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$. En ambas temperaturas (5-18 °C y 14-30 °C) se mostró mayor Pn en plantas a temperaturas normales

con la proporción de 75/25 y la proporción 50/50 $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ para las plantas cultivadas con frío. En lechuga, con menor irradiancia, el suministro de N y Pn se correlacionó de forma significativa. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre la irradiancia moderada y alta (Fu *et al.*, 2017).

Tasa de transpiración (E)

La estación de crecimiento influyó en la transpiración, pues ésta, con 18.43 %, se mostró menor en verano, comparado con otoño (Figura 1 E). Fu *et al.* (2017) mencionan que en lechuga a diferentes combinaciones de intensidad de luz (60, 140 y 220 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-2}$) la E presentó diferencias significativas. Los factores ambientales que más afectan a la transpiración en las plantas son la radiación y la temperatura; una elevada temperatura del aire, a través de su efecto en el déficit de presión de vapor, reduce la eficiencia transpiratoria (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2008).

Al comparar la aplicación de las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 E) se mostraron diferencias significativas con la relación de 80/20, que fue 14.76 % mayor que la relación 100/0, y ésta fue mayor con 31.23 % a los demás tratamientos. La tasa de transpiración más baja en plantas de olivo se encontró aplicando N en forma de NH_4^+ ; la mayor depresión de la tasa fotosintética neta se atribuyó principalmente a un mayor cierre de estomas (Tsabarducas *et al.*, 2017). Caso contrario en *Canna indica* la E no se vio afectada con aplicación de NH_4^+ , de NO_3^- o en combinación $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ (Konnerup y Brix, 2010). El estrés generado por acción tóxica de los iones induce un incremento en la respiración por la entrada de ATP a la cadena respiratoria, por lo que la planta necesita de mayor energía para generar los mecanismos necesarios que le ayuden a salir de esta condición de estrés (Casierra-Posada *et al.*, 2006).

Al observar la interacción de los dos factores en estudio (Figura 3 E), la mayor E se obtuvo en el otoño con los tratamientos 100/0, 80/20 y 65/35, teniendo una diferencia de 17.97 % con el tratamiento 50/50 y este tratamiento fue igual a 100/0 y 80/20 de verano. Como en el caso de repollo, la E no mostró diferencias en plantas cultivadas con luz normal (200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) entre las relaciones de $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$. Con baja intensidad de luz (100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la dosis 10/90 $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ fue más alta respecto a las demás dosis (Hu *et al.*, 2015). La transpiración, al usar NH_4^+ , disminuyó un 43.1 %, en comparación con usar NO_3^- en plantas de pepino; éstas experimentaron foto-inhibición cuando se cultivaron con NH_4^+ como fuente de N (Zhu *et al.*, 2011).

Conductancia estomática (g_s)

La estación de crecimiento influyó en la conductancia estomática, pues ésta se se mostró menor en verano, con 35.62 %, comparado con otoño (Figura 1 F). Wahid (2007) menciona que la g_s y la fotosíntesis declinan ante temperaturas relativamente altas en muchos cultivos. Como en el cacao (*Theobroma cacao* L.), en donde la g_s presenta un efecto negativo sobre el intercambio gaseoso con un incremento en temperatura y radiación (Suárez-Salazar *et al.*, 2017).

Al comparar la aplicación de las relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 2 F) se mostraron diferencias significativas con la relación de 100/0 y 80/20, con 15.73 % mayor que 65/35 y 50/50. Lo cual coincide con lo reportado por Hu *et al.* (2015) con repollo, donde la aplicación de amonio tiene efecto positivo en la g_s con la relación 10/90 de $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$. En gerbera, la g_s no mostró ninguna diferencia significativa entre los tratamientos con aplicación de N (Corrales-González *et al.*, 2016).

Al observar la interacción estación de crecimiento y relaciones de $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ (Figura 3 F), los tratamientos 100/0, 80/20 mostraron una diferencia en la g_s de 27.7 % con el tratamiento 50/50 en ambas estaciones de crecimiento. El tratamiento 65/35 en la estación de otoño fue igual estadísticamente a 100/0 y 80/20, siendo mayor 57.55 % que en el verano con el mismo tratamiento. Hu *et al.* (2015) encontraron, en el cultivo de repollo, que la conductancia estomática fue baja en condiciones de sombra (100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en comparación con la intensidad de luz normal (200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); además, las relaciones $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ regularon la g_s ; la relación 15/85, en intensidad de luz normal, y la relación 10/90, en condiciones de sombra, aumentaron la g_s .

CONCLUSIONES

Los parámetros fotosintéticos de fluorescencia de la clorofila (eficiencia efectiva del PSII y transporte de electrones) y de intercambio de gases (asimilación neta de CO_2 y tasa de transpiración) del cultivo de lechuga en hidroponía son inhibidos por las temperaturas y niveles de radiación solar elevados, propios del verano, respecto a las condiciones del otoño, en latitudes alrededor de la línea del trópico de cancer.

Dosis de amonio mayores a 35 % reducen la fotosíntesis en el cultivo de lechuga; pero en condiciones de otoño (temperatura y radiación menor que en verano), la aplicación de 35 % de amonio favorece la tasa de transporte de electrones y la asimilación neta de CO_2 en el cultivo de lechuga.

BIBLIOGRAFÍA

- Azcón-Bieto J., I. Fleck, X. Aranda y N. Gómez-Casanovas (2008) Fotosíntesis, Factores ambientales y Cambio climático. In: Azcón-Bieto, J. T. and Talon, M. M. (Ed.). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Editorial McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España. pp:247-264.
- Azevedo-Neto A. D., P. P. A. Pereira, D. P. Costa & A. C. C. Santos (2011) Fluorescência da clorofila como uma ferramenta possível para seleção de tolerância à salinidade em girassol. *Revista Ciência Agronômica* 42:893-897, <https://doi.org/10.1590/S1806-66902011000400010>
- Campos C. N. S., R. M. Prado, G. Caione, A. J. L. Neto and F. L. C. Mingotte (2016) Silicon and excess ammonium and nitrate in cucumber plants. *African Journal of Agricultural Research* 11:276-283, <https://doi.org/10.5897/AJAR2015.10221>
- Casierra-Posada F., W. Pérez y F. Portilla (2006) Relaciones hídricas y distribución de materia seca en especies de fíque (*Furcraea* sp. Vent.) cultivadas bajo estrés por NaCl. *Agronomía Colombiana* 24:280-289.
- Claussen W. and F. Lenz (1999) Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. *Plant Soil* 208:95-102, <https://doi.org/10.1023/A:1004543128899>
- Corrales-González M., F. Rada y R. Jaimez (2016) Efecto del nitrógeno en los parámetros fotosintéticos y de producción del cultivo de la gerbera (*Gerbera jamesonii* H. Bolus ex Hook. f.). *Acta Agronómica* 65:255-260, <http://dx.doi.org/10.15446/acag.v65n3.49555>
- Dupont S., Z. Mondy, G. Williamson and K. Price (2000) Effect of variety, processing, and storage on the flavonoid glycoside and composition of lettuce and chicory. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48:3957-3964, <https://doi.org/10.1021/jf0002387>
- Else M. A., F. Janowiak, C. J. Atkinson and M. B. Jackson (2009) Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. *Annals of Botany* 103:313-323, <https://doi.org/10.1093/aob/mcn208>
- Fu W., P. Li & Y. Wu (2012) Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce. *Scientia Horticulturae* 135:45-51, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.12.004>
- Fu Y., H. Li, J. Yu, H. Liu, Z. Cao, N. S. Manukovsky and H. Liu (2017) Interaction effects of light intensity and nitrogen concentration on growth, photosynthetic characteristics and quality of lettuce (*Lactuca sativa* L. Var. youmaicai). *Scientia Horticulturae* 214:51-57, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.11.020>
- Guilherme E. A., F. E. L. Carvalho, D. M. Daloso & J. A. G. Silveira (2019) Increase in assimilatory nitrate reduction and photorespiration enhances CO₂ assimilation under high light-induced photoinhibition in cotton. *Environmental and Experimental Botany* 159:66-74, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.12.012>
- Hu L., J. Yu, W. Liao, G. Zhang, J. Xie, J. Lv, X. Xiao, B. Yang, R. Zhou and R. Bu (2015) Moderate ammonium: nitrate alleviates low light intensity stress in mini Chinese cabbage seedling by regulating root architecture and photosynthesis. *Scientia Horticulturae* 186:143-153, <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.02.020>
- Konnerup D. and H. Brix (2010) Nitrogen nutrition of *Canna indica*: effects of ammonium versus nitrate on growth, biomass allocation, photosynthesis, nitrate reductase activity and N uptake rates. *Aquatic Botany* 92:142-148, <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.11.004>
- Konstantopoulou E., G. Kaptis, G. Salachas, S. A. Petropoulos, I. C. Karapanos and H. C. Passam (2010) Nutritional quality of greenhouse lettuce at harvest and after storage in relation to N application and cultivation season. *Scientia Horticulturae* 125:93.e1-93.e5, <https://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2010.03.003>
- Lara-Izaguirre A. Y., A. N. Rojas-Velázquez, M. J. Romero-Méndez, H. M. Ramírez-Tobías, E. Cruz-Crespo, J. A. Alcalá-Jáuregui y C. Loredó-Ostí (2019) Crecimiento y acumulación de NO₃⁻ en lechuga hidropónica con relaciones nitrato/amonio en dos estaciones de cultivo. *Revista Fitotecnia Mexicana* 42:21-29.
- Liu G., Q. Du and J. Li (2017) Interactive effects of nitrate-ammonium ratios and temperatures on growth, photosynthesis, and nitrogen metabolism of tomato seedlings. *Scientia Horticulturae* 214:41-50, <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.006>
- Long S. P., A. Marshall-Colon and X. G. Zhu (2015) Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell* 161:56-66, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2015.03.019>
- Martin C., E. Butelli, K. Petroni and C. Toneli (2011) How can research contribute to promoting human health? *Plant Cell* 23:1685-1699, <https://doi.org/10.1105/tpc.111.083279>
- Miranda R. D. S., R. O. Mesquita, N. S. Freitas, J. T. Prisco and E. Gomes-Filho (2014) Nitrate: ammonium nutrition alleviates detrimental effects of salinity by enhancing photosystem II efficiency in sorghum plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 18:8-12, <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v18nsupps8-s12>
- Murchie E. H. and T. Lawson (2013) Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64:3983-3998, <https://doi.org/10.1093/jxb/ert208>
- Sánchez-Díaz M. y J. Aguirreolea (2008) Transpiración y control estomático. In: Azcón-Bieto, J. T. and Talon, M. M. (Ed.). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Editorial McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España. pp:44-45.
- Sanclemente M. A. y E. J. Peña (2008) Crecimiento y eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* Walter (Onagraceae) bajo diferentes concentraciones de nitrógeno. *Acta Biológica Colombiana* 13:175-186.
- Schofield R. A., J. R. De Ell, D. P. Murr and S. Jenni (2005) Determining the storage potential of iceberg lettuce with chlorophyll fluorescence. *Postharvest Biology and Technology* 38:43-56, <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2005.06.002>
- Shang H. Q. & G. M. Shen (2018) Effect of ammonium/nitrate ratio on pak choi (*Brassica chinensis* L.) photosynthetic capacity and biomass accumulation under low light intensity and water deficit. *Photosynthetica* 56:1039-1046, <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0815-7>
- Sirtautas R., A. Viršile, G. Samuoliene, A. Brazaityte, J. Miliauskienė, S. Sakalauskienė and P. Duchovskis (2014) Growing of leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) under high-pressure sodium lamps with supplemental blue, cyan and green LEDs. *Zemdirbyste-Agriculture* 101:75-78, <https://doi.org/10.13080/z-a.2014.101.010>
- Suárez-Salazar J. C., E. H. Duran-Bautista, J. A. Rojas-Castillo and N. Ortiz-Cifuentes (2017) Pigmentos fotosintéticos y conductancia estomática en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum* Willd. Ex. Spreng K. Schum.). *Agronomía Mesoamericana* 28:199-206, <https://doi.org/10.15517/am.v28i1.20814>
- Steiner A. A. (1984) *The Universal Nutrient Solution*. Sixth International Congress on Soilless Culture, Wageningen, Netherlands. ISOSC Proceedings of Lunteren. pp:633-650.
- Taiz L. and E. Zeiger (2013) *Fisiología Vegetal*, 5th ed. Porto Alegre, Brasil. Artmed. 954 p.
- Tsbarducas V., T. Chatzistathis, I. Therios & A. Patakas (2017) How nitrogen form and concentration affect growth, nutrient accumulation and photosynthetic performance of *Olea europea* L. (cv. 'Kalamon'). *Scientia Horticulturae* 218:23-29, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.02.012>
- Wahid A. (2007) Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research* 120:219-228, <https://doi.org/10.1007/s10265-006-0040-5>
- Yamori W., N. Sakata, Y. Suzuki, T. Shikanai and A. Makino (2011) Cyclic electron flow around photosystem I via chloroplast NAD(P)H dehydrogenase (NDH) complex performs a significant physiological role during photosynthesis and plant growth at low temperature in rice. *The Plant Journal* 68:966-976, <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04747.x>
- Yang X., H. Xu, L. Shao, T. Li, Y. Wang and R. Wang (2018) Response of photosynthetic capacity of tomato leaves to different LED light wavelength. *Environmental and Experimental Botany* 150:161-171, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.013>
- Zhou Y. H., Y. L. Zhang, X. M. Wang, J. X. Cui, X. J. Xia, K. Shi & J. Q. Yu (2011) Effects of nitrogen form on growth, CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and photosynthetic electron allocation in cucumber and rice plants. *Journal of Zhejiang University Science B* 12:126-134, <https://doi.org/10.1631/jzus.B1000059>
- Zhu Q., H. Jiang, C. H. Peng, J. K. Liu, X. H. Wei, X. Q. Fang, S. R. Liu, G. M. Zhou and S. Q. Yu (2011) Evaluating the effects of future climate change and elevated CO₂ on the water use efficiency in terrestrial

ecosystems of China. *Ecological Modelling* 222:2414-2429, <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.035>
Zhu X., R. Yang, Y. Han, J. Hao, C. Liu & S. Fan (2020) Effects of different

$\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$ ratios on the photosynthesis and ultrastructure of lettuce seedlings. *Horticulture, Environment and Biotechnology* 61:1-14, <https://doi.org/10.1007/s13580-020-00242-w>

