




Las longitudes de onda específica modifican el sistema antioxidante de tomate y pepino

Specific wavelengths modify the antioxidant system of tomato and cucumber

Diego Iván Escobar-Hernández¹ , Yolanda González-García² , Lorenzo Alejandro López-Barbosa^{3,5}, Antonio Juárez-Maldonado^{4,5*} 

¹Maestría en Ciencias en Horticultura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro, 1923, Buenavista. CP. 25315, Saltillo, Coahuila, México.

²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigación Regional Noroeste, Campo Experimental Todos Santos, La Paz CP. 23070, México.

³Departamento de Sociología. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro, 1923, Buenavista. CP. 25315, Saltillo, Coahuila, México.

⁴Departamento de Botánica. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro, 1923, Buenavista. CP. 25315, Saltillo, Coahuila, México.

⁵Laboratorio Nacional Conahcyt de Ecofisiología Vegetal y Seguridad Alimentaria (LANCEVSA). Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro, 1923, Buenavista, CP. 25315. Saltillo, Coahuila, México.

*Autor de correspondencia: antonio.juarez@uaaan.edu.mx

Artículo científico

Recibido: 13 de mayo 2024

Aceptado: 12 de julio 2024

RESUMEN. La luz tiene un impacto positivo en la regulación de los procesos de desarrollo de las plantas. Sin embargo, la evidencia sugiere que las respuestas a los cambios en el espectro de luz dependen de las especies de plantas. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la iluminación suplementaria con LEDs sobre el crecimiento, la síntesis de fitoquímicos y la calidad del fruto en cultivos de tomate y pepino. Para esto, se estableció un experimento con plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y pepino (*Cucumis sativus* L.) cultivadas con luz suplementaria de 7:00 p.m. a 12:00 a.m. utilizando lámparas LED con luz azul (455 nm), roja (660 nm) y roja lejana (730 nm). Los tratamientos fueron la aplicación de las diferentes longitudes de onda con una o dos lámparas, más un control (T0). Se evaluaron los parámetros agronómicos, contenido de fitoquímicos y calidad de los frutos. Los resultados demostraron un impacto en la altura de las plantas de tomate, además se incrementaron los pigmentos fotosintéticos en hojas de tomate (18.4 - 29.1%), licopeno en hojas (166.7 - 207.4%) y frutos de pepino (83.2 - 175.5%), y compuestos carotenoides en frutos de tomate (106.9 - 127.5%). También se modificaron los atributos de calidad de los frutos como SST, pH y CE. En conclusión, los resultados mostraron que la suplementación con luz a través de lámparas LED induce respuestas positivas en los cultivos de tomate y pepino, mejorando la calidad y compuestos bioactivos de los frutos de tomate y pepino.

Palabras clave: Antioxidantes, carotenoides, estimulación, lámparas LED, pigmentos fotosintéticos.

ABSTRACT. Light has a positive impact on the regulation of plant development processes. However, evidence suggests that responses to changes in the light spectrum depend on plant species. The objective of this work was to evaluate the effect of supplemental lighting with LEDs on growth, phytochemical synthesis and fruit quality in tomato and cucumber crops. For this, an experiment was established, tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants were grown with supplemental light from 7:00 p.m. to 12:00 a.m. using LED lamps with blue (455 nm), red (660 nm) and far-red light (730 nm). The treatments were the application of the different wavelengths with one (above the canopy) or two lamps (above the canopy and base of the plant), plus a control (T0) without supplementary light. Changes in agronomic parameters, phytochemical content, and fruit quality were evaluated. The results demonstrated an impact on the height of tomato plants, in addition, photosynthetic pigments increased in tomato leaves (18.4 - 29.1%), lycopene in leaves (166.7 - 207.4%) and cucumber fruits (83.2 - 175.5%), and carotenoid compounds in tomato fruits (106.9 - 127.5%). The quality attributes of the fruits such as TSS, pH and EC were also modified. In conclusion, the results showed that light supplementation through LED lamps induces positive responses in tomato and cucumber crops, improving the quality and bioactive compounds of tomato and cucumber fruits.

Keywords: Antioxidants, carotenoids, stimulation, LED lamps, photosynthetic pigments.

Como citar: Escobar-Hernández DI, González-García Y, López-Barbosa LA, Juárez-Maldonado A (2024) Las longitudes de onda específica modifican el sistema antioxidante de tomate y pepino. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios 11(3): e4177. DOI: 10.19136/era.a11n3.4177.

INTRODUCCIÓN

El uso de diodos emisores de luz (LED) en la agricultura ha experimentado un crecimiento significativo en los últimos años, proporcionando una forma nueva e innovadora de cultivar debido a su eficiencia energética, durabilidad y flexibilidad en la composición espectral (Bantis *et al.* 2018). La luz es una forma de radiación electromagnética que incluye diferentes longitudes de onda (perceptibles e imperceptibles). El espectro de luz visible para el ojo humano está en un rango aproximado de 380 a 700 nm. Esta luz es crucial para las plantas ya que coincide con la radiación fotosintéticamente activa (PAR 400-700 nm) (Dou y Niu 2020). Las plantas se adaptan al monitorear las señales de la luz ambiental, lo que les permite regular las vías de señalización con precisión. Los cambios en el ambiente de la luz se sincronizan con otras señales ambientales, como la temperatura, estrés biótico y fluctuaciones estacionales, mientras que las vías de señalización de la luz se relacionan con otras vías que regulan la fisiología y el desarrollo de las plantas (Paik y Huq 2019). Las plantas perciben la luz como fuente de energía para la fotosíntesis y como una señal que puede provocar diversas respuestas fisiológicas (Paponov *et al.* 2020). Las estructuras a través de las cuales se perciben las señales de la luz ambiental son los cloroplastos y los fotorreceptores (Roeber *et al.* 2021). Los cloroplastos contienen dos tipos de pigmentos llamados clorofilas y carotenoides, que absorben la luz para el proceso de la fotosíntesis. Las clorofilas, son los pigmentos que predominan en las plantas y absorben la luz roja y azul, mientras que, los carotenoides son pigmentos accesorios y absorben fuertemente la luz azul, permitiendo que el cloroplasto coseche mayor cantidad de energía (Yamori 2019). Por otra parte, la función de la luz como una señal interactúa en la fisiología de la planta como el crecimiento, periodo de floración e impacta en las características morfológicas como altura y forma (Fukuda 2019).

Los fotorreceptores son cromoproteínas que absorben longitudes de onda específicas (250 a 750 nm) y las traducen en señales que controlan los procesos biológicos, son fundamentales para controlar la fotomorfogénesis (Oka y Yamamoto 2019). Hay dos categorías de fotorreceptores en las plantas: las clorofilas (a, b y total) y carotenoides que cosechan luz para la fotosíntesis y los receptores fotosensibles fitocromos, criptocromos, fototropinas, que regulan las respuestas de luz no fotosintéticas (Dou y Niu 2020). Las plantas superiores utilizan fitocromos (PHY) que absorben luz roja lejana/roja, fotorreceptores especializados en luz azul/UV-A, incluidos criptocromo (CRY), fototropina (PHOT) y otros, y el locus 8 de resistencia UV (UVR8) que absorbe UV-B (Oka y Yamamoto 2019). Pero aún no se ha encontrado un fotorreceptor específico para la radiación UV-C, ya que esta, es bloqueada por la capa de ozono, pero se cree que las fototropinas y UVR8, son los fotorreceptores encargados de percibir esta radiación (Badmus *et al.* 2022). El estímulo lumínico puede alterar la concentración de fitohormonas y provocar modificaciones morfológicas, además de que las señales de los fotorreceptores pueden gestionar la expresión génica y producir efectos sincrónicos en metabolitos y fitohormonas en el fenotipo de la planta (Fukuda 2019). Actualmente se ha demostrado que la suplementación de luz puede mejorar el crecimiento y rendimiento de las plantas. Al respecto, Liang *et al.* (2021) encontraron que la iluminación con longitudes de onda roja (663 nm) y azul (454 nm) aumentó el crecimiento de plántulas de tomate y pepino, además de inducir mayor producción de biomasa; por lo que sugieren que estos efectos dependen de la calidad y cantidad de luz que se da a las plantas. Por otra parte, la luz también puede afectar la calidad

nutricional y sensorial de las frutas y verduras, que está determinada por una variedad de factores, como el color, el sabor, la textura y la composición de nutrientes (Hasan *et al.* 2017). Particularmente, el incremento en el contenido de nutrientes y compuestos bioactivos es benéfico para la salud humana debido al valor nutritivo y sus propiedades antioxidantes (Coelho *et al.* 2023).

La iluminación suplementaria, puede afectar la pigmentación de los tomates, e inducir la síntesis de licopeno, principal pigmento carotenoide de estos frutos, y uno de los antioxidantes más potentes que se conocen (Dannehl *et al.* 2021). Se ha reportado que la iluminación con LEDs en longitudes de onda roja (660 nm) y azul (430 nm) incrementa el contenido de licopeno en frutos de tomate en 18% (Dannehl *et al.* 2021). La adición de luz roja + rojo lejano (600-800 nm) a través de LEDs mejoró los parámetros de la calidad del fruto del tomate, como los sólidos solubles totales (SST), la acidez titulable (AT), el pH, y características sensoriales, como aroma, dulzura, acidez y textura (Kim *et al.* 2020). Además, se ha reportado que la iluminación debajo del dosel con tratamientos de combinación de luz roja (666 nm) y azul (462 nm) en plantas de tomate incrementa el rendimiento (24%), y acelera la maduración de frutos (Paucek *et al.* 2020). Algunos autores proponen que el uso de LEDs para aplicar combinaciones de luz en longitud de onda específicas, por ejemplo, 87.5% rojo (660 nm) y 12.5% azul (440 - 460 nm), pueden aumentar el rendimiento en pepino, al aumentar la producción de clorofilas en las hojas y el intercambio gaseoso en la planta (Gajc-wolska *et al.* 2021).

La iluminación LED ha mostrado efectos diferentes en varios cultivos, etapas fenológicas, y calidad postcosecha. Por ejemplo, en plántulas de sandía (*Citrullus lanatus*) al aplicar una combinación de luz 12% roja (661 nm), 83% azul (450 nm) y 5% rojo lejano (725 nm), durante la aclimatación, promovió el crecimiento, floración y precocidad (Bantis *et al.* 2022). En el cultivo de la fresa (*Fragaria × ananassa*) la adición de luz roja (665 nm) y azul (455 nm) a través de LEDs en período fuera de temporada mejoró los parámetros agronómicos en las bayas (peso de fruto, sólidos solubles totales y rendimiento), al igual que el crecimiento vegetativo (área foliar y número de coronas) (Stuemky y Uchanski 2020). En la planta de salvia roja (*Salvia miltiorrhiza*) promovió el crecimiento y producción de compuestos fenólicos con la aplicación de luz en proporción 30% rojo (635 nm) y 70% azul (460 nm) (Zhang *et al.* 2020). En coles de brúselas (*Brassica oleracea*) después de cosecharse se mantuvieron bajo tratamientos de luz azul (458-467 nm) y blanco (450/525-558 nm) a través de LEDs, obteniendo menor respiración, manteniéndose visualmente más verdes y con mayor cantidad de clorofilas en comparación al control (Hasperué *et al.* 2016). Este estudio tiene como objetivo evaluar el efecto de la iluminación suplementaria con LEDs en tres longitudes de onda específicas (azul, rojo y rojo lejano) sobre el crecimiento, la síntesis de fitoquímicos y la calidad del fruto en cultivos de tomate y pepino. Mejorar la calidad nutricional y el rendimiento de los cultivos es fundamental para la salud humana y la sostenibilidad agrícola. Los hallazgos de este estudio podrían ofrecer directrices precisas para la aplicación de tecnologías LED en la producción agrícola, optimizando tanto la eficiencia del cultivo como la calidad de los productos. Por lo tanto, se busca proporcionar una base científica para implementar esta tecnología en la agricultura moderna, mejorando la fisiología de las plantas, la síntesis de compuestos nutricionales y sensoriales de los frutos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estableció un cultivo de tomate con semillas de la variedad Cid F₁ (Harris Moran, Davis, CA, USA), de tipo saladette y crecimiento indeterminado, trasplantadas en bolsas de polietileno negro de 10 L. Paralelamente, se cultivó pepino con semillas de la variedad Centauro F₁ (Fitó, ESP), sembradas de forma directa en bolsas de polietileno negro de 10 L. Ambos cultivos se realizaron en una mezcla de sustrato de perlita y peat moss en proporción 1:1, y se nutrieron con solución Steiner (Steiner 1961). El pH se ajustó a 6.5 con ácido sulfúrico cada vez que se preparó la solución nutritiva. La conductividad eléctrica (CE) de la solución fue de 1.9 a 2.5 mS cm⁻¹ durante todo el desarrollo del cultivo. Las plantas se distribuyeron en hileras de cinco macetas, con dos filas por tratamiento y una distancia de 30 cm entre plantas. Cada tratamiento incluyó 10 plantas, de las cuales cuatro se utilizaron como bordes para evitar la contaminación lumínica, resultando en seis plantas por tratamiento. Cada maceta representó una repetición. El invernadero donde se establecieron los cultivos es de tipo túnel, con cubierta de polietileno, y ventilación lateral. La radiación fotosintéticamente activa en los picos máximos fue de 1 400 μmol m⁻² s⁻¹, temperatura mínima de 15 °C y máxima de 35 °C, y humedad relativa de 40-85%. El cultivo de tomate se desarrolló durante 120 días y el de pepino durante 90 días, ambos manejados a un solo tallo.

Aplicación de tratamientos de iluminación

El área del invernadero se dividió en secciones para evitar la contaminación lumínica entre tratamientos. La iluminación se aplicó con lámparas LED (modelo LILZBAL-S100WFRBPBC, Sola Basic, Ciudad de México, México) de 2.2 m de largo y 25 W de potencia. Las lámparas se instalaron a 30 cm por encima del dosel de las plantas y para tres tratamientos en la base del tallo, para irradiar de abajo hacia arriba. Se implementaron seis tratamientos de iluminación: Luz azul con una lámpara sobre el dosel (B1). Luz azul con dos lámparas, dosel y base de planta (B2). Luz roja con una lámpara sobre el dosel (R1). Luz roja con dos lámparas, dosel y base de planta (R2). Luz roja lejana con una lámpara sobre el dosel (FR1). Luz roja lejana con dos lámparas, dosel y base de planta (FR2). Control sin luz suplementaria (T0). Las longitudes de onda específicas para cada tipo de luz fueron: luz azul (455 nm), luz roja (660 nm) y luz roja lejana (730 nm). La radiación suplementaria se aplicó durante el desarrollo del cultivo, durante 5 horas diarias de las 19:00 a las 24:00 horas.

Análisis de parámetros agronómicos

Durante el desarrollo del cultivo se cuantificó el número y el peso de frutos cosechados para obtener el rendimiento de frutos por planta. Al final del cultivo se determinó la altura de la planta, número de hojas, número de racimos y/o frutos según el cultivo, y se cuantificó la biomasa seca después de tener las plantas en horno de secado (DRYING OVEN/INCUBATOR, 9065) a 90 °C por 72 horas.

Recolección de hojas y frutos para análisis

A los 70 días después del establecimiento de los cultivos, se tomaron muestras de la hoja más joven y completamente desarrollada. Las muestras se colectaron en hielo y se almacenaron a una

temperatura de -20°C . Se sometieron a liofilización (Freeze dryer, ECO-FD10PT), y se maceraron para obtener un polvo fino para los análisis posteriores.

También se colectaron muestras de frutos a los 70 días después del trasplante y/o siembra según el cultivo. Los frutos de tomate fueron colectados del tercer racimo y en grado de madurez rojo completo, y de pepino fueron el cuarto fruto en el desarrollo de cada planta y en grado de madurez comercial. Las muestras se colectaron en hielo y se almacenaron a temperatura de -20°C . Posteriormente, se liofilizaron (Freeze dryer, ECO-FD10PT) y maceraron hasta obtener un polvo fino.

Análisis bioquímicos

Los contenidos de clorofilas A y B ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$) y β -caroteno ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} \text{ PS}$) se determinaron según el método de Nagata y Yamashita (1992). La muestra liofilizada (10 mg) se mezcló con 2 mL de hexano:acetona (3:2). Posteriormente las muestras fueron sometidas a un baño de ultrasonidos durante 5 minutos, en un ultrasonicador (Ultrasonic cleaner BK-2000). Luego se centrifugaron a $15\,000 \times \text{g}$ durante 10 minutos a 4°C . Se eliminó el sobrenadante y se leyó la absorbancia a 645 y 663 nm en un espectrofotómetro UV-Vis (Espectrofotómetro Unico, Modelo UV2150, Dayton, NJ, EE. UU.).

Los valores obtenidos se utilizaron en las ecuaciones para calcular el contenido de clorofila. Para el β -caroteno, se midieron las absorbancias a 453, 505, 645 y 663 nm y los valores obtenidos se utilizaron en la ecuación de β -caroteno.

$$\text{Clorofila A} = 0.999 * A_{663} - 0.0989 * A_{645}$$

$$\text{Clorofila B} = 0.328 * A_{663} + 1.77 * A_{645}$$

$$\beta - \text{caroteno} = 0.216 * A_{663} - 1.22 * A_{645} - 0.304 * A_{505} + 0.452 * A_{453}$$

La vitamina C ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} \text{ DW}$) se determinó mediante espectrofotometría como se describe en Hung y Yen (2002). Se extrajeron 10 mg de tejido liofilizado con 1 mL de ácido metafosfórico (HPO_3) al 1% y se filtraron con papel de filtro Whatman No. 1. Para la cuantificación, se tomaron 200 μL de extracto y se mezclaron con 1800 μL de 2,6 diclorofenol indofenol (100 mM), midiendo la absorbancia a 515 nm en un espectrofotómetro UV-Vis (Espectrofotómetro Unico, Modelo UV2150, Dayton, NJ, EE. UU.).

El contenido de flavonoides se determinó según Arvouet-Grand *et al.* (1994). Para la extracción se colocaron 20 mg de tejido liofilizado en un tubo de ensayo al que se le agregaron 2 mL de metanol grado reactivo y este se homogeneizó durante 30 segundos. La mezcla se filtró usando papel Whatman No. 1. Para la cuantificación, se agregaron a un tubo de ensayo 1 mL del extracto y 1 mL de solución metanólica de tricloruro de aluminio (AlCl_3) al 2% y se dejó reposar durante 20 minutos en oscuridad. La lectura se tomó a longitud de onda de 415 nm en un espectrofotómetro UV-Vis (Espectrofotómetro Unico, Modelo UV2150, Dayton, Nueva Jersey, EE. UU.). Los resultados se expresan en mg EQ de quercetina por 100 gramos de PS.

El contenido de fenoles totales se obtuvo según Yu y Dahlgren (2000). En total, se extrajeron 100 mg de tejido liofilizado con 1 mL de una solución agua:acetona (1:1) y la mezcla se homogeneizó durante 30 segundos. Los tubos de muestra se centrifugaron a $17\,500 \times \text{g}$ durante 10 minutos a 4°C .

En total, se colocaron en un tubo de ensayo 18 μL del sobrenadante, 70 μL del reactivo de Folin-Ciocalteu y 175 μL de carbonato de sodio (Na_2CO_3) al 20% y se agregaron 1 750 μL de agua destilada. Las muestras se colocaron en un baño de agua a 45 °C durante 30 minutos. Finalmente, la lectura se tomó a una longitud de onda de 750 nm en el espectrofotómetro UV-Vis (Unico Spectrophotometer, Model UV2150, Dayton, NJ, USA). Los fenoles totales se expresaron en mg EQ de ácido gálico por gramo de PS.

Análisis de calidad de fruto

A los 71 días después del trasplante (ddt) y/o siembra según el cultivo, se tomaron frutos de tomate del tercer racimo y el cuarto fruto de pepino en los que se evaluaron los parámetros de calidad. La firmeza se determinó utilizando un penetrómetro (Wagner Force Dial FDK 2). El contenido de sólidos solubles totales (°Brix) se determinó con un refractómetro (Atago, 1-425-637-2107). Mientras que el pH y conductividad eléctrica (CE) con un potenciómetro (Ohaus, STARTER3100m).

Análisis estadístico

El experimento se estableció bajo un diseño completamente al azar, y se consideraron seis repeticiones por tratamiento. Se realizó un análisis de varianza y prueba de medias de diferencia mínima significativa de Fisher (LSD, $\alpha = 0.05$) mediante el software InfoStat (v2019) (Casanoves *et al.* 2012).

RESULTADOS

Cultivo de tomate

La aplicación de luz suplementaria con LEDs aumentó el crecimiento de las plantas de tomate encontrando diferencias significativas en altura (Figura 1A). Los tratamientos B2 y B1 indujeron un incremento de 5.7 y 4%, en comparación al testigo (T0). El número de frutos no mostró diferencias entre tratamientos (Figura 1B). Pero se observó menor peso de frutos en los tratamientos R2, FR1 y FR2 de 16.5, 18 y 14.3% con respecto al T0 (Figura 1C). El número de racimos disminuyó en R2 en 12.2% con relación al T0 (Figura 1D). En el número de hojas, hubo una reducción en los tratamientos R1 y R2 de 5.8% con respecto al T0 (Figura 1E). La biomasa seca disminuyó en los tratamientos B1, B2, R1, R2 y FR1, en 17.3, 17.9, 15.8, 15.4, y 17.1% en comparación al T0 (Figura 1F).

El contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de tomate mostró diferencias entre tratamientos, ya que B1, B2 y FR2 indujeron aumentos en la clorofila a, b y total, en clorofila a fue del 29.1, 20.7 y 19.5%, en clorofila b del 26.9, 19.2 y 15.4%, y en clorofila total del 28.6, 20.4 y 18.4%, en relación con el T0 (Figura 2A). En contraste, el licopeno disminuyó en los tratamientos R1, R2, FR1 y FR2, en 27.8, 23.8, 40.5 y 56.2% con respecto al T0 (Figura 2B). El contenido de β -caroteno incrementó en los tratamientos FR2, B1, R1, B2, R2 y FR1 en 40.1, 36.5, 32.2, 31.9, 30.2 y 23.9% en comparación al T0 (Figura 2C). En contraste, el contenido de vitamina C mostró una reducción en los tratamientos B2, R1 y R2 de 13, 17.5 y 43.3% con relación al T0 (Figura 2D). Hubo un incremento de flavonoides en el tratamiento B2 de 22.8% con relación al T0 (Figura 2E). Por otra parte, la mayor cantidad de

fenoles se obtuvo con FR1 el cual promovió un aumento de 59.7%, seguido de B1, R1 y B2 con 51.6, 50.7 y 45.3%, en comparación al T0 (Figura 2F).

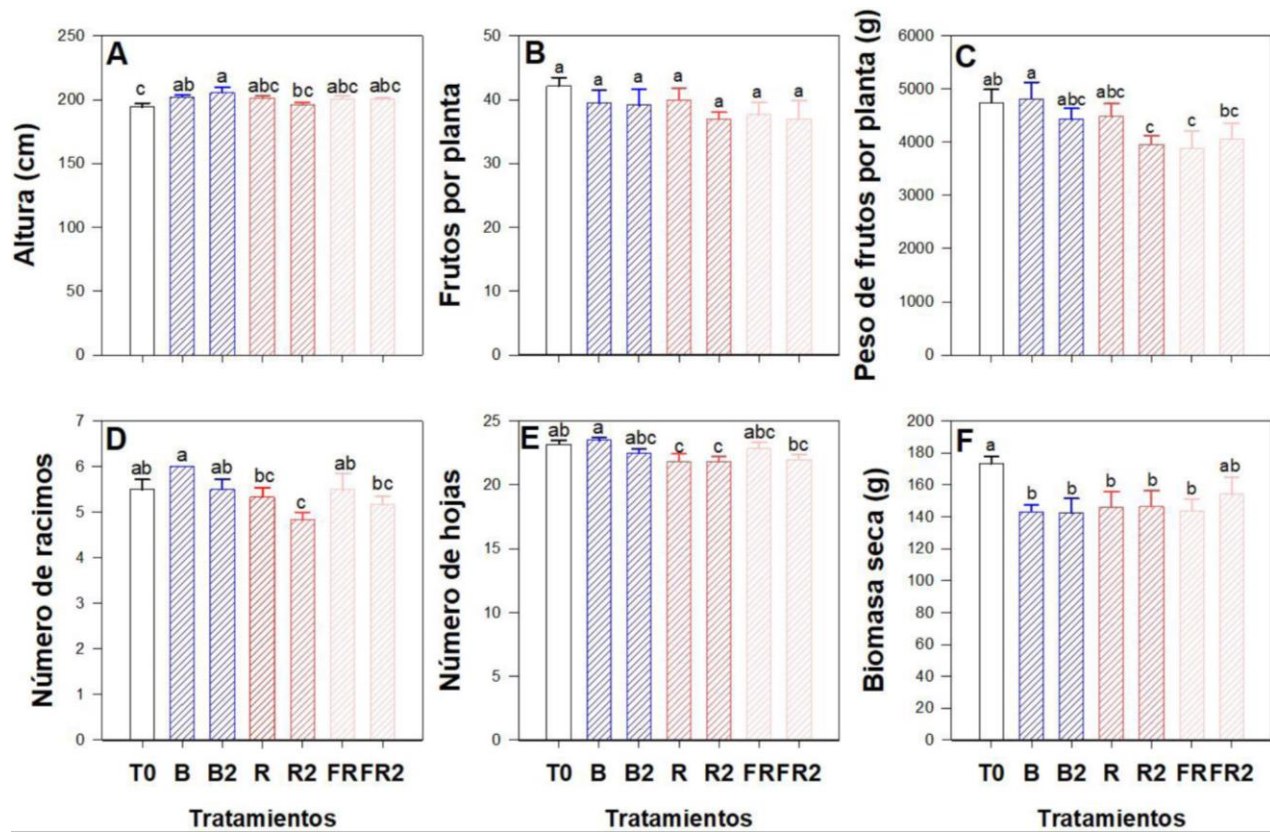


Figura 1. Efecto de la iluminación LED suplementaria en el crecimiento y fructificación de las plantas de tomate. (A) Altura; (B) Frutos por planta; (C) Peso de frutos por planta; (D) Número de racimos; (E) Número de hojas; (F) Biomasa seca; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

El contenido de licopeno en frutos de tomate se modificó con la aplicación de luz suplementaria mediante LEDs, la concentración se redujo en FR1 en un 23.3%, en comparación al T0 (Figura 3A). En contraste, el mayor contenido de β -caroteno, fue promovido por los tratamientos FR2 y R1, con 127.5 y 106.9%, con relación al T0 (Figura 3B). En vitamina C, se observó una reducción en los tratamientos, FR1, FR2, R2 y B1 de 10.6, 10.9, 11.2 y 12.2% en comparación al T0 (Figura 3C). También se observó una reducción en el contenido de flavonoides en los tratamientos B2 y FR1 de 15.7 y 16.3%, en comparación al T0 (Figura 3D). En contraste la concentración de fenoles en fruto no mostró diferencias entre tratamientos (Figura 3E).

La iluminación de luz suplementaria con LEDs modificó el contenido de sólidos solubles totales en el fruto del tomate, disminuyendo en R1 en 9.7%, con relación al T0. Por otro lado, la iluminación suplementaria no modificó la firmeza del fruto del tomate. Sin embargo, hubo una reducción de la conductividad eléctrica en frutos de tomate en los tratamientos B2, R1 y FR de 15, 17.2 y 18.1%, en comparación al T0. El pH del fruto de tomate incrementó 3.1% en el tratamiento FR2, sin embargo, en los tratamientos B2, FR1 hubo una reducción de 2.5 y 2.7% con relación al T0 (Tabla 1).

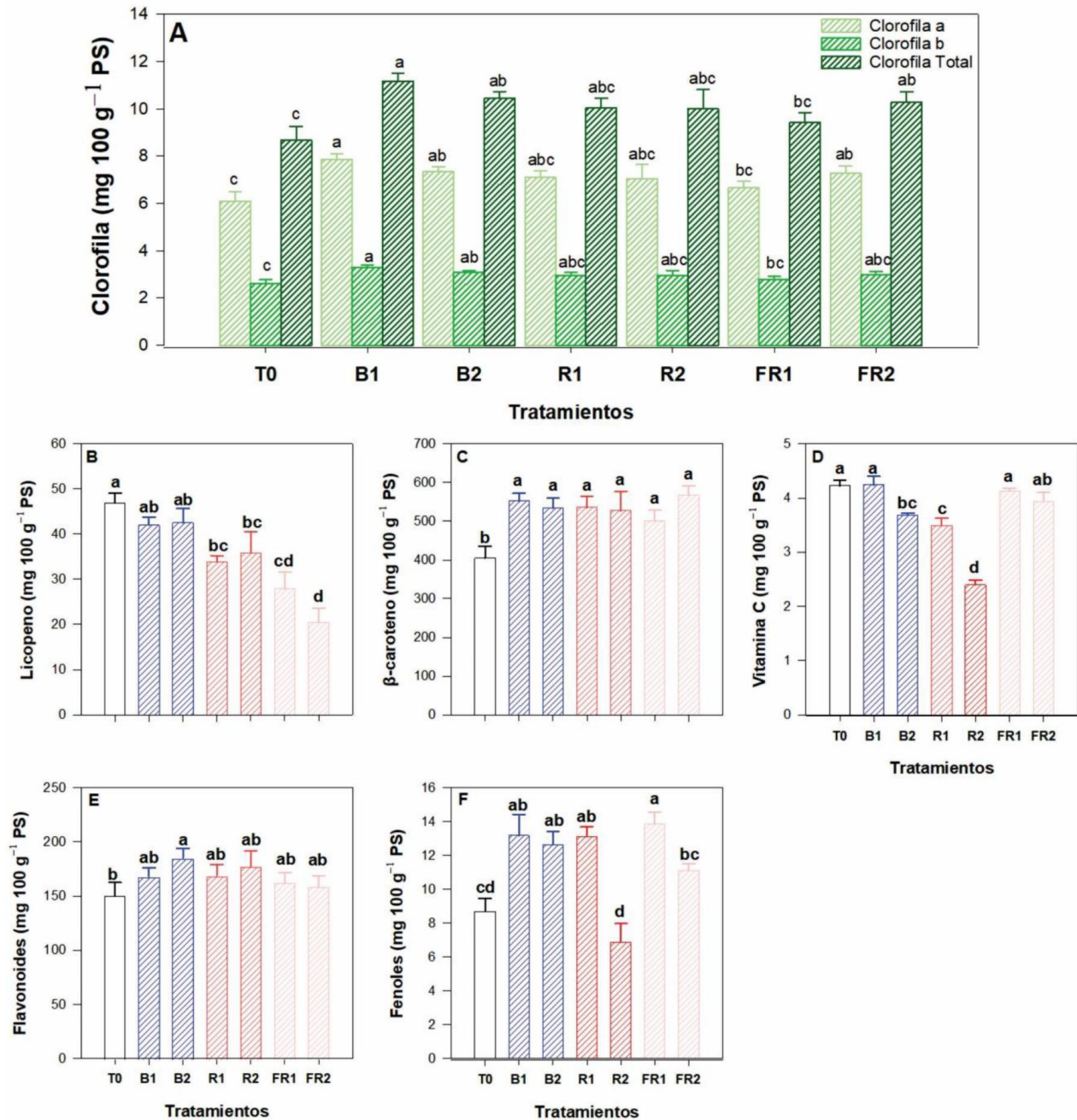


Figura 2. Efecto de la iluminación LED suplementaria en el contenido de clorofilas y compuestos antioxidantes en hojas de tomate. (A) Pigmentos fotosintéticos: clorofila a; clorofila b; clorofila total: suma de clorofila a + clorofila b; (B) Licopeno; (C) β -caroteno; (D) Vitamina C; (E) Flavonoides; (F) Fenoles; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). n = 6 \pm error estándar.

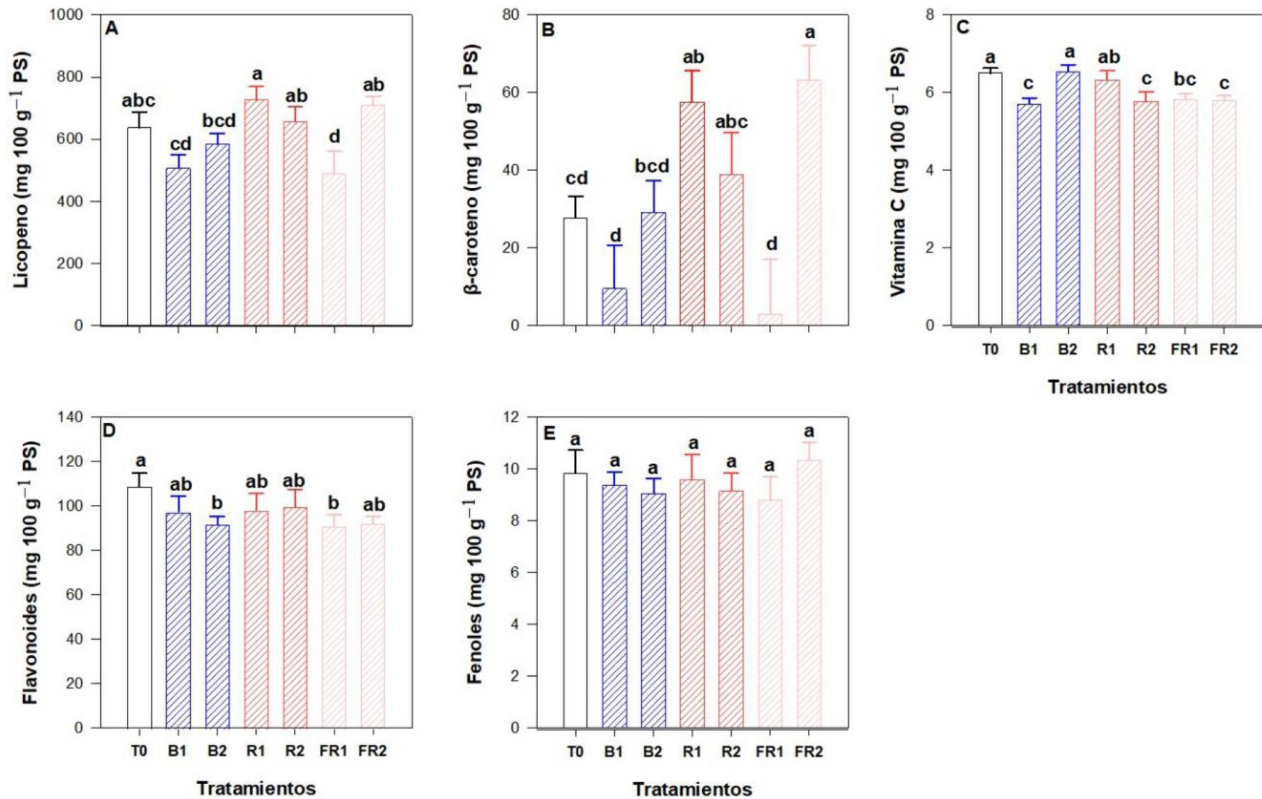


Figura 3. Efecto de la iluminación LED suplementaria en el contenido de compuestos antioxidantes de frutos de tomate. (A) Licopeno; (B) β-caroteno; (C) Vitamina C; (D) Flavonoides; (E) Fenoles; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

Tabla 1. Efecto de la iluminación LED suplementaria sobre los parámetros físico-químicos de frutos de tomate.

Tratamientos	TSS (°Brix)	Firmeza (kg cm ⁻²)	CE (mS cm ⁻¹)	pH
T0	5.17 ^a ± 0.17	16.77 ^a ± 0.59	3.2 ^a ± 0.18	5.13 ^b ± 0.03
B1	4.83 ^{ab} ± 0.17	18.77 ^a ± 0.80	2.9 ^{ab} ± 0.11	5.06 ^{bc} ± 0.03
B2	5.00 ^{ab} ± 0.01	18.88 ^a ± 1.17	2.72 ^b ± 0.12	5.0 ^{cd} ± 0.02
R1	4.67 ^b ± 0.21	18.05 ^a ± 0.69	2.65 ^b ± 0.07	5.07 ^{bc} ± 0.01
R2	5.00 ^{ab} ± 0.01	17.62 ^a ± 0.90	2.78 ^{ab} ± 0.21	4.96 ^d ± 0.02
FR1	5.00 ^{ab} ± 0.01	18.20 ^a ± 1.42	2.62 ^b ± 0.15	4.99 ^{cd} ± 0.02
FR2	5.00 ^{ab} ± 0.01	16.43 ^a ± 1.29	2.96 ^{ab} ± 0.24	5.29 ^a ± 0.07
Valor-p	NS	NS	NS	0.0001

T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

Cultivo de pepino

La aplicación de luz suplementaria con LEDs no afectó la altura de las plantas de pepino (Figura 4A). Sin embargo, el número de frutos disminuyó en todos los tratamientos en comparación con T0, hasta un 37.3% en FR2 (Figura 4B). El peso de los frutos también se redujo en los tratamientos, con disminuciones de hasta un 36.6% en FR2 (Figura 4C). El número de hojas fue menor en los tratamientos R1, R2, FR1 y FR2, con la mayor reducción del 15% en FR2 (Figura 4D). La biomasa fresca disminuyó en los tratamientos B1, FR1 y FR2 hasta un 14% (Figura 4E). La biomasa seca fue menor en FR1, con una reducción del 23.6% en comparación con T0 (Figura 4F). En general, el tratamiento control (T0) mostró mejores resultados en todas las variables morfológicas.

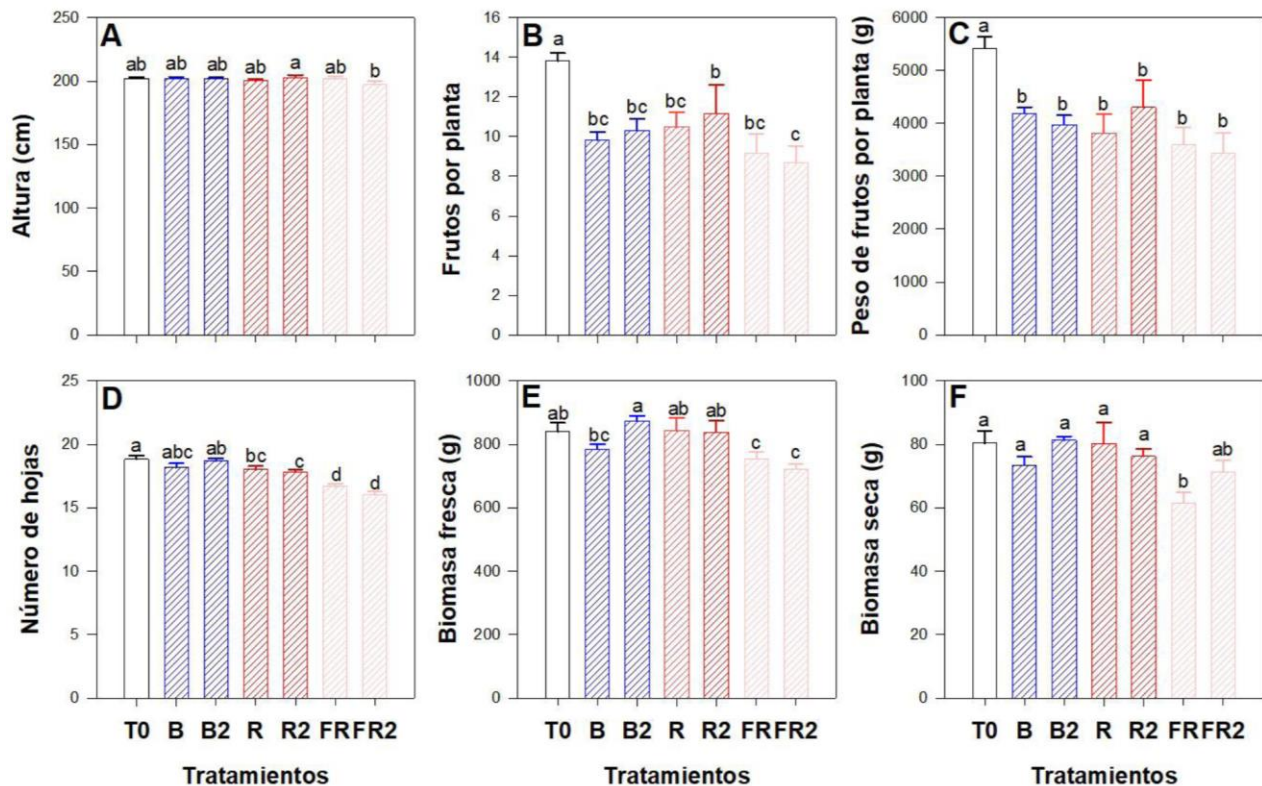


Figura 4. Efecto de la iluminación LED en el crecimiento de las plantas de pepino. (A) Altura; (B) Número de frutos; (C) Peso de frutos; (D) Número de hojas; (E) Biomasa fresca; (F) Biomasa seca; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

La aplicación de luz suplementaria con LEDs modificó el contenido de pigmentos fotosintéticos en pepino, no obstante, con T0 se obtuvo la mayor concentración en la clorofila a, b y total (Figura 5A). En contraste, se indujo el contenido de licopeno en los tratamientos R2 y B1, con 207.4, y 166.7%, en comparación al T0 (Figura 5B). Sin embargo, hubo una reducción de β -caroteno en todos los tratamientos, siendo R2 hasta un 34.7% menor con respecto al T0 (Figura 5C). El tratamiento R1 disminuyó en 4.6% el contenido de vitamina C (Figura 5D). También hubo una reducción en los flavonoides en el tratamiento R2 de 19.9% con respecto al T0 (Figura 5E). En contraste, hubo una reducción del contenido de fenoles en todos los tratamientos con respecto a T0 (Figura 5F).

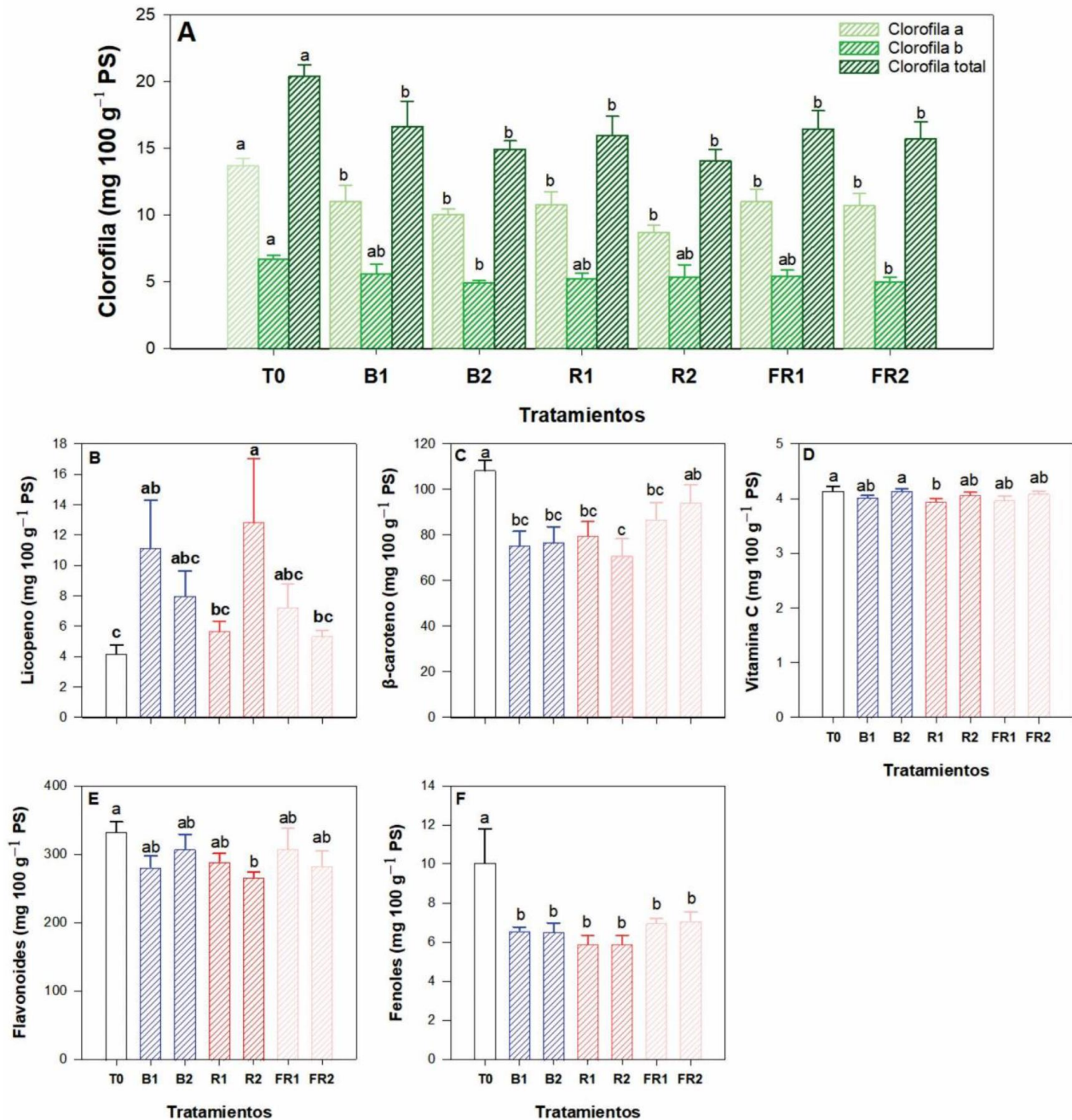


Figura 5. Efecto de la iluminación LED suplementaria en el contenido de clorofilas y compuestos antioxidantes de hojas de pepino. (A) Pigmentos fotosintéticos: clorofila a; clorofila b; clorofila total: suma de clorofila a + clorofila b; (B) Licopeno; (C) β-caroteno; (D) Vitamina C; (E) Flavonoides (F) Fenoles; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

La aplicación de luz a suplementaria mediante LEDs modificó el contenido de licopeno en frutos de pepino, incrementando este compuesto en los tratamientos R1 seguido de R2, FR1, FR2, B2 y B1 con 175.5, 175.3, 157.6, 133.6, 105.9 y 83.2%, con relación al T0 (Figura 6A). En contraste, el contenido

de vitamina C aumentó en el tratamiento FR en 33.8%, con relación al T0 (Figura 6B). La concentración de fenoles no se modificó entre tratamientos (Figura 6C). En contraste, el contenido de flavonoides incrementó en FR1 seguido de R1, en 34.7 y 27.1% con relación al T0 (Figura 6D).

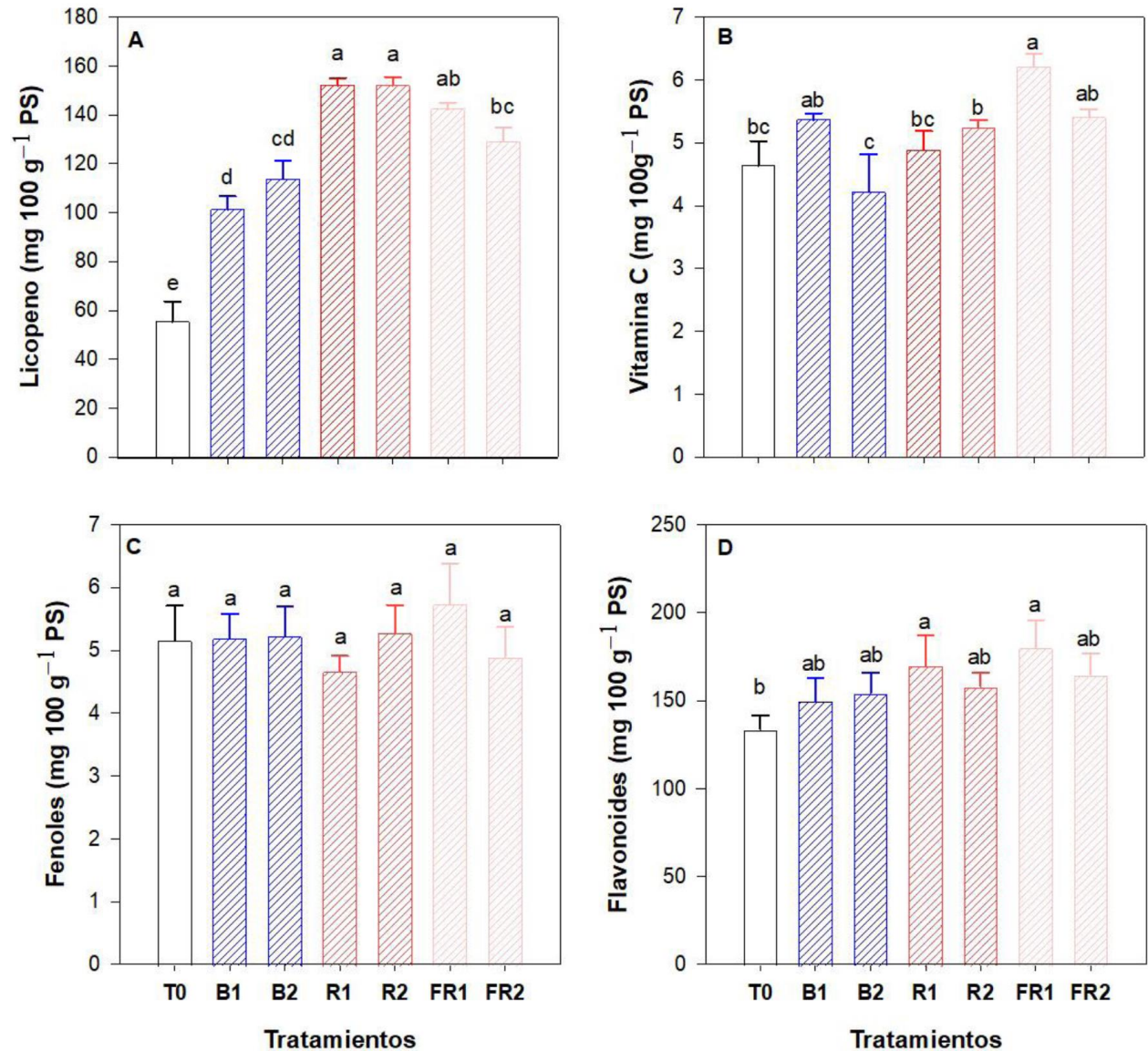


Figura 6. Efecto de la iluminación LED suplementaria compuestos antioxidantes en frutos de pepino. (A) Licopeno; (B) Vitamina C; (C) Fenoles; (D) Flavonoides; T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). $n = 6 \pm$ error estándar.

La iluminación de luz suplementaria con LEDs modificó la firmeza del fruto de pepino, el tratamiento R1 indujo la mayor firmeza y B1 la menor, sin embargo, no fueron diferentes al T0. Para el contenido de sólidos solubles totales no hubo diferencias en el pepino. Sin embargo, hubo una reducción de la conductividad eléctrica en frutos de pepino, los tratamientos R1 y FR2 la

incrementaron en 19.1 y 17.4%, en relación con el T0, respectivamente. En contraste se observó una reducción del pH en todos los tratamientos en comparación al T0 (Tabla 2).

Tabla 2. Efecto de la iluminación LED suplementaria sobre los parámetros físico-químicos de frutos de pepino.

Tratamientos	TSS (°Brix)	Firmeza (kg cm ⁻²)	CE (mS cm ⁻¹)	pH
T0	2.33 ^a ± 0.21	16.98 ^{ab} ± 1.72	3.04 ^c ± 0.11	5.76 ^a ± 0.15
B1	2.17 ^a ± 0.17	15.55 ^b ± 0.96	2.97 ^c ± 0.11	5.22 ^b ± 0.03
B2	2.17 ^a ± 0.17	16.93 ^{ab} ± 0.87	3.17 ^{bc} ± 0.18	5.21 ^b ± 0.05
R1	2.00 ^a ± 0.01	19.67 ^a ± 0.67	3.62 ^a ± 0.09	5.13 ^b ± 0.05
R2	2.33 ^a ± 0.21	17.88 ^{ab} ± 0.58	3.33 ^{abc} ± 0.12	5.14 ^b ± 0.03
FR1	2.50 ^a ± 0.22	18.32 ^{ab} ± 1.67	3.29 ^{abc} ± 0.20	5.11 ^b ± 0.04
FR2	2.33 ^a ± 0.21	18.55 ^{ab} ± 1.24	3.57 ^{ab} ± 0.23	5.04 ^b ± 0.07
Valor-p	NS	NS	0.0405	0.0001

T0: control; B1: LED azul, dosel; B2: LED azul, dosel y base de planta; R1: LED rojo, dosel; R2: LED rojo, dosel y base de planta; FR1: LED rojo lejano, dosel; FR2: LED rojo lejano, dosel y base de planta. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos según LSD Fisher ($\alpha = 0.05$). n = 6 ± error estándar.

DISCUSIÓN

La luz tiene varios efectos en las plantas, no solo como origen de energía para la fotosíntesis, también actúa como señalizador que induce efectos morfológicos y fisiológicos en el crecimiento y desarrollo, al activar diferentes respuestas a los cambios en las condiciones de luz natural (Paponov *et al.* 2020). Esto fue observado en los resultados obtenidos en este trabajo, ya que, con la suplementación de luz en diferentes longitudes de onda se indujeron cambios en altura de la planta, peso de los frutos por planta, números de racimos por planta, número de hojas por planta y biomasa seca (Figuras 1 y 4). Se ha reportado que diversas alteraciones morfológicas inducidas por el impacto de tratamientos complementarios con luz roja lejana (712 nm) sobre el crecimiento de las plántulas vegetales modificaron la longitud del hipocótilo de plántulas de solanáceas (tomate y pimiento rojo) y cucurbitáceas (pepino, calabaza y sandía) (Hwang *et al.* 2020). Aquí se observaron respuestas diferentes entre las longitudes de onda empleadas azul, rojo y rojo lejano; siendo más marcado el efecto en el tomate, donde la luz azul suplementaria indujo respuestas positivas, mientras que la luz roja indujo efectos negativos en la mayoría de las variables y la luz rojo lejano disminuyó el peso de frutos por planta y la biomasa seca (Figura 1). La mayor altura de las plantas en el cultivo de tomate se obtuvo con el tratamiento B2 (Figura 1A). En un trabajo en el que se iluminó debajo del dosel con tratamientos de combinación de luz roja (666 nm) y azul (462 nm) en plantas de tomate se encontró mayor rendimiento (24%) y se aceleró la maduración de los frutos (Paucek *et al.* 2020). Por otra parte, en cultivos ornamentales también varían los efectos de las LEDs. La rosa en miniatura en maceta (*Rosa hybrida*) Aga, suplementada con LED rojo (R 660

nm); azul (A 450 nm); blanca fría (B 5000 Kelvin) y rojo lejano (RL 730 nm), las plantas cultivadas bajo ambas luces RAB fueron las más altas, y tuvieron la mayor longitud de brote total, independientemente de R:RL. En contraste, no se encontraron beneficios en el crecimiento y la morfología en el cultivo del pepino con diferentes proporciones de flujo de fotones con luz azul (455 nm) y roja (661 nm) (Hernández y Kubota 2014). Sin embargo, en las plantas de tomate bajo los tratamientos de luz roja, se observó un menor número de hojas y de racimos, esto puede deberse a que la radiación roja promueve la elongación del tallo, lo que confirma este estudio. Esto demuestra que las funciones de la planta inducidas por el espectro dependen de cada tipo de especie (Zou *et al.* 2020). Por otro lado, los resultados obtenidos con rojo lejano suplementado a las plantas de pepino demostraron que es más sensible que el tomate bajo este tipo de radiación ya que hubo una reducción del número de hojas, frutos, biomasa fresca y seca. Al respecto, se ha reportado que el pepino es más susceptible a los cambios en la proporción de luz roja (663 nm) y azul (454 nm), que el tomate (Liang *et al.* 2021). Esto sucede porque la radiación rojo lejano es percibida por el fotorreceptor del fitocromo B (PHYB). Durante una intensidad de luz roja alta, PHYB se activa e inhibe las respuestas de crecimiento de las plantas, mientras que bajo una luz rojo lejano alta, PHYB se desactiva y conduce a respuestas del síndrome de evitación de la sombra (SAS), alargando los entrenudos y aumentando la altura de la planta (Meijer *et al.* 2022). Por otra parte, tanto las luces azules como las rojas pueden promover la apertura de los estomas y están mediadas por estos fotorreceptores de luz PHOTS, CRY2 y PHY5 (Huché-Thélier *et al.* 2016). Esto conduce a tasas de respiración más altas, lo que a su vez afecta el metabolismo general de los frutos (Hasperuá *et al.* 2016). Esto puede explicar la pérdida de peso en los frutos de pepino observada en este estudio.

La luz modifica varias rutas bioquímicas durante el crecimiento y desarrollo de las plantas y los resultados difieren de la especie, tipo de célula, tejido y órgano de la planta (Jarerat *et al.* 2022). Las especies reactivas de oxígeno (ROS) son sintetizadas durante la fotosíntesis y la respiración mitocondrial. Donde una intensidad de luz alta, produce una tasa fotosintética mayor y a su vez, una producción más alta de ROS (Ntagkas *et al.* 2020). Los fitocromos se encargan de la biosíntesis de fitoquímicos y de las respuestas fisiológicas de las plantas mientras que los criptocromos se encargan de los procesos como apertura estomática, producción de biomasa, síntesis de antocianinas, carotenoides y clorofilas (Al-Murad *et al.* 2021). El contenido de pigmentos fotosintéticos se modificó de manera positiva en el tomate bajo todos los tratamientos de radiación suplementaria azul, rojo y rojo lejano (Figura 3A). Una mayor síntesis de pigmentos podría conducir a mayor absorción de luz, la eliminación de ROS, y en consecuencia, un mejor crecimiento de las plantas (Johkan *et al.* 2010). En contraste hubo una reducción del contenido de pigmentos en pepino, lo que puede estar ligado a los espectros específicos de radiación solar que pueden dañar los fotosistemas, particularmente el PSII, y causar la fotoinhibición. Además de que la reducción del contenido de pigmentos es uno de los mecanismos que reducen el aporte en exceso de luz a los cloroplastos, lo que a la vez disminuye los efectos de la fotoinhibición (Pashkovskiy *et al.* 2021).

El contenido de vitamina C, fue variable bajo los tratamientos evaluados, tanto en hojas como en frutos, se ha reportado que la luz azul es más eficiente para la biosíntesis de vitamina C en comparación con la roja. Al respecto, Ntagkas *et al.* (2019) encontraron que la luz azul mejora los niveles de ASA en frutos de tomate, lo que sugiere que la variabilidad de vitamina C se deba al

tiempo de exposición de la luz. En los flavonoides hubo una tendencia positiva en la producción de este compuesto en frutos de pepino (Figura 6D), los cuales son importantes para la fotoprotección y su biosíntesis incrementa con la adición de luz azul y rojo, y se puede reducir con rojo lejano (Lazzarin *et al.* 2021). Tal vez esto se deba a que el pepino es más sensible a las longitudes de onda que el tomate, ya que el contenido de compuestos fenólicos, en hojas de pepino disminuyeron y en el caso de los frutos se conservaron en niveles adecuados, esto se debe a que los compuestos de flavonoides son todos antioxidantes y los compuestos fenólicos no todos los son (Tungmunnithum *et al.* 2018). Por otro lado, se ha demostrado que la luz azul y roja incrementan la producción de fenilpropanoides como antocianinas, flavonoides y compuestos fenólicos al modificar las transcripciones de los genes que regulan estos compuestos (Alrifai *et al.* 2019). En este sentido, Taulavuori *et al.* (2015) observaron que la biosíntesis de fenoles y flavonoides se incrementaron en lechuga roja suplementada con una composición de LED (120 W) con luz azul, 410 nm (5%), 430 nm (18%), 450 nm (48%) y 460 nm (29%), mientras que la luz azul y roja 720 nm (1.8%), 660 nm (50%), 630 nm (30%), 450 nm (11%), 430 nm (3.6%), 410 nm (0.9%) y 3500 K (2.7%) (luz blanca neutra), regulaban su producción en albahaca (*Ocimum basilicum*). Los carotenoides incrementaron en hojas y frutos de tomate (Figura 3C y 4B). Estos funcionan como fotosensibilizadores y juegan un papel importante como reguladores de ROS (Polívka y Frank 2010). Se ha comprobado que las proporciones bajas de luz rojo/rojo lejano inhiben la expresión de PSY, que es la enzima encargada de la velocidad de la ruta de los carotenoides, mientras que altas proporciones de luz rojo/rojo lejano, resultan en mayor expresión de PSY y por lo tanto inducen mayor contenido de estos compuestos (Xie *et al.* 2019). Esto indica que la suplementación durante cinco horas al día mejora los parámetros de estos compuestos, incrementando la calidad nutracéutica para los consumidores. En este sentido, se ha reportado que el gen S1PSY1 está estrechamente involucrado en la biosíntesis de licopeno en frutos de tomate tratados con luz roja (657 nm) y azul (457 nm) (Li *et al.* 2021). El receptor de la luz roja (PHY) y el de la luz azul (CRY) muestran una respuesta similar en ambas longitudes de onda. Sucede lo mismo para los genes HY5 y PIFs, lo cual sugiere que la luz azul y roja comparten mecanismos similares al inducir la activación de HY5 y PIF, y por consecuencia aumentan el contenido de licopeno en los frutos (Xie *et al.* 2019).

La calidad de los frutos varió entre el tomate y pepino (Tabla 1 y 2). Estos cambios metabólicos pueden atribuirse a la activación de diferentes vías, como las implicadas en la síntesis de aminoácidos y azúcares, sin embargo, las vías metabólicas específicas que se activan pueden depender de factores como el tipo de irradiación LED utilizada y la duración de la exposición (Ngcobo y Bertling 2021). Además, los procesos de maduración y los mecanismos moleculares subyacentes son diferentes entre frutas climatéricas y no climatéricas. Los LED, dependiendo de la longitud de onda específica, pueden tener diferentes impactos en los procesos moleculares en frutas climatéricas y no climatéricas (Hasan *et al.* 2017). La luz rojo lejano (700-800 nm) estimula la partición de la masa seca de las frutas principalmente al aumentar la descarga de fotosintatos en la fruta a través de la regulación positiva simultánea del transporte y el metabolismo del azúcar (Ji *et al.* 2020). La luz azul (400-500 nm) puede facilitar la pérdida de humedad, al estimular la conductancia estomática y la transpiración. Por otro lado, la luz roja (600-700 nm) ayuda a retener la humedad en los tejidos de frutas y verduras (Hasan *et al.* 2017). Por su parte, Nadalini *et al.* (2017) encontraron que la luz azul (436 nm) y roja (666 nm) no modificaron las características principales de la calidad de fruto de la fresa (contenido de azúcares totales, acidez y consistencia de la pulpa),

mientas que el color y la producción de antocianinas si se modificó. Además, se ha reportado que el momento de la aplicación también modificó las características de la calidad de los frutos de tomate, la suplementación con luz matutina mejoró la calidad nutricional de los frutos, mientras que la suplementación con luz vespertina mejoró su sabor (Wang *et al.* 2022). Sin embargo, no siempre la iluminación ha mejorado la calidad de los frutos, ya que se ha reportado que con diferentes tratamientos de iluminación LED roja (638 nm) y azul (450 nm) no se modificó la firmeza en frutos de tomate, al no encontrar ninguna vía de la lignina relacionada con la iluminación LED (Ntagkas *et al.* 2020).

CONCLUSIONES

La iluminación suplementaria con LEDs puede mejorar ciertos aspectos del crecimiento y la composición química de las plantas y frutos de tomate y pepino, pero también puede tener efectos negativos. Los resultados indican que la suplementación LED influye en el crecimiento y la morfología de las plantas, aunque las respuestas varían según la intensidad de la luz y la especie vegetal. Es fundamental seleccionar las intensidades de luz azul, roja y roja lejana adecuadas para cada especie y aplicar la iluminación suplementaria LED de manera precisa para lograr los resultados deseados. Este estudio, permite identificar criterios claros en cuanto a la iluminación a través de LEDs como longitud de onda, sitio de iluminación, intensidad y tiempo de iluminación, que deben ser considerados para inducir respuestas positivas en los cultivos de tomate y pepino.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Industrias Sola Basic S.A. de C.V. por las lámparas LED proporcionadas para llevar a cabo esta investigación.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

LITERATURA CITADA

- Al-Murad M, Razi K, Jeong BR, Samy PMA, Muneer S (2021) Light emitting diodes (LEDs) as agricultural lighting: Impact and its potential on improving physiology, flowering, and secondary metabolites of crops. *Sustainability* 13(4): 1-25. <https://doi.org/10.3390/su13041985>
- Alrifai O, Hao X, Marcone MF, Tsao R (2019) Current review of the modulatory effects of LED lights on photosynthesis of secondary metabolites and future perspectives of microgreen vegetables. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 67(22): 6075-6090. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b00819>

- Arvouet-Grand A, Vennat B, Pourrat A, Legret P (1994) Standardization of propolis extract and identification of principal constituents. *Journal de Pharmacie de Belgique* 49(6): 462-468.
- Badmus UO, Klem K, Urban O, Jansen MAK (2022) A meta-analysis of the effects of UV radiation on the plant carotenoid pool. *Plant Physiology and Biochemistry* 183: 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.05.001>
- Bantis F, Gkotzamani A, Dangitsis C, Koukounaras A (2022) A light recipe including far-red wavelength during healing of grafted watermelon seedlings enhances the floral development and yield earliness. *Agriculture* 12(7): 982. <https://doi.org/10.3390/agriculture12070982>
- Bantis F, Smirnakou S, Ouzounis T, Koukounaras A, Ntagkas N, Radoglou K (2018) Current status and recent achievements in the field of horticulture with the use of light-emitting diodes (LEDs). *Scientia Horticulturae* 235: 437-451. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.058>
- Casanoves F, Balzarini M, Di-Rienzo J, Gonzalez L, Tablada M, Robledo C (2012) *InfoStat User's manual*. 295. InfoStat Group, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>. Fecha de consulta: 20 de abril 2024.
- Coelho MC, Rodrigues AS, Teixeira JA, Pintado ME (2023) Integral valorisation of tomato by-products towards bioactive compounds recovery: human health benefits. *Food Chemistry* 410: 135319. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2022.135319>
- Dannehl D, Schwend T, Veit D, Schmidt U (2021) Increase of yield, lycopene, and lutein content in tomatoes grown under continuous par spectrum led lighting. *Frontiers in Plant Science* 12: 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.611236>
- Dou H, Niu G (2020) Plant responses to light. In: Kozai T, Niu G, Takagaki M (eds) *Plant factory: An indoor vertical farming system for efficient quality food production*, second edition. Elsevier. United Kingdom. pp. 153-166. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816691-8.00009-1>
- Fukuda N (2019) Plant growth and physiological responses to light conditions. In: Anpo M, Fukuda H, Wada T (eds) *Plant factory using artificial light: Adapting to environmental disruption and clues to agricultural innovation*. Elsevier. United States. pp. 71-77. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813973-8.00008-7>
- Gajc-wolska J, Kowalczyk K, Przybysz A, Mirgos M, Orliński P (2021) Photosynthetic efficiency and yield of cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown under HPS and LED lighting in autumn–winter cultivation. *Plants* 10(10): 2042 <https://doi.org/10.3390/plants10102042>
- Hasan M, Bashir T, Ghosh R (2017) An overview of LEDs effects on the production of bioactive compounds and crop quality. *Molecules* 22: 1-12. <https://doi.org/10.3390/molecules22091420>
- Hasperué JH, Rodoni LM, Guardianelli LM, Chaves AR, Martínez GA (2016) Use of LED light for Brussels sprouts postharvest conservation. *Scientia Horticulturae* 213: 281-286. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.11.004>
- Hernández R, Kubota C (2014) Growth and morphological response of cucumber seedlings to supplemental red and blue photon flux ratios under varied solar daily light integrals. *Scientia Horticulturae* 173: 92-99. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.04.035>
- Huché-Thélier, L, Crespel, L, Gourrierc, J Le, Morel, P, Sakr, S, Leduc, N (2016) Light signaling and plant responses to blue and UV radiations-perspectives for applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 121, 22–38. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.06.009>
- Hung CY, Yen GC (2002) Antioxidant activity of phenolic compounds isolated from *Mesona procumbens* Hemsl. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50(10): 2993-2997. <https://doi.org/10.1021/jf011454y>
- Hwang H, An S, Lee B, Chun C (2020) Improvement of growth and morphology of vegetable seedlings with supplemental far-red enriched led lights in a plant factory. *Horticulturae* 6(4): 1-13. <https://doi.org/10.3390/horticulturae6040109>

- Jararat A, Techavuthiporn C, Chanchomsuek C, Nimitkeatkai H (2022) Enhancement of antioxidant activity and bioactive compounds in eggplants using postharvest LEDs irradiation. *Horticulturae* 2022 8(2): 1-10. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8020134>
- Johkan M, Shoji K, Goto F, Hashida S, Yoshihara T (2010) Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience* 45(12): 1809-1814. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.12.1809>
- Kim HJ, Yang T, Choi S, Wang YJ, Lin M Y, Liceaga AM (2020) Supplemental intracanopy far-red radiation to red LED light improves fruit quality attributes of greenhouse tomatoes. *Scientia Horticulturae* 261: 108985. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108985>
- Lazzarin M, Meisenburg M, Meijer D, Van-leperen W, Marcelis LFM, Kappers IF, Van-der Krol AR, Van-loon JJA, Dicke M (2021) LEDs Make it resilient: effects on plant growth and defense. *Trends in Plant Science* 26(5): 496-508. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.11.013>
- Li Y, Liu C, Shi Q, Yang F, Wei M (2021) Mixed red and blue light promotes ripening and improves quality of tomato fruit by influencing melatonin content. *Environmental and Experimental Botany* 185: 104407. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104407>
- Liang Y, Kang C, Kaiser E, Kuang Y, Yang Q, Li T (2021) Red/blue light ratios induce morphology and physiology alterations differently in cucumber and tomato. *Scientia Horticulturae* 281: 109995. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.109995>
- Meijer D, Meisenburg M, van-Loon JJA, Dicke M (2022) Effects of low and high red to far-red light ratio on tomato plant morphology and performance of four arthropod herbivores. *Scientia Horticulturae* 292: 110645. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110645>
- Nadalini S, Andreotti C (2017) Effects of blue and red LED lights on soilless cultivated strawberry growth performances and fruit quality. *European Journal of Horticultural Science* 82(1): 12-20. <https://doi.org/10.17660/eJHS.2017/82.1.2>
- Nagata M, Yamashita I (1992) Simple method for simultaneous determination of chlorophyll and carotenoids in tomato fruit. *Nippon Shokuhin Kogyo Gakkaishi* 39(10): 925-928. <https://doi.org/10.3136/nshkkk1962.39.925>
- Ngcobo BL, Bertling I (2021) The effect of the postharvest red and blue LED light exposure on the quality of cherry tomato. *Acta Horticulturae* 1329: 181-187. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2021.1329.22>
- Ntagkas N, de-Vos RCH, Woltering EJ, Nicole CCS, Labrie C, Marcelis LFM (2020) Modulation of the tomato fruit metabolome by LED light. *Metabolites* 10(6): 1-19. <https://doi.org/10.3390/metabo10060266>
- Ntagkas N, Woltering E, Nicole C, Labrie C, Marcelis LFM (2019) Light regulation of vitamin C in tomato fruit is mediated through photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany* 158: 180-188. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.12.002>
- Oka Y, Yamamoto K (2019) Photoreceptor-mediated plant development. In: Anpo M, Fukuda H, Wada T (eds) *Plant factory using artificial light: Adapting to environmental disruption and clues to agricultural innovation*. Elsevier. United States. pp. 111-117. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813973-8.00011-7>
- Paik I, Huq E (2019) Plant photoreceptors: multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 92: 114-121. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2019.03.007>
- Paponov M, Kechasov D, Lacek J, Verheul MJ, Paponov IA (2020) Supplemental light-emitting diode inter-lighting increases tomato fruit growth through enhanced photosynthetic light use efficiency and modulated root activity. *Frontiers in Plant Science* 10: 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01656>
- Pashkovskiy P, Kreslavski V, Khudyakova A, Ashikhmin A, Bolshakov M, Kozhevnikova A, Kosobryukhov A, Kuznetsov VV, Allakhverdiev SI (2021) Effect of high-intensity light on the photosynthetic activity, pigment content and expression of light-dependent genes of photomorphogenetic *Solanum*

- lycopersicum* hp mutants. *Plant Physiology and Biochemistry* 167: 91-100. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.033>
- Paucek I, Pennisi G, Pistillo A, Appolloni E, Crepaldi A, Calegari B, Spinelli F, Cellini A, Gabarrell X, Orsini F, Gianquinto G (2020) Supplementary LED interlighting improves yield and precocity of greenhouse tomatoes in the mediterranean. *Agronomy* 10(7): 1002. <https://doi.org/10.3390/agronomy10071002>
- Polívka T, Frank HA (2010) Light harvesting by carotenoids. *Accounts of Chemical Research* 43(8): 1125-1134.
- Roeber VM, Bajaj I, Rohde M, Schmülling T, Cortleven A (2021) Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants. *Plant Cell and Environment*, 44(3): 645-664. <https://doi.org/10.1111/pce.13948>
- Steiner AA (1961) A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil* 15(2): 134-154. <https://doi.org/10.1007/BF01347224>
- Stuemky A, Uchanski ME (2020) Supplemental light-emitting diode effects on the growth, fruit quality, and yield of two greenhouse-grown strawberry (*Fragaria × ananassa*) cultivars. *HortScience* 55(1): 23–29. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14113-19>
- Taulavuori K, Hyöky, V, Oksanen J, Taulavuori E, Julkunen-tiitto R (2015) Species-specific differences in synthesis of flavonoids and phenolic acids under increasing periods of enhanced blue light. *Environmental and Experimental Botany* 121: 145-150. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.04.002>
- Tungmunnithum D, Thongboonyou A, Pholboon A, Yangsabai A (2018) Flavonoids and other phenolic compounds from medicinal plants for pharmaceutical and medical aspects: an overview. *Medicines* 5(3): 93. <https://doi.org/10.3390/medicines5030093>
- Wang S, Jin N, Jin L, Xiao X, Hu L, Liu Z, Wu Y, Xie Y, Zhu W, Lyu J, Yu J (2022) Response of tomato fruit quality depends on period of led supplementary light. *Frontiers in Nutrition* 9: 1-13. <https://doi.org/10.3389/fnut.2022.833723>
- Xie B, Wei J, Zhang Y, Song S, Su W, Sun G, Hao Y, Liu H (2019) Supplemental blue and red light promote lycopene synthesis in tomato fruits. *Journal of Integrative Agriculture* 18(3): 590-598. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62062-3](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62062-3)
- Yamori W (2020) Photosynthesis and respiration. In: Kozai T, Niu G, Takagaki M (eds) *Plant factory: An indoor vertical farming system for efficient quality food production*, second edition. Elsevier. United Kingdom. pp. 197-206. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816691-8.00012-1>
- Yu Z, Dahlgren RA (2000) Polyphenols in conifer foliage. *Journal of Chemical Ecology* 26(9): 2119-2140.
- Zhang S, Ma J, Zou H, Zhang L, Li S, Wang Y (2020) The combination of blue and red LED light improves growth and phenolic acid contents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Industrial Crops and Products* 158: 112959. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112959>
- Zou J, Zhou C, Xu H, Cheng R, Yang Q, Li T (2020) The effect of artificial solar spectrum on growth of cucumber and lettuce under controlled environment. *Journal of Integrative Agriculture* 19(8): 2027-2034. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63209-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63209-9)