

Revisión bibliográfica

Importancia de la calidad de la luz entre las plantas arvenses-cultivo

Yaisys Blanco-Valdés^{1*}

¹Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700

* Autor para correspondencia. yblanco@inca.edu.cu

RESUMEN

Las plantas tienen la capacidad de detectar la presencia de arvenses vecinas por medio de la relación R: RL reflejada en las superficies de las hojas de arvenses. El papel de la relación R: RL como herramienta de manejo de las arvenses no ha sido explorado lo suficiente. Se cree que la competencia de las plantas se debe a la limitación de recursos (agua, luz, espacio y nutrientes). La competencia de las plantas se desencadena inicialmente por la relación de rojo a rojo lejano (R: RL) que se origina en las plantas vecinas, seguida de una serie de procesos fisiológicos complejos, que excluyen la competencia directa de recursos. En el presente escrito se da a conocer la importancia del sistema de manejo de arvenses a partir de la calidad de la luz. Además, se hace mención a la competencia cultivo - arvense, la percepción de las plantas vecinas a través de la composición espectral de la luz y cómo influye la sombra en el manejo de arvenses.

Palabras clave: competencia de cultivos, manejo, procesos fisiológicos, crecimiento vegetal

Recibido: 15/11/2018

Aceptado: 09/09/2019

INTRODUCCIÓN

La competencia en las plantas es tradicionalmente vista como un proceso impulsado por la limitación de recursos. Se cree que las arvenses limitan el rendimiento de la cosecha por competencia directa de la luz, el agua y los nutrientes. Estas emergen con el cultivo o posteriormente; se ha demostrado que causa una mayor pérdida de rendimiento que las arvenses que emergen en etapas más avanzadas de desarrollo del cultivo ⁽¹⁻³⁾.

La mayoría de las especies de plantas responden de manera diferente a la calidad de la radiación (coloro longitud de onda) y a la cantidad de ella (densidad del flujo fotónico-DDF o irradiancia), así como las combinaciones de ambas, lo cual representa un factor fundamental en la interferencia entre cultivos y arvenses. El efecto de la calidad y la cantidad de radiación se combina con el componente ambiental de sombra que produce un espectro de radiación característico bajo el dosel de las plantas. Las hojas absorben fotones en el azul y rojo del espectro de la radiación fotosintéticamente activa (RFA), mientras que la absorción en el verde y especialmente en la región del rojo lejano es más débil y gran parte de estos fotones se refleja como radiación difusa (radiancia) ⁽⁴⁾.

Investigaciones realizadas con respecto a las plantas arvenses en diferentes cultivos demostraron la importancia de la proporción entre el rojo y el rojo lejano (R: RL), como componente fundamental de la sombra entre plantas vecinas. La captación temprana de esta señal por los entrenudos y su relación con la densidad del follaje modula la cantidad de la radiación lo que demuestra que las plantas pueden detectar la presencia de plantas vecinas, mucho antes de que estén sombreadas ⁽⁵⁾.

Los recursos no son limitantes al inicio de la etapa de crecimiento del cultivo. La competencia en este momento se debe principalmente al momento de aparición de la arvense en relación con el cultivo y las pérdidas de rendimiento no se pueden compensar a pesar de la eliminación de las arvenses, por lo que alguna variable no contabilizada debe ser la base de la competencia de las arvenses. Una de las variables a considerar es la calidad de la luz es decir, la relación entre rojo y rojo lejano, R:RL, pues la capacidad de una planta para percibir y ajustarse a los cambios en la calidad de la luz, actúa como una señal de advertencia temprana de la competencia inminente, ya que una reducción en la señal R:RL reflejado de las plantas, precede al sombreado ^(6,7).

La detección temprana de plantas vecinas (plantas que crecen alrededor de otras) puede ser un mecanismo importante que afecta la competencia entre las plantas ⁽⁸⁾. Aunque, la relación R: RL se ha manifestado como un factor clave que señala el inicio de la competencia entre plantas; hasta donde sabemos, R:RL no se ha integrado en el concepto general de competencia. Las respuestas de las plantas a señales bajas del R:RL incluyen cambios moleculares, fisiológicos y morfológicos ⁽⁷⁾.

Por lo planteado anteriormente es objetivo del presente trabajo, proponer una vista alternativa de la competencia entre las plantas, donde se reconoce la importancia de la calidad de la luz, específicamente R: RL y su papel en la competencia. La competencia ocurre para limitar los recursos, pero esta es una serie de procesos fisiológicos complejos, activados inicialmente por la señal R: RL, seguidos por el desarrollo de las características de evitación de la sombra (elongación del tallo, dominancia apical y cambios en distribución de la biomasa).

Importancia de la luz en las plantas

La percepción de la luz permite a los seres vivos adaptarse a los cambios en la iluminación, e influye considerablemente en el control de la morfogénesis, la fotosíntesis y la prevención de daños causados por las radiaciones nocivas. En su gran mayoría, las especies vegetales tienen la capacidad de responder de diferentes formas a la calidad de la luz, entendida esta como el color o la longitud de onda, su intensidad, es decir, la densidad del flujo fotónico o irradiancia y a la combinación de ambas ⁽⁹⁾.

Este aspecto es de gran relevancia en comunidades vegetales como los cultivos y los ecosistemas vegetales, debido a que las plantas absorben ciertos rangos de la radiación incidente y transmiten la radiación no absorbida a las plantas vecinas. El efecto de la calidad e intensidad lumínica se combina con el componente de sombra en la oferta ambiental y produce un espectro de radiación singular en el entorno de las plantas ⁽¹⁰⁾. Los órganos fotosintéticos de las plantas (hojas y tallos verdes) absorben los fotones en las franjas azules y roja del espectro de la radiación visible incidente, mientras que la absorción en la franja del verde y del infrarrojo es escasa y la mayoría de estos fotones se reflejan como radiación difusa ⁽¹¹⁾.

La eficiencia de la luz, cuya energía es almacenada en los fotosintatos luego de un complejo proceso, es una medida muy útil para determinar la productividad de las plantas cultivadas ⁽¹²⁾. No obstante, la incorporación de la calidad de la luz a las mediciones de su eficiencia ha demostrado que mejora la agudeza de los modelos con los que se pretende expresar o predecir la productividad de los ecosistemas ⁽¹³⁾.

Las plantas poseen diferentes tipos de fotorreceptores que les son útiles para relacionarse con las variables de la oferta ambiental y la captación de la luz les facilita el control de todos los procesos involucrados en el desarrollo y en la conservación de la homeostasis. Estos fotorreceptores son de diversos tipos y capturan la radiación en diferentes rangos del espectro. Algunos de ellos capturan la luz en el rango del UV-B, mientras que los criptocromos y las fototropinas reciben la luz en las franjas del UV-A y el azul ⁽¹⁴⁾. Las clorofilas, por su parte, absorben la radiación en las franjas del azul y el rojo y, los carotenos capturan los colores verde y amarillo ^(15,16) y los fitocromos absorben en las franjas del rojo y el infrarrojo ⁽⁹⁾. La acción conjunta de estos pigmentos en cuanto a sus rangos de absorción induce en las plantas las respuestas fotomorfogénicas; no obstante, entre estos grupos de fotorreceptores los fitocromos y los criptocromos son los más estudiados en relación con la fotomorfogénesis en vegetales ⁽¹⁷⁻¹⁹⁾.

La calidad de la radiación solar, medida en términos del color de la luz captada por las plantas, podría convertirse en una herramienta muy útil en el manejo de las plantas cultivadas para lograr un aumento en la cantidad o en la calidad del producto cosechado ⁽²⁰⁾. El crecimiento y el desarrollo de un vegetal están influenciados, entre otros factores, por la intensidad y la calidad de la luz captada por los órganos que realizan la fotosíntesis. Cuando se generan cambios en la calidad o en la intensidad de la radiación incidente, se producen modificaciones en la planta que afectan su anatomía y fisiología, así como su crecimiento y desarrollo, fuertemente influenciados por la calidad de la luz en términos del color o la longitud de onda que llega a la superficie de las hojas ^(21,22). Se ha encontrado que la calidad de la luz afecta la tasa fotosintética, la eficiencia cuántica para la asimilación del CO₂ y la máxima actividad de la fosfoenolpiruvato carboxilasa ⁽²³⁾. Un ejemplo de ellos es que, estos valores fueron significativamente inferiores en plantas de *Zea mays* L. (maíz) y *Miscanthus giganteus* (eulalia) al ser expuestas a la luz azul, en comparación con los valores obtenidos cuando las plantas se expusieron a la luz blanca, roja y verde, por lo que se concluyó que la

calidad de la luz afectó la tasa de asimilación de CO₂ en estas plantas, pero no la eficiencia del mecanismo de concentración del CO₂ ⁽²³⁾.

El uso de coberturas en la propagación y producción de especies de interés agrícola es una práctica que despierta cada vez más el interés de muchos investigadores de las ciencias agrarias. Las modificaciones del ambiente lumínico en el cual la planta lleva a cabo su crecimiento y desarrollo, inducen en el vegetal varias respuestas morfogénicas que, por un lado, contrarrestan las condiciones adversas y, por otro, promueven respuestas fisiológicas que mejoran su funcionamiento y aumentan la cantidad y la calidad del producto cosechado ⁽²⁰⁻²⁴⁾.

A pesar de los muchos estudios orientados a determinar y esclarecer los efectos de la luz y su influencia sobre el crecimiento y el desarrollo de los vegetales, los resultados relativos a las diferentes respuestas de las plantas a estímulos mediados por cambios en el ambiente lumínico han sido contradictorios y en ocasiones, poco consistentes, dado que las variables que componen la oferta ambiental son numerosas y en muchos casos, estas respuestas dependen de la capacidad de la planta misma para reaccionar a los cambios en su entorno. Las plantas poseen diferentes tipos de fotorreceptores, cada uno con una función definida por la longitud de onda que incide sobre la hoja ⁽²⁵⁻²⁷⁾.

Del mismo modo, la eficiencia con que cada fotorreceptor es capaz de captar determinado color de luz puede medirse, indirectamente, mediante diversas metodologías. El crecimiento vegetal es uno de estos recursos y para medirlo se cuenta con variables como el peso seco, el área foliar y los índices de crecimiento ⁽²⁸⁾.

La luz como factor de crecimiento

La participación de la luz en el crecimiento de las plantas es compleja. Las características de la luz cambian con la longitud de onda. Hay ondas electromagnéticas perjudiciales, como los rayos cósmicos y los gamma, que pueden lesionar a los organismos vivos. Sin embargo, los seres vivos pueden utilizar la mayoría del espectro electromagnético que incide sobre la superficie de la tierra, en particular la parte visible de este espectro, que llamamos “luz”. En general, se sabe que la luz visible tiene aproximadamente la misma longitud de onda que la radiación fotosintética activa ⁽²⁹⁾.

La luz tiene dos funciones importantes en el crecimiento de las plantas: como fuente de energía para la fotosíntesis, pues sin su participación las plantas superiores no pueden crecer y como un estímulo, por ejemplo, para el control del crecimiento de las plantas, o para regular el momento de la floración o la morfogénesis ^(30,31).

Por lo tanto, el crecimiento de las plantas y su desarrollo a veces se alteran como respuesta a los cambios en el color de la luz irradiada ⁽¹⁰⁾. Por otro lado, debido a la gran variación de las condiciones de iluminación natural y a su carácter sésil, las plantas se ven obligadas a aclimatarse a nivel celular y molecular ante los cambios en la oferta ambiental. Los cambios en la intensidad o en la calidad de la luz inducen alteraciones en los estados de oxidación y reducción (redox) de la cadena transportadora de electrones para la fotosíntesis, que actúa como inicio de las respuestas de aclimatación compensatorias, incluidos los ajustes funcionales y estructurales de la fotosíntesis y el metabolismo ^(32,33).

La calidad de la luz y su influencia sobre el crecimiento vegetal

Los filtros foto-selectivos garantizan a la planta ambientes controlados con un determinado porcentaje de opacidad (disminución de la radiación directa), el cual depende del color y de la naturaleza del material de la cobertura y causan modificaciones con respecto a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) disponible para la planta ^(27,34).

La luz influye igualmente en el peso seco total de la planta. Las plantas de diversos cultivos de interés agrícola presentan diferencias significativas en la producción de biomasa cuando son afectadas por la calidad de la luz. Las longitudes de onda entre 400 y 550 nm, que corresponden al rango azul-verde, han inducido una disminución en el peso seco total de la planta en algunos cultivos como el de fresa ⁽³⁵⁾, remolacha ⁽³⁶⁾ y brócoli ⁽³⁴⁾; sin embargo, también encontraron que en plantas de cala (*Anthurium nymphaefolium* C. Koch) ⁽³⁷⁾, el color verde (500-550 nm) favorecía la acumulación de materia seca. Se encontró que la luz de diodo emisor de luz de color azul aumentaba el peso seco total de la planta en tomates cherry. La fotosíntesis y el crecimiento de estas plantas de tomate bajo la influencia de la luz azul, fue superior en comparación con las plantas de control ⁽³⁸⁾.

Según los mismos autores, este resultado podría explicarse con los hallazgos de ⁽³⁹⁾, quienes afirman que la luz azul se convierte en un estímulo para inducir respuestas de aclimatación

en las plantas, encaminadas a la distribución de energía en el foto-sistema II (FSII) y a su vez, tiene que ver con la asimilación del CO₂ en condiciones de alta irradiación.

En estudios llevados a cabo ⁽³⁵⁾, las plantas de fresa presentaron un incremento en el peso seco total de la planta cuando crecieron bajo un filtro foto selectivo de color rojo, en comparación con los filtros de colores azul, verde y amarillo. Algunos autores ⁽⁴⁰⁾ encontraron que al exponer la microalga *Chlorella vulgaris* (clorera) a luces monocromáticas de colores amarillo, rojo y blanco, la biomasa total acumulada se incrementó en comparación con las micro-algas expuestas a luces de colores azul, verde y púrpura. Del mismo modo, también se encontró que 35 días después de la siembra, las plantas de cebolleta (*Cyperus rotundus* L.) presentaron un aumento en la masa seca total al crecer expuestas a un filtro de papel celofán de color rojo en comparación con los filtros de colores verde y blanco ⁽⁴¹⁾.

La relación Fv/Fm (relación entre fluorescencia variable y máxima), o eficiencia cuántica máxima del FSII, disminuyó significativamente en las hojas de las plantas que crecieron bajo filtros foto-selectivos de colores amarillo y transparente comparadas con las plantas expuestas a coberturas de colores azul, verde y roja. Este resultado se debió al aumento de la fluorescencia inicial (F0) causado por una elevada reducción del primer receptor de electrones. Lo anterior mencionado influyó directamente en una variación en la tasa de transporte de electrones que modificó el rendimiento fotosintético del vegetal, mientras que los altos valores de esta misma variable en las coberturas de colores azul, verde y rojo se relacionaron con la eficiencia de los mecanismos foto-protectores de la planta que se encargan de modular la probabilidad de los daños ocasionados por la luz ⁽³⁶⁾. Por otro lado, encontraron que en *Brassica napus* L. un valor bajo de la relación entre el rojo y el rojo lejano reducía no solo el valor del coeficiente Fv/Fm, sino también los contenidos de las clorofilas a y b y de los carotenos ⁽⁴²⁾.

Estos hallazgos demuestran que la exposición de las plantas a diferentes ambientes lumínicos mediada ya sea por filtros foto-selectivos o por fuentes de luz adicional, modifica el rendimiento fotoquímico de los vegetales y su eficiencia fotosintética, lo que incide directamente en la síntesis de fotoasimilados y en el peso seco total de la planta.

Cuando el ambiente lumínico sufre modificaciones las plantas utilizan diversas estrategias para contrarrestar algunas condiciones que pueden considerarse adversas dependiendo del

estado fisiológico del vegetal. En el caso de las coberturas de colores rojo, azul y verde, la expansión del área foliar podría estar relacionada con el porcentaje de opacidad en cada uno de los filtros. En estudios realizados en el cultivo de la fresa, la mayor área foliar la presentaron las plantas que crecieron bajo la cobertura de color rojo, con una opacidad cercana a 71 %; sin embargo, en ese mismo experimento las plantas de fresa que crecieron bajo la cobertura verde, con un porcentaje de opacidad de 73,7 %, presentaron valores inferiores de área foliar ⁽³⁵⁾. Para el caso de las plantas de remolacha ⁽³⁶⁾ y brócoli ⁽³⁴⁾, los investigadores encontraron que los porcentajes de opacidad de los filtros foto-selectivos de color azul indujeron mayores valores de área foliar en comparación con los filtros de color rojo; sin embargo, la expansión del área foliar de las plantas que crecieron bajo la cobertura roja fue la más alta en comparación con las demás coberturas de colores y el control sin cobertura ^(34,36).

Competencia cultivo–arvenses

Las arvenses compiten con los cultivos por recursos como la luz, el agua, los nutrientes y el espacio ⁽⁴³⁾. La magnitud de la pérdida de rendimiento del cultivo depende del tiempo de emergencia de las mismas en relación con el cultivo, la densidad y las especies ^(2,3). A través del manejo de arvenses en sistemas integrales ⁽⁴⁴⁾, la base biológica de la competencia de estas se utiliza para tomar decisiones acerca del manejo de las mismas. Los sistemas MIM incluyen una multitud de técnicas de control de arvenses que incluyen métodos mecánicos, culturales y biológicos e incorporan fertilización, rotación, competencia, sucesión y manejo del suelo para reducir la presión de arvenses y mantener el rendimiento de los cultivos ^(44,45). Sistemas específicos de Manejo Integrado de Malezas (MIM) como el período crítico para el control de arvenses y los estudios de umbral de arvenses ha enfatizado la importancia del tiempo de emergencia de las mismas en relación con el cultivo para comprender las interacciones competitivas de estas ⁽⁴⁶⁾.

La competencia cultivo - arvenses también puede ocurrir en condiciones que no limiten los recursos ^(1,5,43). Una serie de eventos interrelacionados, que involucran tantos procesos dependientes o independientes de los diferentes recursos (señales luminosas y hormonales) pueden proporcionar una explicación sensata para este rápido inicio de la pérdida de rendimiento. La capacidad de los cultivos para detectar la presencia de arvenses vecinas

mediante alteraciones en la composición espectral de la luz (definida por la relación rojo a rojo lejano, es decir, R: RL) y luego responder a través de la respuesta de evitación de la sombra mediada por los fitocromos, puede jugar un papel importante en la determinación del inicio y el resultado de la competencia dependiente de los recursos. El papel de la calidad de la luz y la respuesta de evitación de la sombra en la competencia de arvenses y el desarrollo de los cultivos se mencionan a continuación con mayor detalle ⁽¹⁾.

La luz como vehículo de información: detección de las plantas en el medio ambiente

Dado que las plantas son organismos estáticos y fijos, incapaces de moverse, excepto durante los procesos reproductivos, dependen en gran medida de la percepción de su entorno para tomar decisiones sobre cómo crecer y reproducirse con éxito. Una de las variables que entregan información ambiental esencial a las plantas es la energía de la luz. Como recurso ambiental, la energía de la luz no solo es crucial para la creación de energía bioquímica mediante la fotosíntesis, sino que también es vital para el inicio de procesos fisiológicos que pueden alterar la morfología de las plantas. La competencia de las plantas por la luz puede, por lo tanto, cambiar la disponibilidad de los recursos o redirigir el crecimiento de la planta de forma que se modifique la capacidad de obtener los recursos necesarios para apoyar el crecimiento ⁽⁴⁷⁾.

Dentro de la atmósfera, la energía de la luz consiste tanto en la radiación directa del sol como en la radiación difusa dispersada desde la atmósfera ⁽⁴⁸⁾. Independientemente de estas distinciones, la energía de la luz en sí misma se puede definir como cantidad de luz o calidad de luz. La cantidad de luz se refiere a la cantidad de fotones incidentes en una superficie o la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) dentro del rango espectral de 400 a 700 nm ⁽⁴⁹⁾. La cantidad de luz recibida por la planta depende de la elevación solar (hora del día y el año), la latitud y la nubosidad, así como la densidad de la planta del entorno circundante ⁽⁶⁾.

La calidad de la luz se refiere a la distribución espectral de la luz incidente dentro del rango de 400 a 700 nm. La relación entre rojo (600-700 nm) y luz roja lejana (700-800 nm), relación R: RL ⁽⁵⁰⁾ es un indicador estable del entorno de calidad de luz en comparación con la DFFF entrante. Esto se debe a que la relación R:RL está fuertemente influenciada por la

densidad del dosel circundante, pero se ve menos afectada por la elevación solar y la nubosidad ⁽⁴⁹⁾. La elevación solar influirá en la relación R:RL debajo de un dosel cuando el sol proporcione radiación directa suficiente en la luz lejana para disminuir la relación R:RL a tan solo 0.2 ⁽⁵⁰⁾. De lo contrario, la relación R:RL permanece relativamente alta (entre ángulos solares de + 15° y 80°) y es aproximadamente de $1,15 \pm 0,02$ en días claros y nublados ⁽⁴⁹⁾. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) (radiación requerida para impulsar la fotosíntesis) está disponible para las plantas entre los rangos espectrales de 400-700 nm. Por lo tanto, las hojas verdes absorberán aproximadamente el 90 % de la luz violeta y roja de la RFA y reflejarán y transmitirán aproximadamente el 30 % de la luz verde y el 90 % de la luz roja lejana ⁽⁵¹⁾. Debido a esta absorción selectiva de la luz violeta y roja, las plantas transmitirán y reflejarán la luz que tiene una mayor proporción de luz roja lejana ^(51,52).

La detección de la relación R:RL por las plantas es percibida por el fitocromo, uno de los cuatro fotorreceptores, criptocromos, fototrofinas y los fotorreceptores ultravioletas B no identificados (UVB) capaces de controlar los cambios en el espectro de luz dentro del ambiente ⁽⁵³⁾. Los fitocromos son pigmentos fotocromáticos que existen en dos formas: P, (forma inactiva) que absorbe óptimamente alrededor de 665 nm y Prr (forma activa) que absorbe a 730 nm ⁽⁵³⁻⁵⁵⁾. La estructura del fitocromo consiste en una cromoproteína cimerica con dos dominios estructurales por dímero, un terminal amino y un terminal carboxilo ⁽⁵⁵⁾. Cada dímero contiene una fitocromobilina tetrapirrol lineal cromófora sensible a la luz que se une covalentemente a la apoproteína fitocromo a través de un residuo de cisteína en el terminal amino ^(53,55). Dado que los espectros de absorción se superponen entre 600 y 700 nm, P, y Prr permiten que el cromóforo de cuatro anillos se modifique conformacionalmente, reorganizando la estructura de la apoproteína ^(54,55).

El fitocromo permanece en la forma Pr inactiva hasta que los fotones rojos se absorben, lo que permite un cambio conformacional a la forma Prr, cuando los fotones de color rojo lejano se absorben preferencialmente. Cuando la forma Prr absorbe la luz roja lejana, se convierte de nuevo al Pr. La relación entre la forma Prr y el fitocromo total (Ptotal) se conoce como el equilibrio fitocromo ⁽⁵⁶⁾. En condiciones de alta luz roja, el fitocromo se convierte principalmente en Prr con el equilibrio del fitocromo en torno a $0,54 \pm 0,01$ ⁽⁵⁷⁾. El equilibrio del fitocromo es sensible a pequeños incrementos en la relación R:RL. Con una

relación R:RL creciente entre 0.02 y 1.61, el equilibrio del fitocromo puede aumentar posteriormente de 0,09 a 0,65 ⁽⁵⁷⁾.

Cada órgano de la planta mostrará distintas respuestas de desarrollo a la luz, aunque dependen de los mismos fotorreceptores. El fitocromo permanece en el citosol, regulando tanto los equilibrios celulares e iónicos dentro del citoplasma que modula el crecimiento de la extensión y la expresión seleccionada de genes diana. Mediante la regulación de la expresión genética, se ha considerado que los fitocromos actúan como quinasas que conducen la cascada de varios procesos bioquímicos o a través de interacciones mediadas con factores de transcripción que dirigen la transducción de señales hacia la expresión génica ⁽⁵⁵⁾.

La señalización fitocromática también puede ser iniciada por las hormonas auxinas, etileno, ácido giberélico, la ruta de brasinoesteroides y las citoquininas. Se ha demostrado que el fitocromo media en la fosforilación de genes SY2 regulados por auxinas, que codifican genes de AIA (ácido indólico) y otras proteínas relacionadas ⁽⁵⁸⁾. La auxina es necesaria para muchos procesos en las plantas, incluido el alargamiento y el desarrollo de las raíces, el mantenimiento de meristemos y la senescencia, así como la división y diferenciación celular a nivel celular. La respuesta de elongación de las plántulas de *Arabidopsis* a una baja relación R:RL ha demostrado ser dependiente de las auxinas ⁽⁵⁹⁾. Se plantea que la elongación depende de la localización de la síntesis de auxina en las células de los brotes e hipocótilos que se transporta desde la raíz en los ambientes de sombra ⁽⁵⁸⁾. Por otra parte, la redistribución de la auxina retrasa el desarrollo de la raíz ya que un entorno con una relación R:RL alta estimula la localización de la auxina en la raíz, lo que se ha correlacionado con aumentos en la longitud de la raíz ⁽⁵⁸⁾.

La producción de hormonas de etileno también aumentará durante la baja intensidad de la luz y en un entorno de baja relación R:RL. Las líneas transgénicas insensibles al etileno del tabaco tienen una respuesta de elongación reducida y no logran reubicar las hojas en espacios con mucha luz en el dosel. Las respuestas de elongación inducidas por etileno han demostrado ser dependientes del ácido giberélico ⁽⁶⁰⁾.

La vía de los brasinoesteroides también activa la elongación del tallo en las plantas y participa en la distribución lateral de la señalización de la auxina en los hipocótilos ⁽⁶¹⁾. Otras hormonas, como las citoquininas, controlan la activación de la división celular, la

inhibición del crecimiento de la raíz, el dominio apical y la senescencia. Se ha demostrado que las aplicaciones de citoquininas exógenas restablecen la elongación hipocótilo deficiente en *Arabidopsis*, así como las respuestas fotomorfogénicas en *Pisum sativum* L. A partir de estos estudios varios factores (la señalización luminosa y hormonal) influyen en la transducción de señales y la expresión génica que regulan las respuestas morfogénicas de las plantas; y se ha demostrado que la transducción de señales descompone las proteínas dirigidas a la ubiquitinación, lo que dificulta distinguir entre los dos procesos de señalización ⁽⁵⁸⁾.

Evitación por sombra

Las interacciones entre las especies como una lucha para limitar los recursos de agua ligera y nutriente han sido a menudo el foco de los estudios de competencia ⁽⁴⁴⁾. Sin embargo, se ha propuesto que la teoría de la competencia está compuesta por factores que limitan los recursos (competencia directa) y que no los restringen (competencia indirecta) es decir, la calidad de la luz o factores de condición que no se consumen ⁽⁴⁷⁾. Si bien las pérdidas de rendimiento de la competencia de arvenses pueden deberse a recursos limitados, se ha sugerido que los efectos no limitantes de los recursos, incluidos los cambios hormonales y la señalización lumínica, pueden contribuir al inicio y al resultado de la competencia de limitación de recursos ⁽⁶²⁻⁶⁴⁾.

La señalización luminosa, específicamente la relación R:RL se ha considerado como un indicador preventivo de la competencia inminente por los recursos, específicamente la luz ⁽⁵²⁾. Este indicador da como resultado respuestas de evitación de la sombra que incluyen alargamiento del tallo y el pecíolo, supresión de la rama, floración acelerada y cambios en la distribución de biomasa. Si bien el término "evitación de la sombra" sugiere claramente que se evita la sombra, se ha documentado que estas respuestas también pueden ocurrir en condiciones de pleno sol ⁽⁵¹⁾.

La señal R:RL, la podemos ver como un componente integral de la competencia más que como un proceso separado que impulsa cambios tanto morfológicos como fisiológicos. Esta visión reubicaría la competencia que limita los recursos como una consecuencia más que como la causa inicial de la competencia ⁽⁴³⁾. Se considera la competencia como una serie de procesos fisiológicos complejos iniciados por señalización lumínica (la relación R:RL)

seguida de la expresión de respuestas de evitación de la sombra de modo que las alteraciones de la morfología y fenología de la planta pueden agravarse aún más bajo la competencia limitante ^(1,65)

El grado en que una planta puede expresar estas respuestas depende de su capacidad inherente para demostrar la plasticidad fenotípica ⁽⁶⁶⁾. Dado que las plantas son organismos estáticos, se ha supuesto que la plasticidad posee un valor adaptativo en la naturaleza, permitiendo el desarrollo de fenotipos adecuados para situaciones competitivas, en particular cuando la luz es limitante ^(4,6). Además, se espera que estas respuestas plásticas transmitan beneficios sustanciales a la aptitud ^(8,66).

En el entorno agronómico, estas respuestas de evitación de la sombra también se consideran beneficiosas ya que reducen las jerarquías de tamaño dentro de un dosel de cultivo ⁽⁷⁾. A medida que los individuos más pequeños aumentan de altura para que coincidan con individuos más altos en el dosel, una reducción en la competencia intraespecífica debería aumentar la productividad de las plantas ⁽⁴⁾, particularmente en ambientes de alta densidad ⁽⁸⁾.

La expresión de las respuestas de evitación de la sombra también puede producir fenotipos desadaptativos. Si un individuo no logra crecer más alto que sus vecinos, los recursos gastados en la producción del tallo nunca se recuperan, ya que la interceptación de la luz permanece baja ^(4,8).

Por lo que, si las respuestas plásticas no se equilibran con la mayor captura de recursos, pueden ocurrir costos reproductivos (definidos como el número y peso de la descendencia producida). Sugiriendo que los costos reproductivos pueden ser el resultado de los costos morfológicos y fenológicos (es decir, las reducciones en la acumulación de biomasa y la tasa de desarrollo de la planta) ⁽⁸⁾.

Para la soja, se considera que posee plasticidad tanto vegetativa como reproductiva ⁽⁶⁷⁾. La respuesta adaptativa de esta plasticidad fenotípica en la soja ha sido reportada en numerosos estudios que incluyen la densidad de siembra ^(68,69), la emergencia de plántulas ⁽⁷⁰⁾ densidad de siembra ⁽⁶⁷⁾ y el espaciado entre filas ⁽⁶⁹⁾. La capacidad de la soja para expresar la plasticidad fenotípica se ha atribuido a su patrón de crecimiento indeterminado, ramificación variable y potencial de sumidero de semillas ⁽⁵¹⁾. Como resultado, se considera

que la soja es más plástica que otras especies de cultivos determinadas, como el maíz y el girasol ⁽⁶⁷⁾.

Las prácticas agronómicas de la producción de soja están diseñadas para optimizar la uniformidad de la planta (reducir la plasticidad) dentro de la plataforma de cultivo. La presencia de arvenses que emergen temprano y la subsiguiente señalización lumínica entre la arvense y el cultivo pueden alterar esta uniformidad desencadenando las respuestas fenotípicas que siguen a la evitación de la sombra. Sin embargo, cuando estas mismas arvenses se controlan con herbicidas de post-emergencia, este fenotipo puede ser desadaptativo para el nuevo entorno. Se desconoce el impacto de estos fenotipos desadaptativos en el rendimiento de la soja. Se plantea la hipótesis de que la baja proporción de R:RL desencadenaría respuestas típicas de evitación de la sombra en la soja y que el fenotipo posterior daría lugar a costos reproductivos en condiciones sin limitación de recursos ⁽⁶⁸⁾.

La combinación de las alteraciones fisiológicas y morfológicas realizadas por la fotoconversión del fitocromo se considera una demostración de plasticidad fenotípica, que es la expresión de diversos fenotipos que surgen de un genotipo en respuesta a un entorno cambiante ⁽⁸⁾. La respuesta de evitación de la sombra es el ejemplo más conocido de plasticidad fenotípica y se inicia tanto con DFFF de baja recepción (sombra) como en entornos de baja relación R:RL ⁽⁵²⁾.

Estudios realizados demostraron que la percepción de R:RL por el fitocromo, permiten la detección de plantas vecinas antes de que comience el sombreado real ⁽⁴⁾. Las plantas responden a ambas reducciones en la cantidad y calidad de la luz a través de la expresión de la evitación de la sombra y un conjunto de respuestas que permite la redistribución de los asimilados hacia el alargamiento del tallo ⁽⁵²⁾.

La respuesta de elongación se propone para garantizar el éxito competitivo de una planta cuando la disponibilidad de luz disminuye ⁽⁴⁾. Otras respuestas para evitar la sombra incluyen una mayor dominancia apical, floración acelerada y cambios en la distribución de la biomasa y del área foliar. Se plantea que las plantas iniciarán el alargamiento del tallo después de detectar un cambio en la relación R:RL de la luz, que permitirá con éxito el reposicionamiento de las hojas en las regiones con mucha luz del dosel. Las plantas

probablemente provocan dominancia apical simultáneamente, para evitar la superposición de ramas dentro del dosel ⁽⁵⁵⁾.

Cuando la elongación y supresión de la rama no tienen éxito, las otras respuestas como la floración acelerada y la producción temprana de semillas se iniciarán para aumentar la probabilidad de supervivencia ⁽⁵⁵⁾. Si bien la redistribución de materia seca hacia brotes y pecíolos puede ser a expensas de la expansión del área de las raíces y las hojas, se ha sugerido que estas respuestas son evolutivamente adaptativas y críticas para la supervivencia de las plantas, permitiendo a las plantas superar a sus competidores ⁽⁴⁾.

Hay varios aspectos del crecimiento vegetativo que están influenciados por respuestas mediadas por fitocromo. Los aumentos en la altura y las longitudes son las respuestas de evitación de la sombra más común informada en todas las especies de plantas y se han relacionado con una depresión en el equilibrio de Prr y Ptotal. Un ejemplo de lo mencionado es el caso de las plántulas de soya que tenían una mayor longitud cuando se cultivaban sobre superficies rojas y negras del suelo que reflejaban una baja relación R:RL ⁽⁵¹⁾.

De manera similar, con una reducción en la relación R:RL por espejos que simulaban la reflexión de las plantas y el alargamiento aumentó en el interior de *Sinapsis alba* L. (mostaza blanca), *Datura ferox* L. (chamico) y *Chenopodium album* L. (cenizo blanco) ⁽⁴⁾. Se ha demostrado que estos cambios observados en la altura de la planta dependen del hábitat de la especie, así como del sitio de percepción de la relación cambiante R:RL.; por ejemplo, las especies que se encuentran en tierras abiertas y cultivables, como los cuartos de corderos comunes, son más susceptibles a los cambios en la relación R:RL que las especies que se encuentran en entornos boscosos cerrados ⁽⁵⁶⁾. Además, se ha encontrado variación genética en la expresión fenotípica de la evitación de la sombra en poblaciones naturales de *Impatiens capensis* (madama) que evolucionan en sitios abiertos soleados frente a sitios cerrados de bosque ⁽⁷¹⁾. La disminución de la capacidad de respuesta de las especies de la madera a la luz roja puede evitar la asignación inútil de recursos ya que nunca se lograría el rebasamiento de las especies vecinas bajo estas condiciones ambientales ⁽⁵⁶⁾.

Donde las plantas reciben sus señales ambientales tienen un impacto en la magnitud de las respuestas morfológicas que acompañan a la evitación de la sombra. Se demostró que las

hojas primarias perciben cambios en la relación R:RL. En este estudio, las plántulas de mostaza blanca que recibieron una irradiación localizada de rojo lejano en el tallo aumentaron su tasa de extensión del tallo después de 10-15 minutos, mientras que la irradiación en la hoja, inició el alargamiento del tallo después de un retraso de 3-4 horas. Además, cuando se incrementó la luz roja en cualquiera de estos tratamientos, la tasa de elongación del tallo disminuyó ⁽⁷²⁾.

Después del inicio del alargamiento del tallo, la baja relación R:RL puede alterar la producción del área foliar de la planta y la tasa de aparición de la hoja. En respuesta a una relación R:RL decreciente, *Trifolium repens* L. (trébol blanco) aumentó la producción del área foliar ⁽⁷³⁾. Por el contrario, el área de la hoja se redujo en las semillas de soja cultivadas en un entorno de relación R:RL bajo reflejado desde la hilera adyacente de soja ⁽⁵¹⁾. El área foliar también se redujo en las plántulas de tabaco irradiadas con rojo lejano en comparación con las plántulas irradiadas con luz roja. La reducción en la tasa de aparición de las hojas ha sido menos documentada en todas las especies después de la expresión de la evitación de la sombra ⁽⁷⁴⁾.

La distribución de la biomasa vegetal también puede alterarse en respuesta a una baja relación R:RL. Se observó un aumento en la biomasa de brotes de soja en relación con la biomasa de la raíz (relación brote/raíz) después de recibir un pulso de luz roja lejana al final del día ⁽⁵¹⁾. Una baja relación R:RL de la luz reflejada hacia arriba redujo los pesos del tallo y la raíz y el tamaño de las raíces laterales de la soja cultivada sobre paneles de suelo rojo y negro ⁽⁷⁴⁾. La relación hoja: peso seco del tallo de las plántulas de mostaza blanca se redujo en un 10 % cuando se cultivaba en la proximidad de una cerca de pasto verde contra hierba amarilla ⁽⁴⁾. Al contrario de estos estudios, otros autores encontraron que tanto el peso del tallo como la biomasa total de la planta de las plántulas de tabaco aumentaron cuando se expusieron a una señal de luz roja lejana al final del día ⁽⁷⁴⁾.

Se ha demostrado que una baja relación R:RL afecta el contenido de clorofila, la fotosíntesis y la estructura foliar en las plantas, dependiendo del nivel de irradiación entrante. Algunos investigadores ⁽⁷³⁾ encontraron que disminuir el índice R:RL solo era suficiente para reducir el contenido total de clorofila en hojas de trébol blanco mientras que proporcionaban una baja relación R:R L ($100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{seg.}$) de irradiancia entrante, podía reducir la tasa de asimilación de CO_2 , la conductancia estomática, la eficiencia FSII y la

actividad RuBisCo además de reducciones en el contenido de clorofila. En ausencia de sombra, los efectos de una baja relación R:RL de luz reflejada hacia arriba desde superficies pintadas fueron suficientes para aumentar la proporción de clorofila las concentraciones a: b y LHC-11 en *Gossypium hirsutum* L. (algodón) cultivadas en el campo y plantas de soja cultivadas en interior ⁽⁴⁾. Se encontró un efecto similar cuando las plántulas de tabaco recibieron luz roja, lo que aumentó la proporción de clorofila a: b y clorofila total por gramo de hoja lamina ⁽⁷⁴⁾.

Se pueden esperar cambios en la proporción de clorofila a: b en plántulas después de la irradiación con luz roja lejana Debido a que la clorofila b absorbe solo la luz violeta y roja y no la luz roja lejana. De forma similar, debido a que la radiación que alcanza complejos de LHC-11 alcanza un máximo de aproximadamente 700 nm, también podría esperarse un cambio en las proporciones relativas de las concentraciones de LHC-11 frente a LHC-I en condiciones de luz roja lejana. El cambio general en el contenido de clorofila no se entiende bien y se propone que sea positivo ⁽⁴⁾ y negativamente ⁽⁵⁶⁾ se correlaciona con la evitación de la sombra y, presumiblemente, variará entre especies y entornos.

Las respuestas de evitación de la sombra mediadas por fitocromo se expresan en una amplia gama de cultivos y son más frecuentes cuando los cultivos se cultivan a altas densidades ⁽⁵⁵⁾. Es importante destacar que el sombreado entre las plántulas puede ser raro en los campos cultivados a pesar de ser plantado en altas densidades ⁽⁶⁵⁾. En condiciones no limitativas de recursos (sin sombreado), las plántulas de maíz cultivadas en presencia de arvenses (refleja una baja relación R:RL) aumentaron en la altura, el área foliar y la relación brote: raíz ⁽⁶⁵⁾. En este estudio, se descubrió además que las plántulas de maíz reorientaban sus hojas alejándolas de las arvenses en previsión de futuras limitaciones de luz. En un estudio similar, las reducciones en la relación R:RL provocaron una respuesta de evitación de la sombra (aumentó la altura y se redujo la relación brote: raíz) en la etapa de crecimiento de 4 a 8 hojas en el maíz ⁽¹⁾. Cuando las plántulas de maíz estuvieron expuestas a una baja relación R:RL reflejada por un competidor de arvense sustitutivo, se observó un aumento en la altura de la planta y una reducción en la relación raíz: brote en la emergencia, seguidas por una reducción en la tasa de aparición de la hoja y producción de biomasa y área foliar ⁽⁶³⁾.

Se ha sugerido que las respuestas de evitación de la sombra transmiten beneficios sustanciales de aptitud al adelantarse a recursos limitantes futuros en entornos naturales ⁽⁸⁾. Dentro de un entorno agronómico, se propone que los esfuerzos reproductivos de las plantas individuales y la dinámica del tamaño del dosel, la tasa de crecimiento del dosel y el rendimiento dependen del tiempo y la precisión de las respuestas de evitación de la sombra ⁽⁵⁵⁾. Un ejemplo es que las plantas vecinas más altas pueden suprimir rápidamente a los individuos mediante una competencia asimétrica si los individuos retrasados no son capaces de demostrar respuestas de evitación de la sombra ⁽⁵⁵⁾. Por lo tanto, dentro de un monocultivo, las respuestas de evitación de sombra se han considerado una fuerza estabilizadora de los beneficios, donde los individuos más pequeños pueden aumentar su estatura para reducir la formación de jerarquías de tamaño ^(62,67). No se comprende bien si los beneficios de expresar respuestas de evitación de la sombra se alteran en situaciones de competencia interespecífica de arvenses. Además, la expresión de la evitación de la sombra en cultivos de ambientes agrícolas puede resultar en costos fenotípicos (reducciones en el crecimiento de raíces, hojas o frutos) si no hay beneficios netos para el gasto de energía usado durante el alargamiento inicial ⁽⁸⁾.

Varios estudios han discutido los costos asociados con la expresión de la evitación de la sombra ⁽⁷¹⁾. Los fenotipos desadaptativos pueden ser el resultado de una señal ambiental que no es confiable o cuando los cambios ambientales ocurren repentinamente ⁽⁷⁵⁾. Se descubrió que la elongación de *Ranunculus repens* L. en respuesta a la competencia de plantas era beneficiosa en ambientes abiertos, pero la planta presentaba dificultades cuando había problemas de inundación ⁽⁷⁶⁾. En estos ejemplos, una planta puede ser incapaz de asumir un fenotipo apropiado cuando el entorno está cambiando rápidamente de modo que sufre un daño antes de que se adapte completamente (situaciones de estrés). Las plantas que han expresado una respuesta temprana de evitación de la sombra también pueden verse limitadas fenotípicamente en etapas posteriores de crecimiento ^(75,76).

Las plántulas de *Abutilon theophrasti* Medie. mostraron evitación de la sombra en respuesta a una baja relación R:RL y fueron menos receptivas cuando se expusieron a un segundo tratamiento de R:RL bajo en comparación con plántulas que no habían experimentado una respuesta de evitación de sombra inicial. Estos estudios sugieren que las respuestas de evitación de la sombra expresadas durante las primeras etapas de desarrollo del cultivo

pueden evitar los ajustes fenotípicos durante el estrés abiótico posterior y la competencia que limita los recursos ⁽⁷⁶⁾.

CONCLUSIONES

Por todo lo explicado anteriormente, se hace necesario seguir proporcionando investigaciones, que demuestren la importancia de la calidad de la luz en los cultivos específicamente en la proporción entre el rojo y el rojo lejano (R:RL), que es un componente fundamental que influye en la sombra entre plantas vecinas y en la mayoría de los campos cultivados son las plantas arvenses que además, interfieren en los cultivos económicos estableciendo una marcada competencia con ellos por la luz, el agua, los nutrientes, el CO₂ y el espacio físico, o por la producción de sustancias nocivas para el cultivo. Por lo que la detección temprana de plantas vecinas puede ser un mecanismo importante para el manejo de plantas arvenses para evitar la competencia entre el factor luz y las plantas cultivables.

BIBLIOGRAFÍA

1. Liu JG, Mahoney KJ, Sikkema PH, Swanton CJ. The importance of light quality in crop–weed competition. *Weed Research*. 2008;49(2):217–24.
2. Blanco Valdés Y, Leyva Galán Á. Determinación del período crítico de competencia de las arvenses con el cultivo del fríjol (*Phaseolus vulgaris*, L). *Cultivos Tropicales*. 2011;32(2):143–53.
3. Blanco Valdés Y, Leyva Galán Á, Castro Lizazo I. Determinación del período crítico de competencia de arvenses en el cultivo del maíz (*Zea mays*, L.). *Cultivos Tropicales*. 2014;35(3):62–9.
4. Ballaré CL, Scopel AL, Sánchez RA. Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant, Cell & Environment*. 1991;14(1):57–65.
5. Page ER, Tollenaar M, Lee EA, Lukens L, Swanton CJ. Does the shade avoidance response contribute to the critical period for weed control in maize (*Zea mays*)? *Weed Research*. 2009;49(6):563–71.

6. Casal JJ, Smith H. The function, action and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. *Plant, Cell & Environment*. 1989;12(9):855–62.
7. Ballaré CL, Casal JJ. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research*. 2000;67(2):149–60.
8. Schmitt J, Stinchcombe JR, Heschel MS, Huber H. The adaptive evolution of plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses. *Integrative and Comparative Biology*. 2003;43(3):459–69.
9. Anders K, Essen L-O. The family of phytochrome-like photoreceptors: diverse, complex and multi-colored, but very useful. *Current Opinion in Structural Biology*. 2015;35:7–16.
10. Nguy-Robertson A, Suyker A, Xiao X. Modeling gross primary production of maize and soybean croplands using light quality, temperature, water stress, and phenology. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2015;213:160–72.
11. Lazo JV, Ascencio J. Efecto de diferentes calidades de luz sobre el crecimiento de *Cyperus rotundus*. *Bioagro*. 2010;22(2):153–8.
12. Monteith JL. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of applied ecology*. 1972;9(3):747–66.
13. Suyker AE, Verma SB. Gross primary production and ecosystem respiration of irrigated and rainfed maize–soybean cropping systems over 8 years. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2012;165:12–24.
14. Štroch M, Materová Z, Vrábl D, Karlický V, Šigut L, Nezval J, et al. Protective effect of UV-A radiation during acclimation of the photosynthetic apparatus to UV-B treatment. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015;96:90–6.
15. Kendrick RE, Weller JL. Phytochrome and other photoreceptors. In: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. Elsevier/Academic Press; 2003. p. 1063–9.
16. Esteban R, Moran JF, Becerril JM, García-Plazaola JI. Versatility of carotenoids: an integrated view on diversity, evolution, functional roles and environmental interactions. *Environmental and Experimental Botany*. 2015;119:63–75.
17. Yeom M, Kim H, Lim J, Shin A-Y, Hong S, Kim J-I, et al. How do phytochromes transmit the light quality information to the circadian clock in *Arabidopsis*? *Molecular plant*. 2014;7(11):1701–4.

18. Zhang Z, Ji R, Li H, Zhao T, Liu J, Lin C, et al. CONSTANS-LIKE 7 (COL7) is involved in phytochrome B (phyB)-mediated light-quality regulation of auxin homeostasis. *Molecular plant*. 2014;7(9):1429–40.
19. OuYang F, Mao J-F, Wang J, Zhang S, Li Y. Transcriptome analysis reveals that red and blue light regulate growth and phytohormone metabolism in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *PloS one*. 2015;10(8):1–19.
20. Casierra-Posada F, Peña-Olmos JE, Zapata-Casierra E. Pigment content in strawberry leaves (*Fragaria* sp.) exposed to different light quality. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica*. 2014;17(1):87–94.
21. Johkan M, Shoji K, Goto F, Hashida S, Yoshihara T. Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience*. 2010;45(12):1809–14.
22. Takahashi H, Yamada H, Yoshida C, Imamura T. Modification of light quality improves the growth and medicinal quality of clonal plantlets derived from the herbal plant *Gentiana*. *Plant Biotechnology*. 2012;29:315–8.
23. Sun WEI, Ubierna N, MA J-Y, Cousins AB. The influence of light quality on C4 photosynthesis under steady-state conditions in *Zea mays* and *Miscanthus × giganteus*: changes in rates of photosynthesis but not the efficiency of the CO2 concentrating mechanism. *Plant, Cell & Environment*. 2012;35(5):982–93.
24. Cope KR, Bugbee B. Spectral effects of three types of white light-emitting diodes on plant growth and development: absolute versus relative amounts of blue light. *HortScience*. 2013;48(4):504–9.
25. Mathews S. Evolutionary studies illuminate the structural-functional model of plant phytochromes. *The Plant Cell*. 2010;22(1):4–16.
26. Strasser B, Sánchez-Lamas M, Yanovsky MJ, Casal JJ, Cerdán PD. *Arabidopsis thaliana* life without phytochromes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2010;107(10):4776–81.
27. Casierra-Posada F, Zapata-Casierra E, Chaparro-Chaparro DA. Growth analysis in chard plants (*Beta vulgaris* L. Cicla, cv. 'Pencas Blancas') exposed to different light quality. *Agronomía Colombiana*. 2014;32(2):205–12.

28. Castellanos MS, Abril MS, López CEÑ. Análisis de crecimiento y relación fuente-demanda de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*. 2010;63(1):5253–66.
29. Fukuda N. Advanced light control technologies in protected horticulture: A review of morphological and physiological responses in plants to light quality and its application. *Journal of Developments in Sustainable Agriculture*. 2013;8(1):32–40.
30. Momokawa N, Kadono Y, Kudoh H. Effects of light quality on leaf morphogenesis of a heterophyllous amphibious plant, *Rotala hippuris*. *Annals of botany*. 2011;108(7):1299–306.
31. Higuchi Y, Sumitomo K, Oda A, Shimizu H, Hisamatsu T. Day light quality affects the night-break response in the short-day plant chrysanthemum, suggesting differential phytochrome-mediated regulation of flowering. *Journal of plant physiology*. 2012;169(18):1789–96.
32. Dong C, Fu Y, Liu G, Liu H. Growth, photosynthetic characteristics, antioxidant capacity and biomass yield and quality of wheat (*Triticum aestivum* L.) exposed to LED light sources with different spectra combinations. *Journal of agronomy and crop science*. 2014;200(3):219–30.
33. Dietzel L, Gläßer C, Liebers M, Hiekel S, Courtois F, Czarnecki O, et al. Identification of early nuclear target genes of plastidial redox signals that trigger the long-term response of *Arabidopsis* to light quality shifts. *Molecular plant*. 2015;8(8):1237–52.
34. Casierra-Posada F, Rojas JF. Efecto de la exposición del semillero a coberturas de colores sobre el desarrollo y productividad del brócoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). *Agronomía Colombiana*. 2009;27(1):49–55.
35. Casierra-Posada F, Peña-Olmos JE, Ulrichs C. Basic growth analysis in strawberry plants (*Fragaria* sp.) exposed to different radiation environments. *Agronomía Colombiana*. 2012;30(1):25–33.
36. Casierra-Posada F, Pinto-Correa JR. Crecimiento de plantas de remolacha (*Beta vulgaris* L. var. Crosby Egipcia) bajo coberturas de color. *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*. 2011;64(2):6081–91.

37. Casierra Posada F, Nieto PJ, Ulrichs C. Crecimiento, producción y calidad de flores en calas (*Zantedeschia aethiopica* (L.) K. Spreng) expuestas a diferente calidad de luz. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica*. 2012;15(1):97–105.
38. Xiaoying L, Shirong G, Taotao C, Zhigang X, Tezuka T. Regulation of the growth and photosynthesis of cherry tomato seedlings by different light irradiations of light emitting diodes (LED). *African Journal of Biotechnology*. 2012;11(22):6169–77.
39. Matsuda R, Ohashi-Kaneko K, Fujiwara K, Kurata K. Effects of blue light deficiency on acclimation of light energy partitioning in PSII and CO₂ assimilation capacity to high irradiance in spinach leaves. *Plant and Cell Physiology*. 2008;49(4):664–70.
40. Hultberg M, Jönsson HL, Bergstrand K-J, Carlsson AS. Impact of light quality on biomass production and fatty acid content in the microalga *Chlorella vulgaris*. *Bioresource technology*. 2014;159:465–7.
41. Rodríguez N, Lazo JV. Efecto de la calidad de luz sobre el crecimiento del corocillo (*Cyperus rotundus* L.). *Revista científica UDO agrícola*. 2012;12(1):74–82.
42. Slauenwhite KLI, Qaderi MM. Single and interactive effects of temperature and light quality on four canola cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2013;199(4):286–98.
43. Rajcan I, Swanton CJ. Understanding maize–weed competition: resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Research*. 2001;71(2):139–50.
44. Swanton CJ, Weise SF. Integrated weed management: the rationale and approach. *Weed Technology*. 1991;5(3):648–56.
45. Swanton CJ, Chandler K, Shrestha A. Weed seed return as influenced by the critical weed-free period in corn (*Zea mays* L.). *Canadian journal of plant science*. 1999;79(1):165–7.
46. Van Acker RC, Swanton CJ, Weise SF. The critical period of weed control in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Weed Science*. 1993;41(2):194–200.
47. Harper JL. *Population biology of plants*. London UK: Academic Press. 1977;892.
48. Holmes MG, Smith H. The function of phytochrome in the natural environment—I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photochemistry and Photobiology*. 1977;25(6):533–8.

49. Holt SHA, Brand Miller JC, Petocz P, Farmakalidis E. A satiety index of common foods. *European journal of clinical nutrition*. 1995;49(9):675–90.
50. Holmes MG, Smith H. The function of phytochrome in the natural environment—II. The influence of vegetation canopies on the spectral energy distribution of natural daylight. *Photochemistry and Photobiology*. 1977;25(6):539–45.
51. Kasperbauer MJ. Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant physiology*. 1987;85(2):350–4.
52. Smith HA, Gorman JW, Koltin Y, Gorman JA. Functional expression of the *Candida albicans* β -tubulin gene in *Saccharomyces cerevisiae*. *Gene*. 1990;90(1):115–23.
53. Jiao Y, Lau OS, Deng XW. Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nature Reviews Genetics*. 2007;8(3):217–30.
54. Salisbury F, Ross C. *Plant physiology*. 4th Edition, Wadsworth Publishing Company, Beverly. [Internet]. 1991 [cited 28/11/2019]. Available from:
https://www.google.com/search?sxsrf=ACYBGNSdrEMJFdkwl19ONLE1wZfiypWrXA%3A1574950626888&source=hp&ei=4tbfXaHYM4TH5gLrzoPoBg&q=.+Salisbury+FB%2C+Ross+CW.+Plant+physiology.+4th+Edition%2C+Wadsworth+Publishing+Company%2C+Beverly&oq=.+Salisbury+FB%2C+Ross+CW.+Plant+physiology.+4th+Edition%2C+Wadsworth+Publishing+Company%2C+Beverly&gs_l=psy-ab.3...59168.59168..59568...3.0..0.94.94.1.....0....2j1..gws-wiz.....10..35i362i39.31QliAq5Jog&ved=0ahUKEwih0ZuljI3mAhWEo1kKHWvnAG0Q4dUDCAU&uact=5
55. Smith H. Phytochromes and light signal perception by plants—an emerging synthesis. *Nature*. 2000;407(6804):585–91.
56. Morgan DC, Smith H. Control of development in *Chenopodium album* L. By shadelight: the effect of light quantity (total fluence rate) and light quality (red. Far-red ratio). *New Phytologist*. 1981;88(2):239–48.
57. Smth H, Holmes MG. The function of phytochrome in the natural environment—III. Measurement and calculation of phytochrome photoequilibria. *Photochemistry and photobiology*. 1977;25(6):547–50.

58. Morelli G, Ruberti I. Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. *Plant physiology*. 2000;122(3):621–6.
59. Steindler C, Matteucci A, Sessa G, Weimar T, Ohgishi M, Aoyama T, et al. Shade avoidance responses are mediated by the ATHB-2 HD-zip protein, a negative regulator of gene expression. *Development*. 1999;125(19):4235–45.
60. Pierik R, Cuppens ML, Voeselek LA, Visser EJ. Interactions between ethylene and gibberellins in phytochrome-mediated shade avoidance responses in tobacco. *Plant Physiology*. 2004;136(2):2928–36.
61. De Grauwe L, Vandebussche F, Tietz O, Palme K, Van Der Straeten D. Auxin, ethylene and brassinosteroids: tripartite control of growth in the *Arabidopsis* hypocotyl. *Plant and Cell Physiology*. 2005;46(6):827–36.
62. Aphalo PJ, Ballare CL, Scopel AL. Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany*. 1999;50(340):1629–34.
63. Page ER, Tollenaar M, Lee EA, Lukens L, Swanton CJ. Does the shade avoidance response contribute to the critical period for weed control in maize (*Zea mays*)? *Weed Research*. 2009;49(6):563–71.
64. Vandebussche F, Pierik R, Millenaar FF, Voeselek LA, Van Der Straeten D. Reaching out of the shade. *Current opinion in plant biology*. 2005;8(5):462–8.
65. Rajcan I, Chandler KJ, Swanton CJ. Red–far-red ratio of reflected light: a hypothesis of why early-season weed control is important in corn. *Weed Science*. 2004;52(5):774–8.
66. Bradshaw AD. Unravelling phenotypic plasticity—why should we bother? *New Phytologist*. 2006;170(4):644–8.
67. Vega CR, Andrade FH, Sadras VO, Uhart SA, Valentinuz OR. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science*. 2001;41(3):748–54.
68. Board J. Light interception efficiency and light quality affect yield compensation of soybean at low plant populations. *Crop Science*. 2000;40(5):1285–94.
69. Elmore RW. Soybean cultivar responses to row spacing and seeding rates in rainfed and irrigated environments. *Journal of production agriculture*. 1998;11(3):326–31.
70. Egli DB. Relationship of uniformity of soybean seedling emergence to yield. *Journal of Seed Technology*. 1993;17:22–8.

71. Donohue K, Messiqua D, Pyle EH, Heschel MS, Schmitt J. Evidence of adaptive divergence in plasticity: density-and site-dependent selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*. *Evolution*. 2000;54(6):1956–68.
72. Morgan DC, O’Brien T, Smith H. Rapid photo modulation of stem extension in light-grown *Sinapis alba* L. *Planta*. 1980;150(2):95–101.
73. Heraut-Bron V, Robin C, Varlet-Grancher C, Afif D, Guckert A. Light quality (red: far-red ratio): does it affect photosynthetic activity, net CO₂ assimilation, and morphology of young white clover leaves? *Canadian Journal of Botany*. 2000;77(10):1425–31.
74. Kasperbauer MJ, Peaslee DE. Morphology and photosynthetic efficiency of tobacco leaves that received end-of-day red and far red light during development. *Plant Physiology*. 1973;52(5):440–2.
75. Weinig C, Delph LF. Phenotypic plasticity early in life constrains developmental responses later. *Evolution*. 2001;55(5):930–6.
76. Kleunen M van, Fischer M, Schmid B. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution*. 2000;54(6):1947–55.