



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Respuesta ecofisiológica de la fresa cultivada en condiciones protegidas y en campo abierto

María Mercedes Pérez Trujillo

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2021

Respuesta ecofisiológica de la fresa cultivada en condiciones protegidas y en campo abierto

María Mercedes Pérez Trujillo

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Doctor en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D. Gerhard Fischer

Codirectora:

Dr Sci. Química Luz Mariana Melgarejo M.

Línea de Investigación:

Fisiología de Cultivos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2021

A Dios

A mi familia

Al desarrollo de la Horticultura en mi país

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

María Mercedes Pérez Trujillo

27/08/2022

Agradecimientos

A los Profesores Gerhard Fischer y Luz Marina Melgarejo Muñoz de la Universidad Nacional de Colombia por sus orientaciones durante todo el proceso de la investigación y por su invaluable contribución en mi formación académica e investigativa.

A la Universidad Militar Nueva Granada por su apoyo económico para el desarrollo de mis estudios doctorales.

Al programa de Tecnología en Gestión y Producción Hortícola, en especial a sus Profesoras, y al Laboratorio de Horticultura de la Universidad Militar Nueva Granada (UMNG) por facilitar la infraestructura para establecer las áreas experimentales y por el préstamo de equipos.

Al Profesor Juan Carlos Suárez Salazar de la Universidad de la Amazonia por sus orientaciones, por el préstamo de los equipos para la evaluación del intercambio gaseoso y por facilitar el apoyo técnico del Ing. Jhon Eduar Noriega durante las mediciones.

Al Profesor Ericsson David Coy Barrera de la UMNG por abrirme las puertas del Laboratorio de Química Biorgánica para la evaluación de los compuestos fenólicos.

Al Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal del Departamento de Biología de la Universidad Nacional sede Bogotá por el préstamo de equipos y al Laboratorio de Calidad y Poscosecha de Productos Agrícolas de la Facultad de Ciencias Agrarias por la determinación de azúcares y ácidos orgánicos en las frutas.

A la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional sede Bogotá, por su apoyo para la financiación parcial de la investigación a través del proyecto Hermes 46135.

Al Profesor Aquiles Darghan por sus orientaciones iniciales para los análisis estadísticos, al MSc. Juan Sebastián Gutiérrez y al MSc. Alexander Sabogal por su colaboración en la ejecución de dichos análisis.

A Víctor Hormiga, Jhon Fredy Gutiérrez, Dumar Pérez y Jimy Garzón de la TGPH y a Lizeth Rubio de la Maestría en Biología Aplicada de la UMNG por su apoyo invaluable para el desarrollo de los experimentos en campo y laboratorio.

A las personas que me acompañaron con su amistad durante este proceso, en especial a la Bióloga MSc. Alejandra Pedraza por la revisión de los resúmenes en inglés.

A mis padres Donaldo y Mary, a mi esposo Mauricio y a mi hija Mariana por su amor, por su paciencia, por su soporte, por creer en mí y por su compañía constante.

Resumen

Respuesta ecofisiológica de la fresa cultivada en condiciones protegidas y en campo abierto

Esta investigación comparó la respuesta ecofisiológica de la fresa (*Fragaria × ananassa* Duch.) 'Monterey' cultivada en condiciones protegidas bajo invernadero no climatizado con cubierta de polietileno (INV) y en campo abierto (CA), y su relación con factores micrometeorológicos, en Cajicá (2.562 msnm; Cundinamarca, Colombia). Se evaluaron el desempeño fotosintético, el intercambio gaseoso, las relaciones hídricas y el crecimiento en diferentes estados del desarrollo vegetativo y reproductivo de las plantas, así como el rendimiento y las características fisicoquímicas relacionadas con los atributos organolépticos y funcionales de los frutos en cuatro momentos de cosecha durante los primeros seis meses de producción. En ambos ambientes de cultivo se obtuvo un alto rendimiento fotoquímico potencial del PSII (F_v/F_m), alrededor de 0,83, sin embargo, bajo INV las plantas se aclimataron a la menor radiación, presentando menor quenching fotoquímico (qP), mayor quenching no fotoquímico (NPQ), mayor área foliar específica (SLA), menor contenido de carotenoides (c_{x+c}), inferior relación entre clorofila a y b (chl_a/chl_b), mientras que la respuesta de fotosíntesis al CO_2 (A_n/C_i) fue similar entre los ambientes. El mejor desempeño fotosintético de las plantas en CA se reflejó en una mayor tasa de transporte de electrones (J), mayor quenching fotoquímico (qP) y tasa más alta de fotosíntesis neta tanto máxima (A_{max}) como promedio diaria (A_n). El aumento en la radiación PAR, la temperatura del aire (T_a) y el descenso en el déficit de presión de vapor (DPV) favorecieron mayor A_n . Consecuentemente, en CA se encontraron mayores tasas de crecimiento relativo (RGR) y de asimilación neta (NAR), con superior acumulación de biomasa seca total por planta. El índice de cosecha (HI) y el número de frutos fueron similares para ambos ambientes, pero en CA se encontró mayor partición de asimilados hacia éstos, cuyo peso seco individual fue 13,5 % superior al del INV, contribuyendo a que el rendimiento (g/planta) fuera 20 % mayor en CA. El gradiente hídrico entre el sustrato,

la planta y la atmósfera fue más favorable en CA, donde mayor humedad volumétrica del sustrato (Θ_{vol}), T_a más baja y menor DPV, junto con mayor PAR, permitieron mayor conductancia estomática (g_s) y A_n , con un 15 % menos de agua evapotranspirada desde el trasplante hasta finalizar la primera cosecha (EVT_{acum}). La menor g_s que presentaron las plantas bajo INV durante la etapa vegetativa y la floración, les permitió conservar un Ψ_{wfol} hacia el mediodía y una turgencia de los tejidos de la hoja (CRA) que fueron similares a los registrados en las plantas de campo abierto; sin embargo, la disminución en la PAR limitó A_n y la acumulación de biomasa y el rendimiento. El uso eficiente del agua, evaluado desde el intercambio gaseoso (WUE_{int} y WUE_{ext}) y a través de la producción de biomasa (WUE_p) y del rendimiento del cultivo (WUE_c) con relación a EVT_{acum} , fue superior en CA. Las condiciones de cultivo en CA permitieron ofrecer frutos con mayor calidad organoléptica, siendo 38,5 % más firmes, con el color de la piel más brillante (L^*) e intenso (C^*), aunque con similar tonalidad roja (h) y contenido de agua (CH) que en INV. Los sólidos solubles totales (SST) de los frutos fueron similares, mientras que la acidez total titulable (ATT) resultó superior en INV y especialmente el ácido ascórbico con 58 % más de contenido, sin embargo, el índice de dulzor de las fresas (SST/ATT) fue más bajo en este ambiente. La cantidad de compuestos fenólicos totales de los frutos resultó 31 % superior en CA y correlacionó con su mayor capacidad antioxidante (menor $IC50_{fenol}$), mientras que las antocianinas fueron 32 % más abundantes en los frutos bajo INV. El aumento de la PAR, desde 50 días antes de la cosecha, incrementó la biomasa, STT y C^* de los frutos. Baja T_a y humedad relativa del aire (HRa) y alta PAR aumentaron la firmeza. La ATT y el contenido de ácido ascórbico incrementaron ante mayor T_a , baja HRa y alta PAR. Los compuestos fenólicos totales aumentaron en baja T_a y alta PAR, mientras que las antocianinas incrementaron con T_a . En conclusión, el ambiente de cultivo en CA fue más favorable para el desempeño fotosintético, el intercambio gaseoso, las relaciones hídricas y el crecimiento de las plantas de fresa 'Monterey', así como para el rendimiento y la calidad organoléptica de los frutos, presentando mayor contenido de compuestos fenólicos totales y capacidad antioxidante, aunque los frutos producidos bajo INV tuvieron mayor contenido de antocianinas y de ácido ascórbico.

Palabras clave: tasa de fotosíntesis neta, fluorescencia de la clorofila a, conductancia estomática, potencial hídrico foliar, evapotranspiración, uso eficiente del agua, rendimiento, biomasa, SST/ATT , compuestos fenólicos, antocianinas, capacidad antioxidante.

Abstract

Ecophysiological response of strawberry grown in protected conditions and in open field

This research compared the ecophysiological response of the 'Monterey' strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) grown in a protected crop under a non-heated greenhouse with a polyethylene cover (GR) and in open field (OF), and its relationship with micrometeorological factors, in Cajica (2,562 m a.s.l.; Cundinamarca, Colombia). Photosynthetic performance, gas exchange, water relations and growth were evaluated in different plant stages of vegetative and reproductive development, as well as the yield and physicochemical characteristics related to the organoleptic and functional fruits attributes in four moments of harvest during the first six months of production. In both environments, a high potential quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) was obtained, about 0.83, however, under GR the plants acclimatized to the lower radiation, presenting less photochemical quenching (qP), greater non-photochemical quenching (NPQ), greater specific leaf area (SLA), lower content of carotenoids (c_{x+c}), lower chlorophyll a and b ratio (chl_a/chl_b), while the photosynthetic CO_2 response P_n/C_i was similar. The photosynthetic performance of the plants in OF was better, reflected in a higher electron transport rate (J), higher photochemical quenching (qP) and a higher net photosynthetic rate, both maximum (P_{max}) and diurnal average (P_n). The increase in PAR radiation, air temperature (T_a) and the decrease in the vapor pressure deficit (VPD) favored higher P_n . Consequently, in OF higher relative growth rate (RGR) and net assimilation rate were found (NAR), with higher total biomass per plant. The harvest index (HI) and the number of fruits were similar in both crop environments, but in OF a greater assimilates partition towards these was found, whose individual dry weight was 13.5 % higher than in GR, causing the yield (g/plant) to be 20 % higher in OF. The water gradient between the substrate, the plant and the atmosphere was more favorable in OF, where higher volumetric humidity of the substrate (Θ_{vol}), moderate T_a and lower VPD, together with higher PAR, allowed greater stomatal conductance (g_s) and P_n with 15% less evapotranspiration from planting to finish first harvest (EVT_{accum}). The lower g_s in GR during vegetative and flowering stages allowed to conserve a noon Ψ_{wfol} as well as maintaining a leaf relative water content (RWC) similar to OF; however, the decrease in PAR limited P_n and the biomass accumulation and crop yield. The water use

efficiency was higher in OF, evaluated from gas exchange (WUE_{int} and WUE_{ext}) and through biomass production (WUE_p) and crop yield (WUE_c) related to EVT_{accum} . The OF crop conditions allowed to offer fruits with higher organoleptic quality, being 38.5% firmer, with brighter (L^*) and more intense (C^*) color skin, although with a similar red hue (h) and water content (CH) than in GR. Total soluble solids of fruits (TSS) were similar, while total titratable acidity (TTA) and mainly ascorbic acid content with 58 % more, were higher in GR, with a lower sweetness index (TSS/TTA). Total phenolic compounds content in fruits was 31% higher in OF and correlated with higher antioxidant capacity (lower $IC50_{phenol}$), while anthocyanins were 32% more abundant in fruits grown in GR. The increase in PAR, from 50 days before harvest, increased the dry weight, TSS and C^* of the fruits. Low T_a and relative humidity of the air (RHa) and high PAR increased the firmness. TTA and ascorbic acid increased with higher T_a , low RHa and high PAR. Total phenolic compounds increased at low T_a and high PAR, while anthocyanins increased with higher T_a . In conclusion, the growing environment in OF was more favorable for the photosynthetic performance, gas exchange, water relations and growth of the 'Monterey' strawberry plants, as well as for the yield and organoleptic fruits quality, having higher content of total phenolic compounds and antioxidant capacity, although the fruits produced in GR had higher content of anthocyanins and ascorbic acid.

Keywords: net photosynthetic rate, chlorophyll a fluorescence, stomatal conductance, leaf water potential, evapotranspiration, water use efficiency, crop yield, dry weight, TSS/TTA , phenolic compounds, anthocyanins, antioxidant capacity.

Contenido

	Pág.
Resumen	XI
Lista de figuras.....	XVIII
Lista de tablas	XX
Lista de Símbolos y abreviaturas.....	XXII
1. Introducción general.....	1
1.1 Objetivos.....	9
1.2 Bibliografía	9
2. Desempeño fotosintético e intercambio gaseoso durante el desarrollo de plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas bajo invernadero y campo abierto en una zona altoandina	17
2.1 Resumen.....	17
2.2 Abstract.....	18
2.3 Introducción.....	19
2.4 Metodología	22
2.4.1 Sitio de estudio, descripción de las áreas experimentales, material vegetal y manejo agronómico de las unidades experimentales	22
2.4.2 Contenido de pigmentos fotosintéticos	24
2.4.3 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación ($A_n/PPFD$).....	25
2.4.4 Parámetros de fluorescencia de la clorofila a a diferentes niveles de radiación	26
2.4.5 Respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i).....	26
2.4.6 Comportamiento del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a durante el día	27
2.4.7 Área foliar, biomasa total e índices de crecimiento	27
2.4.8 Análisis de datos.....	28
2.5 Resultados	29
2.5.1 Contenido de pigmentos fotosintéticos	29
2.5.2 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación ($A_n/PPFD$).....	29
2.5.3 Parámetros de fluorescencia de la clorofila a diferentes niveles de radiación	30
2.5.4 Respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i).....	34
2.5.5 Comportamiento del intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila.....	35
2.5.6 Área foliar, biomasa e índices de crecimiento	44
2.6 Discusión	48
2.7 Conclusiones.....	57

2.8	Bibliografía.....	59
3.	Relaciones hídricas en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto y bajo invernadero en una zona altoandina	67
3.1	Resumen	67
3.2	Abstract	68
3.3	Introducción	69
3.4	Metodología.....	71
3.4.1	Localización, descripción de áreas y de unidades experimentales y su manejo	71
3.4.2	Registro de las condiciones micrometeorológicas en cada ambiente de cultivo	73
3.4.3	Manejo del riego en las unidades experimentales	73
3.4.4	Conductancia estomática, contenido relativo de agua y potencial hídrico foliar y humedad volumétrica del sustrato.....	74
3.4.5	Evapotranspiración.....	75
3.4.6	Tasa de fotosíntesis neta	76
3.4.7	Área foliar y biomasa seca total.....	77
3.4.8	Rendimiento agronómico, número de frutos recolectados e índice de cosecha	77
3.4.9	Uso eficiente del agua	78
3.4.10	Análisis de datos	78
3.5	Resultados.....	79
3.5.1	Fluctuación diurna de condiciones micrometeorológicas	79
3.5.2	Conductancia estomática y potencial hídrico foliar	80
3.5.3	Tasa de fotosíntesis neta	85
3.5.4	Área foliar y biomasa.....	86
3.5.5	Rendimiento agronómico, número de frutos recolectados e índice de cosecha	87
3.5.6	Evapotranspiración por planta	88
3.5.7	Uso eficiente del agua	89
3.6	Discusión	89
3.7	Conclusiones	96
3.8	Bibliografía.....	97
4.	Características fisicoquímicas de frutos de fresa ‘Monterey’ producidos en campo abierto y bajo invernadero en una zona altoandina	103
4.1	Resumen	103
4.2	Abstract	104
4.3	Introducción	105
4.4	Metodología.....	110
4.4.1	Lugar de estudio, descripción de las áreas y unidades experimentales.....	110
4.4.2	Variables micrometeorológicas.....	111
4.4.3	Rendimiento del cultivo y calidad comercial	112
4.4.4	Tiempo de desarrollo desde botón floral a cosecha del fruto	112
4.4.5	Épocas de cosecha y toma de muestras de frutos	113
4.4.6	Evaluación del peso fresco, color, firmeza, peso seco y contenido de agua	113
4.4.7	Determinación de los sólidos solubles totales y la acidez total titulable	114
4.4.8	Extracción y cuantificación de ácido ascórbico	115

4.4.9 Extracción y cuantificación de compuestos fenólicos y antocianinas monoméricas totales y evaluación de la capacidad antioxidante	115
4.4.10 Análisis de datos.....	117
4.5 Resultados	118
4.5.1 Rendimiento del cultivo y categorías comerciales de calidad	118
4.5.2 Tiempo de desarrollo desde botón floral a cosecha del fruto	119
4.5.3 Condiciones micrometeorológicas entre temporadas de cosecha.....	120
4.5.4 Efecto del ambiente de cultivo y de la temporada de cosecha sobre las características fisicoquímicas de los frutos.....	120
4.5.5 Influencia del microclima en las características fisicoquímicas de los frutos	127
4.5.6 Relaciones entre las características fisicoquímicas de los frutos	131
4.6 Discusión	134
4.6.1 Fenología.....	135
4.6.2 Rendimiento y tamaño de los frutos.....	136
4.6.3 Firmeza.....	140
4.6.4 Color.....	142
4.6.5 SST, ATT, relación SST/ATT y ácido ascórbico.....	145
4.6.6 Compuestos fenólicos, antocianinas y capacidad antioxidante	150
4.7 Conclusiones.....	155
4.8 Bibliografía	157
5. Consideraciones finales y conclusiones.....	171
A. Anexo: Áreas experimentales establecidas en cada ambiente de cultivo.	177
B. Anexo: Ficha técnica de la lámina de polietileno AgrocLEAR® (PQA) empleada para la cubierta del invernadero.....	179
C. Anexo: Análisis fisicoquímico del sustrato empleado	181
D. Anexo: Unidades experimentales utilizadas en el estudio.....	183
E. Anexo: Estados fenológicos de las plantas de fresa ‘Monterey’ evaluados durante el estudio	185
F. Anexo: Microclima diario en cada ambiente de cultivo.....	187
G. Anexo: Producción de fresa durante los primeros seis meses en cada ambiente de cultivo	189
H. Anexo: Pérdidas y daños en la fruta en cada ambiente de cultivo.....	191
I. Anexo: Clasificación de la fruta cosechada en categorías de calidad	193

Lista de figuras

	Pág.
Figura 2-1: Rendimiento cuántico fotoquímico del PSII (F_v / F_m) en fresa 'Monterey' cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos.	32
Figura 2-2: Parámetros de fluorescencia de la clorofila a a diferentes niveles de intensidad lumínica (PPFD), en fresa 'Monterey' cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (Vegetativo I, Floración y Fructificación).	33
Figura 2-3: Fluctuación diurna de la temperatura y humedad relativa del aire, el déficit de presión de vapor del aire (DPV) y la radiación PAR directa, en los ambientes de cultivo de fresa 'Monterey' en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), registrada en diferentes horarios, durante los días de evaluación del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a.	36
Figura 2-4: Fluctuación diurna de variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV).	38
Figura 2-5: Comportamiento de variables relacionadas con intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.	40
Figura 2-6: Valores medios de tasa de crecimiento relativo (RGR) y tasa de asimilación neta (NAR), calculados entre diferentes estados fenológicos, en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).	47
Figura 3-1: Fluctuación de las condiciones micrometeorológicas diurnas registradas en diferentes intervalos horarios (6:00 am a 6:00 pm), durante los días de evaluación en las plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en Cajicá (Colombia).	81
Figura 3-2: Conductancia estomática (g_s) durante el día y en diferentes estados de desarrollo en plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).	82
Figura 3-3: Potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) y contenido relativo de agua (CRA) medidos a las 6:00 am y a la 1:00 pm en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en diferentes estados fenológicos de las plantas.	84

Figura 3-4: Tasa de fotosíntesis neta en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en diferentes estados del desarrollo vegetativo y reproductivo.....	86
Figura 3-5: Evapotranspiración promedio diaria en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en Cajicá (Colombia), durante diferentes estados de su desarrollo vegetativo y reproductivo.....	88
Figura 4-1: Curva de supervivencia, que representa la probabilidad de que no se presente la cosecha del fruto (90-100 % de la superficie color rojo brillante) en función del tiempo transcurrido, en días calendario, desde el botón floral (primario, cerrado y en el fondo de la roseta), para la fresa ‘Monterey’ cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).	119
Figura 4-2: Temperatura del aire (máxima, promedio, mínima), humedad relativa (máxima, promedio, mínima), radiación PAR (promedio) y precipitación (total), registradas durante cuatro temporadas de cosecha (C1, C2, C3 y C4) *, en los cultivos de fresa ‘Monterey’ bajo invernadero (INV) y campo abierto (CA), en Cajicá (Colombia).	121
Figura 4-3: Peso fresco y seco individual de fresas ‘Monterey’ recolectadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).	122
Figura 4-4: Luminosidad (L^*), saturación del color (C^*) y matiz ó ángulo hue (h) en la piel de fresas ‘Monterey’ cosechadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de recolección (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).	123
Figura 4-5: Contenido de sólidos solubles totales (SST), acidez total titulable (ATT), índice de madurez o dulzor (SST/ATT) y contenido de ácido ascórbico (mg/100 g de peso fresco) en fresas ‘Monterey’ recolectados en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).	125
Figura 4-6: Contenido de compuestos fenólicos totales (μg EAG/g fruta seca) y de antocianinas totales (mg de equivalentes de P-3-g/100 g fruta seca) y capacidad antioxidante (μg del extracto/mL de solución), evaluada sobre extractos fenólicos ($IC50_{\text{fenol}}$) y extractos antociánicos ($IC50_{\text{anto}}$), en fresas ‘Monterey’ recolectadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).	126

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2-1: Valores medios diarios de variables microclimáticas registradas durante el experimento en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).....	24
Tabla 2-2: Contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de fresa 'Monterey' cultivadas en Cajicá (Colombia) en los ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV), en diferentes estados fenológicos (EST).	30
Tabla 2-3: Valores estimados para parámetros de curvas $A_n/PPFD$ ajustadas al modelo hiperbólico de Michaelis Menten (Givnish et al., 2004), para fresas 'Monterey' sembradas en dos ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (EST).	31
Tabla 2-4: Valores estimados para los parámetros de curvas de respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i), siguiendo el modelo FvCB aplicando el método de Duursma (2015), para fresa 'Monterey' sembrada en dos ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (EST).	35
Tabla 2-5: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.	41
Tabla 2-6: Modelos de regresión lineal múltiple para variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a con factores micrometeorológicos, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.	42
Tabla 2-7: Correlaciones de Pearson y de Spearman obtenidas al comparar entre si las variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila, en fresas 'Monterey' establecidas tanto en campo abierto como bajo invernadero en Cajicá, Colombia.	45
Tabla 2-8: Área foliar y biomasa seca total por planta y área foliar específica (SLA) en fresa 'Monterey' sembrada en dos ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (EST).	46
Tabla 3-1: Variables micrometeorológicas registradas de 6:00 am a 6:00 pm durante los días de evaluación, en las áreas experimentales del cultivo de fresa 'Monterey' de campo abierto (CA) e invernadero (INV), en Cajicá (Colombia).	80
Tabla 3-2: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre la conductancia estomática (g_s) y el potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) con factores micrometeorológicos del ambiente de	

cultivo, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.	83
Tabla 3-3: Modelos de regresión lineal múltiple para la conductancia estomática (g_s) con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.....	83
Tabla 3-4: Modelos de regresión lineal simple para el potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.	86
Tabla 3-5: Comparación del crecimiento, el rendimiento, la evapotranspiración y el uso eficiente del agua, en plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.....	87
Tabla 4-1: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre características fisicoquímicas de los frutos y variables micrometeorológicas, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.....	129
Tabla 4-2: Modelos de regresión lineal múltiple entre características fisicoquímicas de los frutos y variables micrometeorológicas, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.....	130
Tabla 4-3: Correlaciones de Pearson entre características fisicoquímicas de las fresas 'Monterey' cosechadas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.	132
Tabla 4-4: Correlaciones de Spearman entre características fisicoquímicas de fresas 'Monterey' cosechadas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.	133

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolos

Símbolo	Término
Φ	Rendimiento cuántico aparente de la fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol}$ fotones)
Φ_{PSII}	Eficiencia fotoquímica operacional del PSII
Ψ_{wfol}	Potencial hídrico foliar (MPa)
Θ_{vol}	Humedad volumétrica del sustrato (%)

Abreviaturas

Abreviatura	Término
AMB	Ambiente de cultivo
A_{max}	Tasa de fotosíntesis neta máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
A_n	Tasa de fotosíntesis neta ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
ATT	Acidez total titulable (g ácido cítrico / 100 g fruta fresca)
C^*	Chroma o saturación del color de la piel del fruto
CA	Campo abierto
C_a	Concentración de CO_2 atmosférico (ppm)
CH	Contenido de agua en el fruto (%)
chl_a	Contenido de clorofila a (mg cm^{-2})
$chl_{a/b}$	Relación del contenido de la clorofila a / clorofila b

Abreviatura	Término
chl_{a+b}	Contenido de clorofilas totales (mg cm^{-2})
chl_b	Contenido de clorofila b (mg cm^{-2})
C_i	Concentración de CO_2 intercelular (ppm)
COS	Temporada de cosecha (C1, C2, C3, C4)
CRA	Contenido relativo de agua (%)
C_{x+c}	Contenido de carotenoides totales (mg cm^{-2})
DDS	Días calendario después de la siembra o trasplante
DPV	Déficit de presión de vapor del aire (kPa)
E	Tasa de transpiración ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
EST	Estado fenológico
EVT_{acum}	Evapotranspiración acumulada (L/planta)
EVT_{diaria}	Evapotranspiración diaria (mL/planta/día)
F_v / F_m	Eficiencia fotoquímica potencial del PSII
g_s	Conductancia estomática ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
h	Matiz o tonalidad de la piel del fruto; ángulo hue ($^\circ$)
HI	Índice de cosecha (%)
HRa	Humedad relativa del aire (%)
IC50	Concentración inhibitoria 50 (μg del extracto/mL de solución)
$IC50_{anto}$	Concentración inhibitoria 50 evaluada sobre los extractos de antocianinas (μg del extracto/mL de solución)
$IC50_{fenol}$	Concentración inhibitoria 50 evaluada sobre los extractos de compuestos fenólicos totales (μg del extracto/mL de solución)
INV	Invernadero
J	Tasa de transporte de electrones ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
J_{max}	Tasa máxima de regeneración de RuBP controlada por el transporte de electrones ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Abreviatura	Término
<i>L*</i>	Luminosidad de la piel del fruto
<i>NAR</i>	Tasa de asimilación neta ($\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)
<i>NPQ</i>	Quenching no fotoquímico
<i>PAR</i>	Radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>PPFD</i>	Densidad de flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>PCL</i>	Punto de compensación lumínica ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>PSL</i>	Punto de saturación lumínica ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>qP</i>	Quenching fotoquímico
<i>R_D</i>	Tasa de respiración mitocondrial en condiciones de luz ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>R_d</i>	Tasa de respiración en oscuridad ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>RGR</i>	Tasa de crecimiento relativo ($\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$)
<i>SLA</i>	Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$)
<i>T_a</i>	Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$)
<i>SST</i>	Sólidos solubles totales ($^{\circ}\text{Brix}$)
<i>SST / ATT</i>	Índice de dulzor o de madurez
<i>T_l</i>	Temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$)
<i>UE</i>	Unidad experimental
<i>V_{cmax}</i>	Tasa o velocidad máxima de carboxilación ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>UV</i>	Radiación ultravioleta ($\mu\text{W cm}^{-2}$)
<i>WUE_c</i>	Uso eficiente del agua del cultivo (g L^{-1})
<i>WUE_{ext}</i>	Uso eficiente del agua extrínseco ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$)
<i>WUE_{int}</i>	Uso eficiente del agua intrínseco ($\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O}$)
<i>WUE_p</i>	Uso eficiente del agua productivo (g L^{-1})

1. Introducción general

La fresa (*Fragaria × ananassa* Duch.) es considerada la fruta blanda de mayor importancia económica en el mundo, produciéndose comercialmente en 76 países (Simpson, 2018). La producción mundial de esta fruta para el año 2018 estuvo alrededor de 8,3 millones de toneladas, mostrando una tasa de crecimiento anual entre 2008 y 2018 cercana al 3,5 %, así como un aumento en el área sembrada del 2,5 % por año y en rendimiento del 8,4 %. China es el principal productor con el 35,6 % de la producción mundial y en los primeros lugares se encuentran también Estados Unidos con el 15,5 %, seguido de México con el 7,8 %, Turquía con el 5,3 % y España y Egipto cada uno con aproximadamente el 4 % (FAOSTAT, 2018).

La producción de fresa continúa incrementándose particularmente en Asia, en el Norte y Centro de América y en el Norte de África, en respuesta a su demanda en varias partes del mundo. Seguido del desarrollo de la industria de la fresa que se dio en California, se ha dado una rápida expansión de las industrias locales en la región Mediterránea y en Sur América y Australia (Simpson, 2018).

La producción de fresa en Colombia se ha duplicado en los últimos cinco años, pasando, desde 2013 a 2018, de 42.451,06 t a 85.010,5 t, así mismo, ha tenido un incremento del 80 % en el área cultivada alcanzando las 2.161,48 ha en el mismo periodo y el rendimiento promedio nacional ha aumentado 11 %, llegando a las 39 t ha⁻¹ (Agronet, 2018). Estos rendimientos son superiores al promedio mundial que está en 22,4 t ha⁻¹ y son superados por Estados Unidos, España, México e Israel que registran las mayores cifras con 65, 49 y 48 t ha⁻¹, pero se acercan a los reportados en Israel y Egipto con 44 y 41 t ha⁻¹, respectivamente (FAOSTAT, 2018). Un alto rendimiento en Colombia es posible debido a su producción continua durante todo el año, con picos de cosecha que ocurren aproximadamente cada tres a cinco meses (Kirschbaum y Hancock, 2000; Grijalba et al., 2015). Además, los cultivares de día corto y día neutro, con bajos requerimientos de frío,

han mostrado una adecuada adaptación (Flórez y Mora, 2010), predominando las variedades obtenidas por la Universidad de California (UC) (Kirschbaum et al., 2017).

A pesar que la fresa en Colombia es considerada como un cultivo menor, ya que su área de siembra es inferior a las 5.000 ha (Agronet, 2018), esta especie siempre ha ocupado un lugar importante dentro de las agendas nacionales de investigación y en las iniciativas gubernamentales para garantizar la seguridad alimentaria y nutricional de la población colombiana que se diseñan a escala regional, como el caso del Corredor Tecnológico y Agroindustrial Bogotá y Cundinamarca (CTA) (Millán, 2017) y dentro de los planes de fomento para incrementar la producción nacional, como el caso del Plan Nacional de Fomento Hortofrutícola (PNFH, 2012-2022) (Asohofrucol, 2012).

Los materiales genéticos que han sido liberados por los programas de fitomejoramiento de fresa, así como los variados sistemas de cultivo que se han desarrollado para su aclimatación a las condiciones particulares de las diferentes regiones productoras, han hecho que esta especie pueda cultivarse en diversas zonas del mundo y que haya oferta durante todo el año. Es así como la fresa se produce tanto en zonas muy frías y continentales en latitudes altas (Mezzetti et al, 2018), como en regiones subtropicales y tropicales (Kirschbaum et al., 2017; Samtani et al., 2019). Dentro de los desarrollos más notables que ha tenido este cultivo en su historia ha sido el pasar de un corto periodo de producción, ocasionado por la influencia de la temperatura y del fotoperiodo en la inducción floral (Darnell et al., 2003), y de un rendimiento modesto con frutas de tamaño pequeño y poco firmes, a un cultivo altamente productivo, con un periodo de cosecha que se extiende durante un largo periodo durante el año, con frutos de tamaño grande y firmes que pueden ser comercializados a grandes distancias (Simpson, 2018).

La fresa es una fruta que tiene muy buena aceptación por parte de los consumidores quienes la consideran saludable y con un precio razonable, siendo una comida popular y de fácil preparación, que está disponible casi todo el año (Wang et al., 2017), lo que ha conducido a su cómoda incorporación en la dieta humana (Simpson, 2018).

El fruto es muy apetecido gracias a sus propiedades organolépticas, como color, aroma y sabor y además es rico en una amplia variedad de compuestos nutritivos, no nutritivos y bioactivos valiosos para la salud humana. Numerosos estudios han destacado su abundancia en compuestos bioactivos fenólicos como flavonoides, antocianinas, elagitaninos, ácidos fenólicos, en especial los ácidos gálico y elágico, así como en vitamina

C, que le confieren un alto potencial antioxidante, anticancerígeno, antimutagénico, antimicrobial, anti-inflamatorio y con propiedades antineurodegenerativas (Giamperi et al., 2014; Nile y Park, 2014). Así mismo, es una fuente importante de azúcares, de fibra dietaria y de minerales (Akhatou y Fernández, 2014; Nile y Park, 2014).

Estudios epidemiológicos han demostrado que sus principales compuestos bioactivos son efectivamente absorbidos y metabolizados por el organismo, como el caso de la pelargonidina 3-glucósido, la antocianina más abundante en la fruta, que es rápidamente absorbida en el tracto digestivo, con muy bajos porcentaje de recuperación en la orina (Felgines et al., 2007). Se ha comprobado que después del consumo de esta fruta, principalmente en fresco, se incrementan los niveles de vitamina C y de α -caroteno, aumenta la actividad antioxidante y decrece la cantidad de compuestos radicales en el plasma sanguíneo de seres humanos (Azzini et al., 2010). Precisamente por su alto contenido de antioxidantes, especialmente de vitamina C, se ha recomendado su ingesta para estimular el sistema inmune como parte de una dieta terapéutica que puede ser útil para prevenir y tratar el nuevo coronavirus (Tewari et al., 2020).

Los compuestos fenólicos, el ácido ascórbico y los carotenoides presentes en los frutos de fresa tienen además diversas funciones biológicas relacionadas con el crecimiento y desarrollo de la planta y con su defensa (Nile y Park, 2014). Son los responsables de la pigmentación de los frutos, tienen funciones antimicrobiales, actúan como deterrentes contra insectos herbívoros, son protectores contra la radiación ultravioleta, quelatan metales pesados y son antioxidantes no enzimáticos contra radicales libres (Davies et al., 2017).

Aunque en el mundo predomina la producción de fresa en campo abierto (Hancock, 2020), también se cultiva bajo estructuras diseñadas para la protección de los cultivos, como los túneles, cuya adopción ha ido incrementando de manera importante en los últimos años (Neri et al., 2012), debido a que permiten extender el periodo de cosecha, incrementar el rendimiento, aumentar la vida en anaquel de los productos y mejorar su calidad (Bruce et al., 2019). Los túneles bajos o microtúneles y los túneles altos, macrotúneles o politúneles, son estructuras no climatizadas de bajo costo y de fácil adaptación a diferentes zonas de cultivo (Demchak, 2003; Lamont, 2009), que incluso se han convertido en alternativas para elevar e impulsar la producción local de alimentos (Foust-Meyer y O'Rourke, 2015). Los túneles son utilizados en las diferentes regiones productoras de fresa en el mundo,

principalmente en zonas templadas con inviernos suaves (Voća et al., 2007; Hancock, 2020), en regiones subtropicales (Kumar et al., 2010; Singh et al., 2012; Corrêa y Peres, 2013; Gündüz y Özdemir, 2014; Lozano et al., 2016) y más recientemente en los trópicos (Dávalos-González et al., 2009; Tongtraibhop et al. 2009; Flórez y Mora, 2010; Rubio et al., 2014).

Los cultivadores de fresa en el mundo están enfrentando el cambio climático con innovaciones tanto en las variedades cultivadas como en las técnicas de cultivo, sumadas a la integración de las diferentes zonas geográficas de producción, con el objetivo de que la fruta esté disponible para el mercado durante todo el año. La obtención de nuevas variedades con capacidades de aclimatación a las condiciones ambientales particulares de las diferentes regiones productoras, así como la protección de los cultivos contra las condiciones climáticas adversos, con el uso de túneles e invernaderos, hacen parte de las estrategias (Neri et al., 2012).

En Colombia existen algunas experiencias pioneras en la protección de los cultivos de fresa. Flórez y Mora (2010), Rubio et al. (2014) y Grijalba et al. (2015) destacan como ventajas para la producción de fresa en macrotúneles, una ganancia térmica entre 2 a 5 °C por encima de la temperatura ambiental, protección de los daños por heladas, lluvia directa, vientos fuertes y granizadas, precocidad en la cosecha, ahorro hídrico al disminuir las pérdidas de agua por evapotranspiración, menor incidencia de enfermedades causadas por fitopatógenos y disminución de las pérdidas de fruta por pudriciones y cosecha de frutos libres de humedad. También señalan una disminución de los costos del manejo fitosanitario en comparación con campo abierto, aunque en ocasiones se puede dar un reemplazo de los costos por el aumento en la incidencia de otros problemas fitosanitarios como ácaros, trips, mildew polvoso y la deficiencia de calcio (Rubio et al., 2014; Grijalba et al., 2015). La producción de fresa bajo estructuras protegidas es una técnica de cultivo que aún no se ha popularizado entre los productores de fresa en el país y que podría ofrecer un mayor grado de control de los factores físicos del ambiente. Por ejemplo, bajo condiciones protegidas en comparación al campo abierto, se ha reducido hasta en un 75 % las pérdidas de fruta que es cosechada durante las temporadas lluviosas del año y que no puede ser comercializada por causada de su afectación por problemas fitosanitarios y por la disminución de su calidad por ablandamiento (Grijalba et al., 2015).

En los túneles e invernaderos no climatizados que se han utilizado para la protección de los cultivos de fresa, varios autores coinciden en reportar un incremento la temperatura del aire (Kadir et al., 2006b; Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012; Gavilán et al., 2015; Grijalba et al., 2015; Lozano et al., 2016). En algunas investigaciones se ha registrado un aumento en la humedad relativa (Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012; Lozano et al., 2016), mientras que en otras se ha reportado lo contrario tanto en cultivos de fresa (Grijalba et al., 2015) como en otros frutales (Retamal-Salgado et al., 2015). Se afirma que las cubiertas empleadas, en su mayoría láminas de polietileno, causan una reducción en la radiación total incidente, que depende del tipo de material, entre 15 a 36 % (Zhao y Carey, 2009; Gavilán et al., 2015; Retamal-Salgado et al., 2015; Lozano et al., 2016; Martínez-Ferri et al., 2016). No obstante, se ha encontrado mayor difusividad de la luz al interior de las estructuras protegidas (Li y Yang, 2015), con aumentos entre 150 a 200 % frente al campo abierto (Retamal-Salgado et al., 2015). Así mismo, las láminas de polietileno que se emplean para las cubiertas de los túneles e invernaderos poseen diferente transmisión o bloqueo de la radiación UV-B y UV-A (Casal et al., 2009; Josuttis et al., 2010; Tsormpatsidis et al., 2011).

Es bien sabido que el desarrollo vegetativo y reproductivo de la fresa cultivada está regulado por un conjunto complejo de señales ambientales y fisiológicas. Condiciones como la intensidad lumínica (Awang y Atherton, 1995; Watson et al., 2002; Tabatabaei et al., 2008; Palencia et al., 2013; Borkowska, 2015), la calidad de la luz (Casierra-Posada et al., 2011; Casierra-Posada et al., 2012; Miao et al., 2016), el fotoperiodo (Darnell et al., 2003; Serçe y Hancock, 2005; Sønsteby y Heide, 2006; Hytönen et al., 2009), la temperatura (Wang y Camp, 2000; Wang y Zheng, 2001; Serçe y Hancock, 2005; Kadir et al., 2006b; Sønsteby y Heide, 2006; Francisco-Francisco y Benavidez-Mendoza, 2014; Maughan et al., 2015, Ledesma y Kawabata, 2016), la concentración de CO₂ (Keutgen et al., 1997; Sun et al., 2012), la exposición a la luz UV (Casal et al., 2009; Tsormpatsidis et al., 2011; Josuttis et al., 2010) y la disponibilidad de agua en el medio de cultivo (Blanke y Cooke, 2004; Casierra-Posada y Vargas., 2007; Grant et al., 2010; Martínez-Ferri et al., 2016), influyen sobre la respuesta fisiológica de la fresa. El ambiente de cultivo y los factores físicos asociados afectan el intercambio gaseoso y la tasa de fotosíntesis, las relaciones hídricas del cultivo, los procesos fotomorfogénicos y la arquitectura de la planta, así como el metabolismo secundario, que a su vez se reflejan en el desarrollo y la duración de los estados fenológicos, en el crecimiento y la partición de asimilados, en el estado

hídrico, en el rendimiento comercial del cultivo y en las características fisicoquímicas de la fruta asociadas a su calidad organoléptica y funcional.

Se ha encontrado que la mayor acumulación de tiempo térmico que se presenta en los ambientes protegidos frente al campo abierto reduce la duración en días calendario de la fase vegetativa y del desarrollo floral (Grijalba et al., 2015), genera adelanto en el inicio de la cosecha (Kadir et al., 2006a), así como la prolongación del periodo de recolección de la fruta, aunque esto depende de las condiciones climáticas de la época del año en que se siembre el cultivo y del tipo de cubierta que se utilice para los túneles e invernaderos (Singh et al., 2012).

Algunos trabajos han demostrado que las modificaciones microclimáticas que se presentan bajo las estructuras empleadas para la protección de los cultivos y que están relacionadas con la reducción en la entrada de la radiación solar y en la velocidad del viento, influyen de manera significativa en la evapotranspiración que se registra en estos ambientes frente al campo abierto. Gavilán et al. (2015) y Lozano et al. (2016), encontraron que la evapotranspiración del cultivo de fresa bajo macrotúneles representó entre 67-85 % de la evapotranspiración de referencia medida en el exterior. Información sobre el comportamiento de las relaciones hídricas y su relación con el intercambio gaseoso en las plantas de fresa cultivadas en bajo condiciones protegidas y a libre exposición es inexistente.

Pocas investigaciones han estudiado el efecto de estos ambientes de cultivo sobre la fotosíntesis, la fluorescencia de la clorofila a y el intercambio gaseoso en fresa. Singh et al. (2012) encontraron un mayor contenido de clorofila en hojas de plantas cultivadas bajo microtúneles cubiertos con polisombra negra y con polietileno, en comparación al campo abierto, mientras que Tsormpatsidis et al. (2011) no encontraron un efecto de la mayor o menor penetración de la radiación UV dentro de macrotúneles cubiertos con láminas de polietileno con diferente nivel de transparencia, sobre el máximo rendimiento cuántico del PSII (F_v/F_m), ni tampoco sobre la tasa de fotosíntesis neta. Por su parte, Maughan et al. (2015), encontraron que las plantas de fresa que crecieron sin ningún tipo de protección contra el frío en condiciones de libre exposición presentaron una tasa de fotosíntesis más baja en comparación a aquellas con protección bajo macrotúnel.

En relación con el crecimiento y el desarrollo de las plantas de fresa, bajo macrotúneles en regiones templadas y tropicales se ha registrado mayor área foliar, mayor número de

hojas, mayor tamaño de hoja, mayor biomasa de la parte aérea, menor número de estolones, mayor o similar cantidad de coronas, así como mayor número de flores y de frutos por planta (Kadir et al., 2006a; Josuttis et al., 2010; Grijalba et al., 2015).

Reportes de mayor rendimiento del cultivo de fresa bajo condiciones protegidas en macrotúneles en comparación a la libre exposición, se han relacionado con el mayor tamaño del fruto y una mayor cantidad de frutos grandes (Kadir et al., 2006a; Kumar et al., 2011). Sin embargo, Singh et al. (2012) señalan que en las épocas más calurosas del año los mayores rendimientos se han obtenido bajo microtúneles con polisombra del 50-75 % frente al campo abierto, mientras que en las épocas más frías del año la productividad ha sido superior en las plantas bajo los microtúneles con cubierta de polietileno. En el trópico altoandino, Grijalba et al. (2015), encontraron mayor rendimiento bajo macrotúnel para solo una de las dos variedades evaluadas, debido principalmente al mayor número de frutos por planta, mientras que los frutos obtenidos en el campo abierto presentaron mayor tamaño.

Algunas investigaciones se han enfocado al efecto de ambos ambientes de cultivo sobre la calidad organoléptica y funcional de los frutos de fresa. Josuttis et al. (2010), encontraron que el contenido de ácido ascórbico, de antocianinas y compuestos fenólicos totales y la capacidad antioxidante, no respondieron al aumento en la radiación UV generada por el uso de una cubierta transparente a ésta, sin embargo, los mismos autores, hallaron que algunos compuestos fenólicos particulares si fueron afectados en ausencia de la exposición de las fresas a la radiación UV. Por su parte, Gündüz y Özdemir (2014) encontraron menor contenido de fenólicos totales en los frutos cultivados bajo invernadero climatizado en comparación con el campo abierto y el macrotúnel.

Los hallazgos en varios estudios apuntan a que las fresas cultivadas bajo microtúneles y macrotúneles con cubierta de polietileno en contraste con aquellas crecidas en el campo abierto, poseen un mayor contenido de azúcares y menor acidez (Kadir et al., 2006a; Kumar et al., 2011; Gündüz y Özdemir, 2014), así como mayor contenido de vitamina C, de antocianinas y de β -caroteno (Voća et al., 2007; Singh et al., 2012).

Como se ha mencionado, las condiciones propias de los ambientes de cultivo inciden sobre la respuesta fisiológica de las plantas causando cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos que se reflejan en el desarrollo vegetativo y reproductivo de las plantas y que pueden afectar el rendimiento del cultivo y la calidad de los frutos cosechados. La

comprensión de la respuesta de las plantas de fresa ante su cultivo a libre exposición o en campo abierto y bajo cubierta con invernaderos o túneles, así como el estudio de la interacción entre los factores físicos del ambiente y algunos de los principales procesos fisiológicos, son elementos importantes para el mejoramiento de las prácticas de cultivo y para la obtención de una buena producción de fresa de calidad.

Este trabajo de investigación busca contribuir al mejoramiento de las técnicas de producción de la fresa para los cultivadores de la Sabana de Bogotá y a la oferta de fruta de mejor calidad organoléptica y funcional para los consumidores, así como aportar al conocimiento de la ecofisiología de la fresa en la región altoandina tropical.

Precisamente, la ecofisiología o la fisiología ambiental, como ciencia que estudia las interacciones entre las plantas y el ambiente físico, químico y biótico (Larcher, 2003; Lambers et al., 2008), permite en escenarios de estudio realísticos, como son los ambientes modificados donde se cultivan las especies hortícolas, caracterizar su respuesta fisiológica ante la interacción entre los múltiples factores. Por ello, este trabajo de investigación buscó determinar, bajo un enfoque ecofisiológico, cómo influyen los ambientes de cultivo protegido bajo invernadero y en campo abierto en la Sabana de Bogotá, así como los factores físicos asociados a éstos, sobre aspectos relacionados con el intercambio gaseoso y el desempeño fotosintético, las relaciones hídricas, el crecimiento y desarrollo de las plantas de fresa y su rendimiento y los atributos fisicoquímicos ligados con la calidad organoléptica y funcional de los frutos.

El trabajo de campo se llevó a cabo en el Campus de la Universidad Militar Nueva Granada ubicado en Cajicá (Cundinamarca). El trabajo de laboratorio se desarrolló en los laboratorios de Horticultura y Bioorgánica de la misma institución y en los laboratorios de Fisiología Vegetal del Departamento de Biología (Facultad de Ciencias) y de Poscosecha y Calidad de Alimentos (Facultad de Ciencias Agrarias) de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá. El estudio del intercambio gaseoso y del desempeño fotoquímico fue apoyado por el Laboratorio de Ecofisiología Vegetal del Centro de Investigaciones Amazónicas CIMAZ de la Universidad de la Amazonia.

1.1 Objetivos

El objetivo general de ese trabajo fue comparar la respuesta ecofisiológica de la fresa 'Monterey' cuando es cultivada bajo invernadero y en campo abierto y su relación con factores físicos del ambiente en un municipio de la Sabana de Bogotá.

Los objetivos específicos planteados fueron:

- Evaluar parámetros relacionados con el desempeño fotosintético e intercambio gaseoso durante el desarrollo de plantas de fresa sembradas bajo invernadero y en campo abierto.
- Establecer el comportamiento de las relaciones hídricas y su relación con la productividad agronómica en plantas de fresa cultivadas en campo abierto y bajo invernadero.
- Comparar el rendimiento y las características fisicoquímicas relacionadas con la calidad organoléptica y funcional de los frutos de fresa producidos bajo invernadero y a campo abierto.

1.2 Bibliografía

AgroNet, 2018. Producción nacional por producto, Fresa 2007-2018. Evaluaciones agropecuarias del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Colombia. <https://www.agronet.gov.co/Paginas/ProduccionNacionalProducto.aspx#> (consultada 10 febrero 2020).

Akhatou, I., Fernández, A., 2014. Influence of cultivar and culture on nutritional and organoleptic quality of strawberry. *J Sci Food Agric* 94, 866–875. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6313>.

Asohofrucol, 2012. Plan Nacional de Fomento Hortofrutícola 2012-2022. <http://www.asohofrucol.com.co/pnfh/> (consultado 15 marzo 2017).

Awang, Y.B., Atherton, J.G., 1995. Growth and fruiting responses of strawberry plants grown on rockwool to shading and salinity. *Scientia Horticulturae* 62(1-2), 25–31. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(95\)00770-T](https://doi.org/10.1016/0304-4238(95)00770-T).

Azzini, E., Intorre, F., Vitaglione, P., Napolitano, A., Foddai, M.S., Durazzo, A., Fumagalli, A., Catasta, G., Rossi, L., Venneria, E., Testa, M.F., Raguzzini, A., Palomba, L., Fogliano,

V., Maiani, G., 2010. Absorption of strawberry phytochemicals and antioxidant status changes in humans. *Journal of Berry Research* 1, 81–89. <https://doi.org/10.3233/BR-2010-009>.

Blanke, M.M., Cooke, D.T., 2004. Effects of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves. *Plant Growth Regulation* 42, 153–160.

Borkowska, B., 2005. The photosynthetic activity of plants growing under different environmental conditions. *International Journal of Fruit Science* 5 (2), 3-16. https://doi.org/10.1300/J492v05n02_02.

Bruce, A.B., Maynard, E.T., Farmer, J.R., 2019. Farmers' perspectives on challenges and opportunities associated with using high tunnels for specialty crops. *HortTechnology*, 04258-18. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH04258-18>.

Casal, C., Vílchez, C., Forján, E., De La Morena, B.A., 2009. The absence of UV-radiation delays the strawberry ripening but increases the final productivity, not altering the main fruit nutritional properties. *Acta Horticulturae* 842, 159–162.

Casierra-Posada, F., Vargas, Y.A., 2007. Crecimiento y producción de fruta en cultivares de fresa (*Fragaria* sp.) afectados por encharcamiento. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 1 (1), 21 – 32.

Casierra-Posada, F., Peña-Olmos, J.E., Ulrichs, C., 2011. Crecimiento y eficiencia fotoquímica del fotosistema II en plantas de fresa (*Fragaria* sp.) afectadas por la calidad de la luz: implicaciones agronómicas. *Rev. U.D.C.A. Act. & Div. Cient.* 14(2), 43 – 53.

Casierra-Posada, F., J. E. Peña-Olmos y C. Ulrichs. 2012. Basic growth analysis in strawberry plants (*Fragaria* sp.) exposed to different radiation environments. *Agronomía Colombiana* 30 (1), 25 - 33.

Corrêa, L.E., Peres, N.A., 2013. Strawberry production in Brazil and South America. *International Journal of Fruit Science* 13 (1-2), 156-161. <https://doi.org/10.1080/15538362.2012.698147>.

Darnell, R.L., Cantliffe, D.J., Kirschbaum, D.S., Chandler, C.K., 2003. The physiology of flowering in strawberry. *Horticultural Reviews* 28, 325-349.

Davies, K.M., Schwinn, K.E., Gould, K.M., 2017. Anthocyanins, in: Encyclopedia of Applied Plant Sciences. Elsevier, 2nd edition, Volume 2, pp. 355-363. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00229-X>.

Dávalos-González, P.A., Narro-Sánchez, J., Jofre-Garfias, A.E., Razo, A.R.H., Vázquez-Sánchez, M.N., 2009. Influence of the genotype, type of plant and population density on strawberry productivity and fruit quality under macrotunnel. *Acta Horticulturae* 842, 91–94. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.842.3>

Demchak, K., 2009. Small fruit production in high tunnels. *HortTechnology* 19(1), 44-49.

FAOSTAT, 2018. Producción de fresa. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (consultada 14 septiembre 2020).

Felgines, C., Texier, O., Besson, C., Lyan, B., Lamaison, J.L., Scalbert, A., 2007. Strawberry pelargonidin glycosides are excreted in urine as intact glycosides and glucuronidated pelargonidin derivatives in rats. *British Journal of Nutrition* 98, 1126–1131. <https://doi.org/10.1017/S0007114507764772>.

Flórez, R., Mora, R., 2010. Fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) producción y manejo poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial, Cámara de Comercio de Bogotá, Editorial Produmedios, Bogotá.

Francisco-Francisco, N., Benavides-Mendoza, A., 2014. Impacto de la salinidad y la temperatura diurna sobre la fluorescencia de la clorofila en fresa. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5 (1), 157-162.

Foust-Meyer, N., O'Rourke, M.E., 2015. High tunnels for local food systems: Subsidies, equity, and profitability. *Journal of Agriculture, Food Systems, and Community Development* 5(2), 27–38. <https://doi.org/10.5304/jafscd.2015.052.015>.

Gavilán, P., Ruiz, N., Lozano, D., 2015. Daily forecasting of reference and strawberry crop evapotranspiration in greenhouses in a Mediterranean climate based on solar radiation estimates. *Agricultural Water Management* 159, 307–317. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.06.012>.

Giampieri, F., Alvarez-Suarez, J.M., Battino, M., 2014. Strawberry and human health: effects beyond antioxidant activity. *J. Agric. Food Chem.* 62 (18), 3867-3876. <https://doi.org/10.1021/jf405455n>.

Grant, O.M., Johnson, A.W., Davies, M.J., James, C.M., Simpson, D.W., 2010. Physiological and morphological diversity of cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*) in response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* 68, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.008>.

Grijalba, C.M., Pérez-Trujillo, M.M., Ruíz, D., Ferrucho, A.M., 2015. Strawberry yields with high-tunnel and open-field cultivations and the relationship with vegetative and reproductive plant characteristics. *Agronomía Colombiana* 33(2), 147-154. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v33n2.52000>.

Gündüz, K., Özdemir, E., 2014. The effects of genotype and growing conditions on antioxidant capacity, phenolic compounds, organic acid and individual sugars of strawberry. *Food Chemistry* 155, 298–303. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.064>.

Hancock, J.F., 2020. Strawberries. *Crop Production Science in Horticulture* 11, second ed. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Hytönen, T., Elomaa, P., Moritz, T., Junttila, O., 2009. Gibberellin mediates daylength-controlled differentiation of vegetative meristems in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch). *BMC Plant Biology* 9, 18. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-18>

Josuttis, M., Dietrich, H., Treutter, D., Will, F., Linnemannstöns, L., Krüger, E., 2010. Solar UVB response of bioactives in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch. L.): a comparison of protected and open-field cultivation. *J Agric Food Chem.* 58(24), 12692-702. <https://doi.org/10.1021/jf102937e>.

Kadir, S., Carey, E., Ennahli, S., 2006a. Influence of high tunnel and field conditions on strawberry growth and development. *HortScience* 41(2), 329–335.

Kadir, S., Sidhu, G., Al-Khatib, K., 2006b. Strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. *HortScience* 41 (6), 1423-1430.

Keutgen, N., Chen, K., Lenz, F. 1997. Responses of strawberry leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and macronutrient contents to elevated CO₂. *J. Plant Physiol.* 150, 395-400.

Kirschbaum, D.S., Hancock, J.F., 2000. The strawberry industry in South America. *HortScience* 35(5), 807–811. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.35.5.807>.

Kirschbaum, D.S., Vicente, C.E., Cano-Torres, M.A., Gambardella, M., Veizaga-Pinto, F.K., Antunes, L.C.E., 2017. Strawberry in South America: from the Caribbean to Patagonia. *Acta Hort.* 1156, 947-956. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1156.140>.

Kumar, A., Avasthe, R.K., Rameash, K., Pandey, B., Borah, T.R., Denzongpa, R., Rahman, H., 2011. Influence of growth conditions on yield, quality and diseases of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) var Ofra and Chandler under mid hills of Sikkim Himalaya. *Scientia Horticulturae* 130 (1), 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.05.034>.

Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T. L., 2008. *Plant physiological ecology*. 2nd ed., Springer, Nueva York.

Lamont Jr., W.J., 2009. Overview of the use of high tunnels worldwide. *HortTechnology* 19 (1), 25–29.

Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th ed., Springer, USA.

Ledesma, N.A., Kawabata, S., 2016. Responses of two strawberry cultivars to severe high temperature stress at different flower development stages. *Scientia Horticulturae* 211, 319–327. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.007>.

Li, T., Yang, Q., 2015. Advantages of diffuse light for horticultural production and perspectives for further research. *Frontiers in Plant Science* 6, 704. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00704>.

Lozano, D., Ruiz, N., Gavilán, P., 2016. Consumptive water use and irrigation performance of strawberries. *Agricultural Water Management* 169, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.02.011>.

Martínez-Ferri, E., Soria, C., Ariza, M.T., Medina, J.J., Miranda, L., Domínguez, P., Muriel, J.L., 2016. Water relations, growth and physiological response of seven strawberry cultivars

(*Fragaria x ananassa* Duch.) to different water availability. *Agricultural Water Management* 164, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.08.014>.

Maughan, T.L., Black, B.L., Drost, D., 2015. Critical temperature for sub-lethal cold injury of strawberry leaves. *Scientia Horticulturae* 183, 8–12. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scientia.2014.12.001>.

Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51 (345), 659-668.

Mezzetti, B., Giampieri, F., Zhang, Y., Zhong, C., 2018. Status of strawberry breeding programs and cultivation systems in Europe and the rest of the world. *Journal of Berry Research* 8 (3), 205-221. <https://doi.org/10.3233/jbr-180314>.

Miao, L., Zhang, Y., Yang, X., Xiao, J., Zhang, H., Zhang, Z., Wang, Y., Jiang, G., 2016. Colored light-quality selective plastic films affect anthocyanin content, enzyme activities, and the expression of flavonoid genes in strawberry (*Fragaria x ananassa*) fruit. *Food Chemistry* 207, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.02.077>.

Millán, J.C., 2017. Corredor Tecnológico Agroindustrial hace renacer el agro. *Universidad Nacional de Colombia. UN Periódico* 212, 10–11. https://unperiodico.unal.edu.co/fileadmin/user_upload/UNPeriodico212-1.pdf (consultado 15 agosto 2019).

Neri, D., Baruzzi, G., Massetani, F., Faedi, W., 2012. Strawberry production in forced and protected culture in Europe as a response to climate change. *Can. J. Plant Sci.* 92, 1021-1036. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-276>.

Nile, S.H., Park, S.W., 2014. Edible berries: Bioactive components and their effect on human health. *Review. Nutrition* 30, 134–144. <http://dx.doi.org/10.1016/j.nut.2013.04.007>.

Palencia, P., Martínez, F., Medina, J.J., Medina, J.L., 2013. Strawberry yield efficiency and its correlation with temperature and solar radiation. *Horticultura Brasileira* 31, 93-99.

Paliyath, G., Murr, D. P., Handa, A. K., & Lurie, S. (2008). *Postharvest biology and technology of fruits, vegetables, and flowers*. Nueva York, EE. UU.: Wiley-Blackwell.

Retamal-Salgado, J., Bastías, R.M., Wilckens, R., Paulino, L., 2015. Influence of microclimatic conditions under high tunnels on the physiological and productive responses

in blueberry 'O'Neal'. *Chilean Journal of Agricultural Research* 75 (3), 291–297. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392015000400004>.

Rosa, H.T., Walter, L. C., Streck, N. A., Andriolo, J. L., da Silva, M. R., Langner, J. A., 2011. Base temperature for leaf appearance and phyllochron of selected strawberry cultivars in a subtropical environment. *Bragantia* 70 (4), 939–945.

Rubio, S., Alfonso, A., Grijalba, C.M., Pérez, M.M., 2014. Determinación de los costos de producción de la fresa cultivada a campo abierto y bajo macrotúnel. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic.* 8(1), 67–79. <https://doi.org/10.17584/rcch.2014v8i1.2801>.

Simpson, D., 2018. The economic importance of strawberry crops, en: Hytönen, T., Graham, J., Harrison, R. (Eds.), *The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham, pp.1-7. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76020-9_1.

Singh, A., Syndor, A., Deka, B.C., Singh, R.K., Patel, R.K., 2012. The effect of microclimate inside low tunnels on off-season production of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Scientia Horticulturae* 144, 36–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.025>.

Sønsteby, A., Heide, O. M., 2006. Dormancy relations and flowering of the strawberry cultivars Korona and Elsanta as influenced by photoperiod and temperature. *Scientia Horticulturae* 110, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.06.012>.

Sun, P., Mantri, N., Lou, H., Hu, Y., Sun, D., Zhu, Y., Dong, T., Lu, H., 2012. Effects of elevated CO₂ and temperature on yield and fruit quality of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) at two levels of nitrogen application. *PLoS ONE* 7 (7), e41000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041000>.

Tabatabaei, S.J., Yusefi, M., Hajiloo, J., 2008. Effects of shading and NO₃:NH₄ ratio on the yield, quality and N metabolism in strawberry. *Scientia Horticulturae* 116 (3), 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.12.008>.

Tewari, S., David, J., Bipasha, D., 2020. A critical review on immune-boosting therapeutic diet against coronavirus (Covid-19). *Journal of Science and Technology* 5(5), 43-49. <https://doi.org/10.46243/jst.2020.v5.i5.pp43-49>.

Tongtraibhop, P., Thongthieng, T., Nuengchaknin, C., Pitakpittaya, C. 2009. Yield and quality of strawberry under a low-cost plastic house in tropical climate. *Acta Horticulturae* 842, 103–106. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.842.6>

Tsormpatsidis, E., Ordidge, M., Henbest, R.G.C., Wagstaffe, A., Battey, N.H., Hadley, P., 2011. Harvesting fruit of equivalent chronological age and fruit position shows individual effects of UV radiation on aspects of the strawberry ripening process. *Environmental and Experimental Botany* 74(1), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.05.017>.

Voća, S., Dobričević, N., Skendrović Babojelić, M., Družić, J., Duralija, B., Levačić, J., 2007. Differences in fruit quality of strawberry cv. Elsanta depending on cultivation system and harvest time. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 72 (4), 285-288.

Wang, J., Yue, C., Gallardo, K., McCracken, V., Luby, J., McFerson, J., 2017. What consumers are looking for in strawberries: Implications from market segmentation analysis. *Agribusiness* 33 (1), 56–69. <https://doi.org/10.1002/agr.21473>.

Wang, S.Y., Camp, M.I., 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae* 85 (3), 183–199. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(99\)00143-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(99)00143-0).

Wang, S.Y., Zheng, W., 2001. Effect of plant growth temperature on antioxidant capacity in strawberry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49 (10), 4977–4982. <https://doi.org/10.1021/jf0106244>.

Watson, R., Wright, C.J., McBurney, T., Taylor, A.J., Linforth, R.S.T., 2002. Influence of harvest date and light integral on the development of strawberry flavour compounds. *Journal of Experimental Botany* 53 (377), 2121-2129. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf088>.

Zhao, X., Carey, E., 2009. Summer production of lettuce, and microclimate in high tunnel and open field plots in Kansas. *HortTechnology* 19 (1), 113–119.

2. Desempeño fotosintético e intercambio gaseoso durante el desarrollo de plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas bajo invernadero y campo abierto en una zona altoandina

2.1 Resumen

Se comparó el desempeño fotosintético, el intercambio gaseoso y su relación con factores micrometeorológicos, y el crecimiento en plantas de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) ‘Monterey’ cultivadas bajo invernadero no climatizado con cubierta de polietileno (INV) y en campo abierto (CA), en Cajicá (4°56'32" N, 74°0'35" W, 2.562 msnm; Colombia). El estudio comprendió el ciclo completo de la planta desde siembra hasta cosecha. Se determinó la concentración de pigmentos fotosintéticos y se obtuvieron curvas de respuesta a la luz ($A_n/PPFD$) y de fluorescencia de la clorofila a entre 0-2000 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se evaluó la respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i), entre 0-1500 ppm. El comportamiento diurno del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a fueron seguidos de 8:00 am a 5:00 pm., evaluando la tasa de fotosíntesis neta (A_n), conductancia estomática (g_s), transpiración (E), uso eficiente del agua (WUE), la relación C/C_a y el rendimiento cuántico operacional del PSII (Φ_{PSII}), junto con el registro de la temperatura del aire (T_a), humedad relativa, radiación PAR y el déficit de presión de vapor (DPV). Se midió el área foliar y la biomasa total acumuladas y se calcularon como indicadores de crecimiento el área foliar específica (SLA), la tasa de crecimiento relativo (RGR) y la tasa de asimilación neta (NAR). En ambos ambientes de cultivo se obtuvo un alto rendimiento fotoquímico potencial del PSII (F_v/F_m), alrededor de 0,83. En CA las plantas tuvieron un mejor desempeño fotosintético, reflejado en mayor Φ_{PSII} , tasa de transporte de electrones (J), quenching fotoquímico (qP), tasa de fotosíntesis neta tanto máxima (A_{max}) como promedio diurna (A_n) y WUE , conduciendo a mayores tasas de crecimiento (RGR y NAR) y de acumulación de biomasa total hasta la fructificación. La

respuesta fotosintética A_n/C_i fue semejante entre los ambientes, sin diferencias en la velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}) y la máxima regeneración del RuBP controlada por el transporte de electrones (J_{max}). En CA se obtuvo menor g_s , lo que limitó la difusión del CO_2 (menor C_i/C_a), sin embargo, su A_n fue superior que bajo INV; en ambos ambientes se registraron similares tasas de transpiración (E). Las fresas bajo INV se aclimataron a la menor radiación, presentando menor qP , mayor quenching no fotoquímico (NPQ), mayor SLA , menor contenido de carotenoides (C_{x+c}), inferior relación entre clorofila a y b (chl_a/chl_b) en el estado vegetativo y menores Φ_{PSII} , J y A_{max} . En plena floración se encontró superior contenido de pigmentos fotosintéticos, la más alta A_{max} y el mayor requerimiento de luz (alto punto de saturación lumínico PSL). Los factores micrometeorológicos influyeron sobre todos los aspectos del desempeño fotosintético y el intercambio gaseoso, encontrando especialmente que A_n incrementó significativamente en respuesta al aumento en la PAR y T_a y al descenso en el DPV.

Palabras clave: pigmentos fotosintéticos, curva $A_n/PPFD$, curva A_n/C_i , fluorescencia de la clorofila a, tasa de fotosíntesis neta, conductancia estomática, uso eficiente del agua, biomasa, área foliar.

2.2 Abstract

The photosynthetic performance, gas exchange, relation with micrometeorological factors, and plant growth of cultivated 'Monterey' strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) was compared under a polyethylene film greenhouse with no climate control (GH) and in an open field (OF), in Cajica (4°56'32" N, 74°0'35" W, 2,562 m altitude; Colombia). The study was carried out during the entire cycle of the plant from sowing to harvest. The photosynthetic pigment concentration was determined; light ($P_n/PPFD$) and chlorophyll fluorescence, between 0-2,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, response curves were obtained. The response of photosynthesis to the CO_2 concentration (P_n/C_i), between 0-1,500 ppm, was evaluated. The diurnal behavior of the gas exchange and the chlorophyll fluorescence were measured between 8:00 am and 5:00 pm., where the variables: net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s), transpiration (E), water use efficiency (WUE), C_i/C_a ratio and the effective quantum yield of PSII (Φ_{PSII}), were evaluated, along with the air temperature (T_a), relative humidity, PAR and vapor pressure deficit (VPD) data collection.

The leaf area and total dry weight were measured and calculated the growth rates: specific leaf area (*SLA*), relative growth rate (*RGR*) and net assimilation rate (*NAR*). In both crop environments, a high potential quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) was obtained, 0.83 approximately. In the OF, plants had a better photosynthetic performance, reflected in higher Φ_{PSII} , electron transport rate (*J*), photochemical quenching (*qP*), net photosynthetic rate both maximum (P_{max}) and diurnal average (P_n), and *WUE*, leading to higher growth rates (*RGR* y *NAR*) and total biomass accumulation till fructification. The photosynthetic response P_n/C_i was similar among cultivation environments, without differences in the maximum carboxylation rate (V_{cmax}) and the maximum RuBP regeneration regulated by the electron transport (J_{max}). In OF, the g_s was lower, which limited CO₂ diffusion (lower C_i/C_a), although the P_n was higher than in the GH; in both cultivation environments similar transpiration rates (*E*) were recorded. The strawberries were acclimatized to less radiation under the GH, presenting less *qP*, higher non-photochemical quenching (*NPQ*), higher *SLA*, lower carotenoids content (C_{x+c}), lower a and b chlorophyll ratio (chl_a/chl_b) in the vegetative stage and lower Φ_{PSII} , *J*, and P_{max} . During full bloom, a higher content of photosynthetic pigments, the highest P_{max} , and greater light requirement (elevated light saturation point *LSP*) were recorded. The micrometeorological factors influenced all the photosynthetic performance aspects and the gas exchange, primarily finding a significant increase of P_n in response to a rise in PAR and Ta and a decrease in the VPD.

Key words: photosynthetic pigments, $P_n/PFFD$ curve, P_n/C_i curve, chlorophyll a fluorescence, net photosynthetic rate, stomatal conductance, water use efficiency, dry weight, leaf area.

2.3 Introducción

La fresa (*Fragaria × ananassa* Duch.) es considerada la fruta fina de mayor importancia económica a nivel mundial (Simpson, 2018). La producción actual en el mundo es de 8.337.099 t, en un área de 372.361 ha y con un rendimiento de 22,4 t ha⁻¹ (FAO-STAT, 2018). El fruto es muy reconocido y apetecido por sus propiedades organolépticas y compuestos nutritivos (azúcares y minerales), no nutritivos (fibra dietaria) y bioactivos (fenólicos y vitamina C) (Giamperi et al., 2014; Nile y Park, 2014). Tiene buena aceptación entre los consumidores cuya demanda ha ido incrementando, ya que la consideran popular, saludable, con un precio razonable, de fácil preparación, disponible casi todo el

año y tienen confianza en el producto (Wang et al., 2017). En Colombia el área sembrada en fresa para el año 2017 fue de 2161,5 ha, con una producción de 85010,5 t y un rendimiento de 39,3 t ha⁻¹ (Agronet, 2018). Este frutal ha sido considerado dentro de las políticas de impulso a la producción y las agendas de investigación (Millán, 2017), para la principal región productora del país que es el departamento de Cundinamarca (Agronet, 2018).

Aunque la mayoría de la fresa en el mundo se encuentra a libre exposición, también se produce en condiciones protegidas (Neri et al., 2012). Dentro de las opciones de protección de los cultivos, los sistemas no climatizados como invernaderos, microtúneles y macrotúneles ha ido incrementándose en los últimos años (Bruce et al., 2019) en las regiones productoras de fresa ubicadas en zonas templadas con inviernos suaves, así como en regiones subtropicales (Gündüz y Özdemir, 2014; García-Tejero et al., 2018) y recientemente en los trópicos (Dávalos-González et al., 2009; Rubio et al. 2014). Con ellos se busca enfrentar la diversidad y variabilidad climática, adelantar la producción y extender el periodo de cosecha (Neri et al., 2012), así como proteger el cultivo de la lluvia directa, de los fuertes vientos y de eventos climáticos extremos como heladas y granizadas (Flores y Mora, 2010; Grijalba et al. 2015). El interés por desarrollar en Colombia su cultivo bajo condiciones protegidas ha sido principalmente disminuir las pérdidas de fruta debidas a problemas fitosanitarios, como el moho gris causado por *Botrytis cinerea* y antracnosis por varias especies de *Colletotrichum* (Cano, 2013), que en época húmeda y en cultivos establecidos en campo abierto, pueden alcanzar hasta el 50 % del rendimiento total (Grijalba et al., 2015).

En diferentes partes del mundo se ha probado que bajo los túneles e invernaderos se presentan diferencias en las condiciones microclimáticas con respecto al ambiente exterior. En general, bajo los ambientes protegidos se ha registrado un aumento en la temperatura máxima del aire entre 5-12 °C y en la mínima entre 0,2-5 °C, con respecto a la exterior (Kadir et al., 2006a; Wien, 2009; Kumar et al., 2012; Singh et al., 2012; Grijalba et al., 2015; Retamal-Salgado et al., 2015; Lozano et al., 2016; Palonen et al., 2017). Algunos trabajos han encontrado un aumento entre 2-6 % en la humedad relativa promedio (Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012; Lozano et al., 2016), mientras que otros señalan una disminución, principalmente en los mínimos diarios entre 5-20 % (Grijalba et al., 2015; Retamal-Salgado et al., 2015; García-Tejero et al., 2018). Respecto a la radiación

PAR directa se ha reportado una reducción entre 15-36 % (Zhao y Carey, 2009; Gavilán et al., 2015; Retamal-Salgado et al., 2015; Lozano et al., 2016; Martínez-Ferri et al., 2016; García-Tejero et al., 2018).

Los cambios en las condiciones micrometeorológicas que se presentan bajo las estructuras protegidas pueden tener efectos sobre la respuesta fisiológica de las plantas que se cultivan en su interior. Al estudiar por separado el efecto de los factores físicos, se ha encontrado que temperaturas superiores a 30 °C han causado para la fresa una disminución en la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (F_v / F_m) y en la eficiencia operacional del PSII (Φ_{PSII}), así como en la tasa de fotosíntesis neta (A_n) y el contenido de clorofila. Además, la conductancia estomática (g_s), la transpiración (E), el contenido de CO₂ intercelular (C_i) y el uso eficiente del agua (WUE), disminuyen con el aumento en la temperatura, mientras que el punto de compensación de CO₂ aumenta (Oda, 1997; Kadir et al., 2006b; Francisco-Francisco y Benavidez-Mendoza, 2014). El área foliar y la biomasa total de las plantas de fresa aumentan con la temperatura, máximo hasta los 25-30 °C (Wang y Camp, 2000; Kadir et al., 2006b). En fresa la disminución en la radiación PAR ocasiona un aumento en el contenido de clorofila, pero un descenso en la F_v/F_m y la Φ_{PSII} , así como en la tasa de transporte de electrones (ETR o J), la A_n y la disipación de la energía absorbida para los procesos fotoquímicos (qP) y no fotoquímicos (NPQ) (Borkowska, 2005). Por otra parte, una PAR reducida ha ocasionado un incremento en el área foliar, pero una disminución en la biomasa total de las plantas de fresa (Awang y Atherton, 1995; Borkowska, 2005; Tabatabaei et al., 2008).

La mayoría de los trabajos que comparan la respuesta fisiológica de las fresas cultivadas en sistemas protegidos con lo que ocurre en el campo abierto, se han enfocado hacia crecimiento, rendimiento y características fisicoquímicas de las frutas cosechadas. Sobre el crecimiento de la planta, se ha observado mayor área foliar en aquellas cultivadas bajo invernaderos o macrotúneles con cubierta de polietileno frente a las de libre exposición (Josuttis et al., 2010; Grijalba et al., 2015; Kadir et al., 2006a), así como mayor biomasa de la parte aérea (Kadir et al., 2006a), mayor cobertura (Tongtraibhop et al., 2009) y similar contenido de pigmentos fotosintéticos (Singh et al., 2012). Los trabajos que contrasten aspectos relacionados con el desempeño fotosintético y el intercambio gaseoso de las fresas cultivadas en estos ambientes son inexistentes.

Por lo tanto, un estudio sobre el desempeño fotosintético y el intercambio gaseoso y su relación con factores microclimáticos, aportará información acerca de la aclimatación que pueden estar presentando las plantas de fresa en respuesta al ambiente en el que son cultivadas y de sus efectos sobre el crecimiento. Para ello, se realizó la evaluación del contenido de pigmentos fotosintéticos, el análisis de fluorescencia de la clorofila a, las curvas de respuesta fotosintética a la luz y al CO₂, el seguimiento del intercambio gaseoso durante el día, así como el crecimiento de plantas de fresa cultivadas bajo invernadero y en el campo abierto, en una zona alto andina ubicada en la principal región productora de fresa en Colombia.

2.4 Metodología

2.4.1 Sitio de estudio, descripción de las áreas experimentales, material vegetal y manejo agronómico de las unidades experimentales

La investigación se llevó a cabo en el Campus Nueva Granada de la Universidad Militar Nueva Granada, ubicado en Cajicá, Cundinamarca, Colombia (4°56'N y 74°00'W a 2562 msnm). El clima es frío semiárido, temperatura media de 13 °C, 88 % de humedad relativa promedio, precipitación promedio anual de 872 mm, media de radiación global diaria entre 4–4,5 KWh/m² e índice de radiación ultravioleta diario (IUV) entre 9-10 (IDEAM, 2019).

El área del experimento en cada ambiente de cultivo fue 60 m². En campo abierto (CA), las plantas estuvieron expuestas a los factores físicos del ambiente y se delimitó el área con un cerramiento lateral con malla polisombra blanca del 45 % (Anexo A). Las plantas bajo condiciones protegidas fueron ubicadas bajo un invernadero (INV) tipo espacial, no climatizado, con techo en domo, apertura cenital fija y cortinas laterales de ventilación retráctiles; la cubierta plástica del invernadero consistió en una sola lámina de polietileno transparente AgrocLEAR® (Productos Químicos Andinos, PQA, Colombia) de 150 µm de espesor, con termicidad del 55±10 %, transmisión de luz total del 85±5 %, difusión de luz total del 55±5 %, transmisión del UV (290–340 nm) del 5 % (Anexo B).

En cada área de cultivo se realizó el registro cada 15 min de las variables microclimáticas, empleando una estación meteorológica HOBO H21-USB (Onset Computer Corp., USA). Los sensores de temperatura del aire (Ta), humedad relativa del aire (HRa) y radiación

fotosintéticamente activa (PAR), fueron colocados a una altura de 50 cm sobre el dosel de las plantas. En campo abierto se instaló un pluviómetro a la misma altura de las plantas. A partir de la temperatura del aire y la humedad relativa del aire se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) (Allen et al., 1998). En la Tabla 2-1 se presentan los valores medios diarios para las diferentes variables microclimáticas medidas en cada ambiente de cultivo durante el periodo de ejecución del experimento.

Estolones con raíz desnuda de fresa 'Monterey' (plantas frigo), importados de Chile por Proplantas S.A. desde el vivero Agrícola Llahuén, fueron trasplantados el 4 de agosto de 2017, colocándolos individualmente en contenedores de 4 L de capacidad, cada uno cubierto superficialmente con una lámina de plástico para acolchado de color negro (Anexo D). El sustrato estuvo compuesto por una mezcla en volumen de 50 % de suelo (tierra negra), 15 % de cascarilla de arroz tostada, 15 % de turba rubia y 20 % de escoria de carbón. La caracterización fisicoquímica inicial del sustrato reportó una densidad aparente de $0,6 \text{ g cm}^{-3}$, pH ligeramente ácido (5,73), capacidad de intercambio catiónico efectivo de 14,9 meq/100 g, conductividad eléctrica baja (0,7 dS/m), contenido alto de materia orgánica (18,57 %), contenido alto de potasio (597 ppm), de calcio (2000 ppm) y de zinc (15 ppm), contenido medio de amonio (27 ppm), de fósforo (32 ppm), de magnesio (356 ppm), de sodio (57,5 ppm), de manganeso (20 ppm) y de cobre (2,2 ppm), contenido bajo de hierro (17 ppm) y boro (0,93 ppm), exceso de azufre (264 ppm) y deficiencia de nitrato (8,4 ppm) (Anexo D).

En cada ambiente de cultivo se adecuaron cuatro hileras de mesones metálicos colocando las fresas en doble fila distanciadas a 0,35 m con 0,25 m entre plantas. Sobre cada mesón se ubicaron 40 plantas, para un total de 160 por ambiente.

El riego se efectuó manualmente manteniendo el sustrato a capacidad de campo (humedad volumétrica del 35%). Dos veces por semana se realizó fertirriego con una solución nutritiva basada en las concentraciones de nutrientes propuestas por Hoagland y Arnon (1950), que fueron ajustadas según el análisis de fertilidad efectuado para el sustrato. Los fertilizantes utilizados para preparar la solución y su respectiva dosificación (mg L^{-1}) fueron: 861 de nitrato de calcio (15,5-0-0-26), 419 de nitrato de potasio (13-0-46), 383 de sulfato de magnesio (16-13), 119 de fosfato monoamónico (12-53), 6,1 de quelato de hierro (9), 4,2 de quelato de manganeso (9), 0,3 de quelato de cobre (9), 0,8 de quelato

de zinc (9), 1,7 de borax (11) y 0,09 de molibdato de amonio (54). El pH de la solución fue 5,5 y la conductividad eléctrica de 1,7 dS/m.

Periódicamente se realizó inspección fitosanitaria y se aplicaron estrategias de manejo integrado, privilegiando el control biológico y el cultural frente al químico. Se realizó la poda de todas las inflorescencias que emergieron antes de la formación de mínimo tres coronas por planta, la remoción de los estolones desde su aparición y de hojas senescentes, de acuerdo con las prácticas tradicionales para el cultivo de fresa en Colombia (Flórez y Mora, 2010).

Tabla 2-1: Valores medios diarios de variables microclimáticas registradas durante el experimento en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).

	CA	INV
Temperatura del aire (°C)		
Promedio ± desviación estándar	14,6±4,6	16,3±5,8
Máxima	21,8	25,4
Mínima	9,6	10,3
Humedad relativa del aire (%)		
Promedio ± desviación estándar	81,2±17,8	74,3±19,1
Máxima	98,8	93,9
Mínima	53,6	46
Déficit de presión de vapor (kPa)		
Promedio ± desviación estándar	0,5±0,4	0,7±0,7
Máximo	1,3	1,9
Mínimo	0	0,1
Radiación PAR (μmol fotones m⁻² s⁻¹)		
Promedio ± desviación estándar	657,5±398,5	476,1±281,5
Máxima	1093,2	793,2
Mínima	50	49,6
Precipitación (mm)		
Acumulado anual	976,8	N.A.

N.A.: no aplica

2.4.2 Contenido de pigmentos fotosintéticos

La extracción y cuantificación de los pigmentos fotosintéticos se realizó en hojas frescas, seleccionando de cada planta la tercera o cuarta expandida (numerada desde la parte

apical). Las muestras fueron procesadas siguiendo los procedimientos descritos por Solarte et al. (2010); la extracción se realizó con una solución de acetona 80 % (v/v) (Lichtenthaler, 1987) y la cuantificación se efectuó por espectroscopía UV VIS con un espectrofotómetro Spectroquant® Pharo 300 (MERCK, Alemania), siguiendo las recomendaciones de Lichtenthaler y Buschmann (2001). Se siguieron las ecuaciones propuestas por los anteriores autores y por Lichtenthaler (1987) para la determinación de la concentración (mg L^{-1}) de la clorofila a (chl_a), clorofila b (chl_b), clorofilas totales (chl_{a+b}) y carotenoides totales (c_{x+c}). La concentración fue expresada en mg/cm^2 de área foliar.

Las determinaciones se efectuaron sobre 10 plantas de fresa por cada ambiente de cultivo en cada uno de los siguientes estados fenológicos, basados en la escala BBCH para esta especie (Enz y Dachler, 1997): Vegetativo I (código 15: 5 hojas expandidas), Floración (código 65-73: plena floración y aquenios visibles sobre el receptáculo) y Fructificación (código 85: primeros frutos de color rojo) (Anexo E).

2.4.3 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación ($A_n/PPFD$)

Se realizaron curvas de respuesta de la fotosíntesis neta a la luz ($A_n/PPFD$) en tres estados fenológicos: Vegetativo I, Floración y Fructificación. Las mediciones fueron hechas en la tercera o cuarta hoja completamente expandida y sana (numerada desde la parte apical), empleando un analizador de gases infrarrojo CIRAS-3 Portable Photosynthesis System (PP Systems Inc., USA). Las condiciones ambientales de la cámara de la hoja fueron 390 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de concentración parcial de CO_2 , temperatura de 25 °C, humedad relativa del 70%, déficit de presión de vapor (DPV) entre 1.0-1.5 kPa y flujo de radiación artificial proporcionada por la fuente de luz LED del equipo. A_n fue registrada en 15 niveles de densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD) entre 0-2000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (2000, 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 300, 200, 100, 50, 25 y 0 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Se evaluaron tres plantas por cada ambiente de cultivo y cada estado fenológico, efectuando tres mediciones por hoja para cada nivel de PPFD. Las mediciones fueron efectuadas entre 9:00-12:00 am.

Los datos de la curva $A_n/PPFD$ fueron ajustados, para cada hoja evaluada, al modelo hiperbólico de Michaelis Menten (Givnish et al., 2004), obteniendo valores de R^2 superiores a 0,98. A partir del modelo se determinaron los parámetros de tasa de fotosíntesis máxima

(A_{max}), constante de Michaelis Menten (K) y la tasa de respiración en oscuridad (R_d). El rendimiento cuántico aparente de la fotosíntesis (Φ) correspondió a la pendiente del segmento lineal de la curva $A_n/PPFD$, comprendido entre los 0-100 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, que fue calculada utilizando regresión lineal (Givinish et al., 2004), en todos los casos con un R^2 superior a 0,9. El PSL fue calculado multiplicando por dos la constante K y el PCL se determinó resolviendo el $PPDF$ en la ecuación de Michaelis Menten para una A_n de cero (Givinish et al., 2004; Solarte et al., 2010; Rodríguez et al., 2019).

Para el ajuste de las curvas $A_n/PPFD$ se utilizó el software estadístico Statistix 10.0 Copyright© 1985-2013.

2.4.4 Parámetros de fluorescencia de la clorofila a a diferentes niveles de radiación

Para su determinación se empleó el módulo de fluorescencia de la clorofila (CFM-3) acoplado al analizador de gases infrarrojo CIRAS-3, mediante la técnica de pulso de amplitud modulada (PAM). Las mediciones se realizaron de forma simultánea con las curvas $A_n/PPFD$, sobre las mismas hojas y plantas muestreadas. Inicialmente se determinó el máximo rendimiento cuántico del PSII (F_v/F_m), en prealba (5:00 am), sobre hojas previamente adaptadas a la oscuridad por un mínimo de 30 min, aplicando un pulso de luz actínica saturante de 6000 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Posteriormente, cada hoja se expuso a la misma serie de pulsos de radiación empleados en las curvas de $A_n/PPFD$, para obtener el rendimiento cuántico operacional del PSII (Φ_{PSII}), la tasa de transporte de electrones (J) (Genty et al., 1989; Baker, 2008), el quenching fotoquímico (qP) y el no fotoquímico (NPQ) (Maxwell y Johnson, 2000; Suárez-Salazar et al., 2018).

2.4.5 Respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i)

Para la realización de las curvas de saturación de CO_2 , se empleó el equipo CIRAS-3. Las mediciones fueron realizadas sobre la tercera o cuarta hoja completamente expandida, numerada desde la parte apical. Se fijaron las condiciones de la cámara de la hoja con temperatura de 25 °C, humedad relativa del 70 %, concentración de O_2 ambiental y un nivel de luz saturante, proporcionada por la fuente de luz LED del equipo, de 1400 μmol

fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, intensidad intermedia entre los *PSL* obtenidos de las curvas $A_n/PPFD$ en los diferentes estados fenológicos evaluados y en concordancia con los procedimientos empleados para fresa por Harbut (2009) e Hidaka et al. (2016). A_n fue registrada a 13 presiones parciales de CO_2 entre 0-1500 ppm en la secuencia: 380, 300, 250, 150, 50, 0, 380, 500, 600, 800, 1000, 1200 y 1500 ppm. Se realizaron las mediciones sobre tres plantas por cada ambiente de cultivo y estado fenológico (Vegetativo I, Floración y Fructificación), efectuando tres mediciones por hoja para cada nivel de CO_2 .

Se determinaron diferentes parámetros derivados de la curva de la respuesta A_n/C_i como la tasa máxima de carboxilación (V_{cmax}), la tasa máxima de regeneración de RuBP controlada por el transporte de electrones (J_{max}) y la respiración mitocondrial en condiciones de luz (R_d). Para calcularlos se utilizó el modelo de Farquhar-von Caemmerer-Berry (FvCB), empleando el paquete Plantecophys (Duursma, 2015; Suárez-Salazar et al., 2018), usando el software R versión 3.6.1 (R Core Team, 2020).

2.4.6 Comportamiento del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a durante el día

Las mediciones se efectuaron sobre plantas de 46 semanas de edad en etapa productiva durante dos días consecutivos, en diferentes momentos del día (8:00 a 9:00 am, 10:00 a 11:00 am, 12:00 a 1:00 pm, 2:00 a 3:00 pm y 4:00 a 5:00 pm), tomando cinco plantas por ambiente y dos hojas por planta (tercera y cuarta hoja completamente expandidas, seleccionadas desde la parte apical). Se empleó un analizador de gases infrarrojo CIRAS-3 Portable Photosynthesis System (PP Systems Inc., USA); las condiciones ambientales de la cubeta fueron $390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de concentración parcial de CO_2 , $1400 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ proporcionada por la fuente de luz LED del equipo, temperatura de $25 \text{ }^\circ\text{C}$, humedad relativa del 70 % y DPV entre 1.0 a 1.5 kPa. Se determinó A_n , g_s , tasa de transpiración (E), uso eficiente del agua intrínseco (WUE_{int}) y extrínseco (WUE_{ext}), temperatura foliar (T_l) y concentración de CO_2 tanto ambiental (C_a) como intercelular (C_i). Simultáneamente, mediante el módulo de fluorescencia del equipo (CFM-3), se determinó Φ_{PSII} .

2.4.7 Área foliar, biomasa total e índices de crecimiento

Las mediciones se realizaron sobre 10 plantas por ambiente para los siguientes estados fenológicos, con su correspondiente código según la escala BBCH para fresa (Enz y

Dachler, 1997): Vegetativo I (código 15: 5 hojas expandidas), Vegetativo II (código 19: 9 o más hojas expandidas, para el caso entre 15 y 20 hojas), Floración (códigos 65-73: plena floración y aquenios visibles sobre el receptáculo) y Cosecha (código 87: cosecha principal, una vez ésta finalizó) (Anexo E).

Se calculó el área foliar acumulada por planta midiendo todas las hojas expandidas mediante escáner de área foliar CI-202 (CID Bio-Science, USA). Para determinar la biomasa acumulada (W), el material vegetal fue secado en horno a 70 °C hasta alcanzar peso constante, medido con balanza analítica. El área foliar específica (SLA) ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), fue calculada a partir del área foliar (LA) de discos de hoja de 1 cm de diámetro y del peso seco de los mismos (LW), como: LA/LW (Hunt, 2017). Para los índices de crecimiento entre los estados fenológicos evaluados se determinaron los valores medios en los intervalos de tiempo t_1 a t_2 ; la tasa de crecimiento relativo (RGR) ($\text{g g}^{-1} \text{día}^{-1}$) se calculó como: $(\ln W_2 - \ln W_1)/(t_2 - t_1)$, siendo W la biomasa seca total por planta. La tasa de asimilación neta (NAR) ($\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$), fue determinado a partir de W y el área foliar por planta (LA): $[(W_2 - W_1)/(t_2 - t_1)] * [(\ln LA_2 - \ln LA_1)/(LA_2 - LA_1)]$ (Hunt, 2017).

2.4.8 Análisis de datos

El efecto del ambiente de cultivo (AMB) y de los estados fenológicos (EST), para cada variable de respuesta relacionada con pigmentos fotosintéticos, parámetros de las curvas $A_n/PPFD$ y A_n/C_i y área foliar, biomasa total e índices de crecimiento, se determinó mediante análisis de varianza (ANOVA) de doble vía, verificando previamente supuestos distribucionales y homogeneidad de varianza; en caso de encontrar significancia estadística ($p \leq 0,05$) se establecieron las diferencias entre los tratamientos mediante una prueba de comparación múltiple de Tukey con una confianza del 95 %.

Se calcularon coeficientes de correlación de Pearson y Spearman y su significancia para explorar las posibles relaciones entre las variables de intercambio gaseoso, fluorescencia de la clorofila y las variables micrometeorológicas. El efecto del ambiente de cultivo (CA e INV) y de las covariables (T_a , HR_a , DPV y PAR), sobre las variables de respuesta se determinó mediante un análisis de covarianza (ANCOVA), verificando previamente supuestos distribucionales, homogeneidad de pendientes y linealidad en la relación variable de respuesta-covariable. Para verificar este último supuesto se ajustaron modelos

de regresión lineal múltiple por pasos (stepwise) para reducir multicolinealidad, comprobando supuestos de normalidad y homocedasticidad. Los parámetros estimados, el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia de cada modelo, fueron tomados como indicadores de la relación variable de respuesta-covariable. Los análisis se llevaron a cabo usando el software R versión 4.0.0 (R Core Team, 2020).

2.5 Resultados

2.5.1 Contenido de pigmentos fotosintéticos

Los resultados sobre la extracción de pigmentos fotosintéticos se muestran en la Tabla 2-2. El contenido de chl_a , chl_b y chl_{a+b} fue igual en las hojas de fresa provenientes de ambas condiciones de cultivo, mientras que el mayor contenido de c_{x+c} se encontró en las de campo abierto, ambiente en el que también se obtuvo mayor relación $chl_{a/b}$ particularmente para las plantas en estado vegetativo. El estado fenológico con menor cantidad de clorofila a y b fue el vegetativo, siendo casi la mitad de lo extraído en plantas en estado reproductivo (floración y fructificación); similar resultado se obtuvo para los carotenoides totales, siendo más abundantes en el estado de fructificación, seguido de floración y vegetativo.

2.5.2 Respuesta de la fotosíntesis a la radiación ($A_n/PPFD$)

A través del MANOVA se evidenció que el conjunto de los parámetros que caracterizaron la respuesta fotosintética de la fresa a la luz tuvo una influencia altamente significativa del estado fenológico de la planta ($p < 0,001$), presentándose además un efecto significativo de la interacción entre el ambiente de cultivo y el estado fenológico ($p < 0,05$). Por su parte, el ambiente de cultivo, como factor individual, tuvo significancia estadística sobre el conjunto de dichos parámetros, con un nivel de confianza del 90% ($p < 0,1$).

En la Tabla 2-3 se presentan los resultados de los ANOVA para cada uno de los parámetros derivados de las curvas de luz. El ambiente de cultivo influyó significativamente sobre A_{max} , siendo superior en campo abierto; Φ también fue mayor en este ambiente, principalmente en floración. No se encontraron diferencias entre ambas condiciones de cultivo para PSL , PCL y Rd . La respuesta fotosintética de las plantas de fresa a la luz varió a través de su fenología, durante la floración se presentaron los mayores A_{max} y PSL , así

como los menores Rd y PCL , en comparación a los estados vegetativo y fructificación, que no difirieron entre sí.

Tabla 2-2: Contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en Cajicá (Colombia) en los ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV), en diferentes estados fenológicos (EST).

		chl_a (mg cm ⁻²)	chl_b (mg cm ⁻²)	chl_{a+b} (mg cm ⁻²)	chl_a/chl_b	c_{x+c} (mg cm ⁻²)
AMB		ns	ns	ns	***	**
	CA	0,03	0,02	0,05	2,3	0,01 a
	INV	0,03	0,02	0,05	2,16	0,009 b
EST		***	***	***	***	***
	Vegetativo I	0,02 b	0,01 b	0,03 b	2,41	0,008 c
	Floración	0,04 a	0,02 a	0,05 a	2,16	0,01 b
	Fructificación	0,04 a	0,02 a	0,06 a	2,1	0,011 a
AMBxEST		ns	ns	ns	***	ns
CA	Vegetativo I	0,02	0,01	0,03	2,58 a	0,009
CA	Floración	0,04	0,02	0,05	2,2 bc	0,01
CA	Fructificación	0,04	0,02	0,06	2,11 c	0,011
INV	Vegetativo I	0,02	0,01	0,03	2,24 b	0,007
INV	Floración	0,04	0,02	0,05	2,13 c	0,01
INV	Fructificación	0,04	0,02	0,05	2,1 c	0,011

chl_a : Clorofila a; chl_b : Clorofila b; chl_{a+b} : Clorofilas totales; chl_a/chl_b : Clorofila a /Clorofila b; c_{x+c} : Carotenoides totales. Se presenta la significancia estadística para cada uno de los factores del ANOVA (AMB, EST) y su interacción (AMBxEST): probabilidad $p>0,05$ (), $p<0,05$ (*), $p<0,01$ (**) y $p<0,001$ (***). Los valores presentados en los niveles de cada factor y su interacción, corresponden al promedio (n=10); promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p>0,05$) según prueba de Tukey.

2.5.3 Parámetros de fluorescencia de la clorofila a diferentes niveles de radiación

La eficiencia F_v / F_m que presentaron las plantas cultivadas en campo abierto y bajo invernadero en los diferentes estados fenológicos, fue muy cercana a 0,83 (Figura 2-1), valor que ha sido considerado óptimo (Maxwell y Johnson, 2000). Según el ANOVA no se presentaron diferencias en F_v / F_m entre los ambientes de cultivo ($p>0,05$), pero si a través

de la fenología de las plantas ($p < 0,01$). Para los estados vegetativo y fructificación, el rendimiento fue 0,84 y 0,85, respectivamente, mientras que en floración fue de 0,82 (Figura 2-1).

Tabla 2-3: Valores estimados para parámetros de curvas A_n / PPF D ajustadas al modelo hiperbólico de Michaelis Menten (Givnish et al., 2004), para fresas ‘Monterey’ sembradas en dos ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (EST).

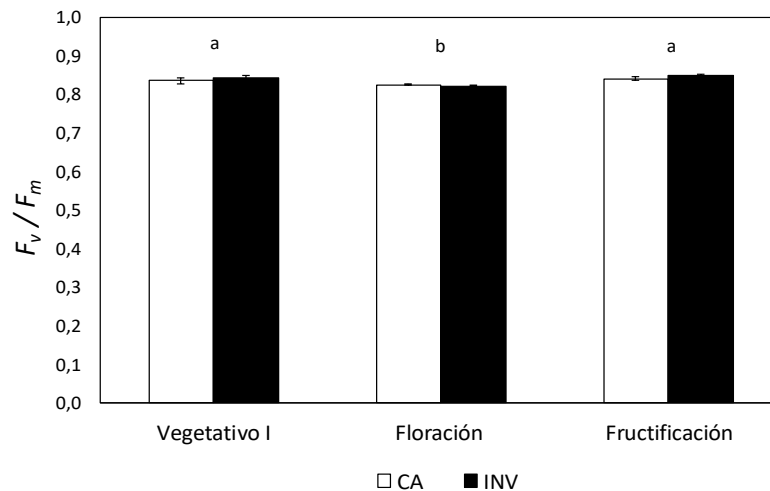
		A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Φ $\mu\text{mol} / \mu\text{mol}$	PSL ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	PCL ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
AMB		*	ns	ns	ns	ns
	CA	29,75 a	2,12	0,029	1310,9	43,83
	INV	21,73 b	1,64	0,026	1206,7	41,02
EST		***	***	ns	***	***
	Vegetativo I	16,74 b	2,6 a	0,027	657,57 b	57,09 a
	Floración	41,42 a	0,32 b	0,03	2428,13 a	14,75 b
	Fructificación	19,06 b	2,71 a	0,026	690,59 b	55,43 a
AMBxEST		.	ns	*	ns	ns
CA	Vegetativo I	16,56	2,76	0,029 ab	607,35	54,57
CA	Floración	49,58	0,19	0,034 a	2578,32	13,14
CA	Fructificación	23,1	3,41	0,023 b	746,9	63,77
INV	Vegetativo I	16,92	2,45	0,025 ab	707,78	59,61
INV	Floración	33,26	0,45	0,026 ab	2277,95	16,37
INV	Fructificación	15,02	2,02	0,028 ab	634,28	47,08

A_{max} : tasa de fotosíntesis neta máxima; R_d : tasa de respiración en oscuridad; Φ : rendimiento cuántico de la fotosíntesis; PSL : punto de saturación lumínico; PCL : punto de compensación lumínico. Se presenta la significancia estadística para cada uno de los factores del ANOVA (AMB, EST) y su interacción (AMBxEST): probabilidad $p > 0,1$ (ns), $p < 0,1$ (.), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). Los valores presentados en los niveles de cada factor y su interacción corresponden al promedio ($n=3$); promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

El desempeño fotoquímico en respuesta al incremento en PFFD medido para las plantas en estado Vegetativo I y Fructificación, se muestra en la Figura 2-2. La eficiencia Φ_{PSII} disminuyó gradualmente ante el incremento en el flujo de fotones; después de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, esta eficiencia disminuyó notablemente y se evidencia mayor rendimiento cuántico para las plantas en fructificación cultivadas en campo abierto. J aumentó con la intensidad lumínica estabilizándose desde los 600 hasta $2000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, siendo superior

en las plantas de campo abierto en fructificación. Se aprecia una disminución progresiva en la proporción de los centros de reacción del PSII que están abiertos (qP) ante el aumento en PPFD, que se acentúa a partir de los $600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Figura 2-1: Rendimiento cuántico fotoquímico del PSII (F_v / F_m) en fresa ‘Monterey’ cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos.



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar ($n=3$); promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p>0,05$) según prueba de Tukey.

En comparación a las de invernadero, las plantas de campo abierto, tanto en estado vegetativo como en fructificación, presentaron mayores valores de qP al ser expuestas a radiaciones entre 0 a $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las plantas en fructificación procedentes del campo abierto mostraron claramente menor saturación del PSII ante intensidades lumínicas superiores a $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

NPQ fue bajo y similar entre ambientes de cultivo y estados fenológicos ante la exposición de las plantas a intensidades inferiores a $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A mayor PPFD se encontró un notorio incremento en la disipación de la energía absorbida en forma de calor, principalmente en las plantas bajo invernadero en ambos estados fenológicos y en las de estado vegetativo procedentes del campo abierto. Las plantas en fructificación y cultivadas en CA mostraron un aumento importante en NPQ a intensidades lumínicas entre 1600 - $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Figura 2-2: Parámetros de fluorescencia de la clorofila a a diferentes niveles de intensidad lumínica (PPFD), en fresa ‘Monterey’ cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (Vegetativo I, Floración y Fructificación).

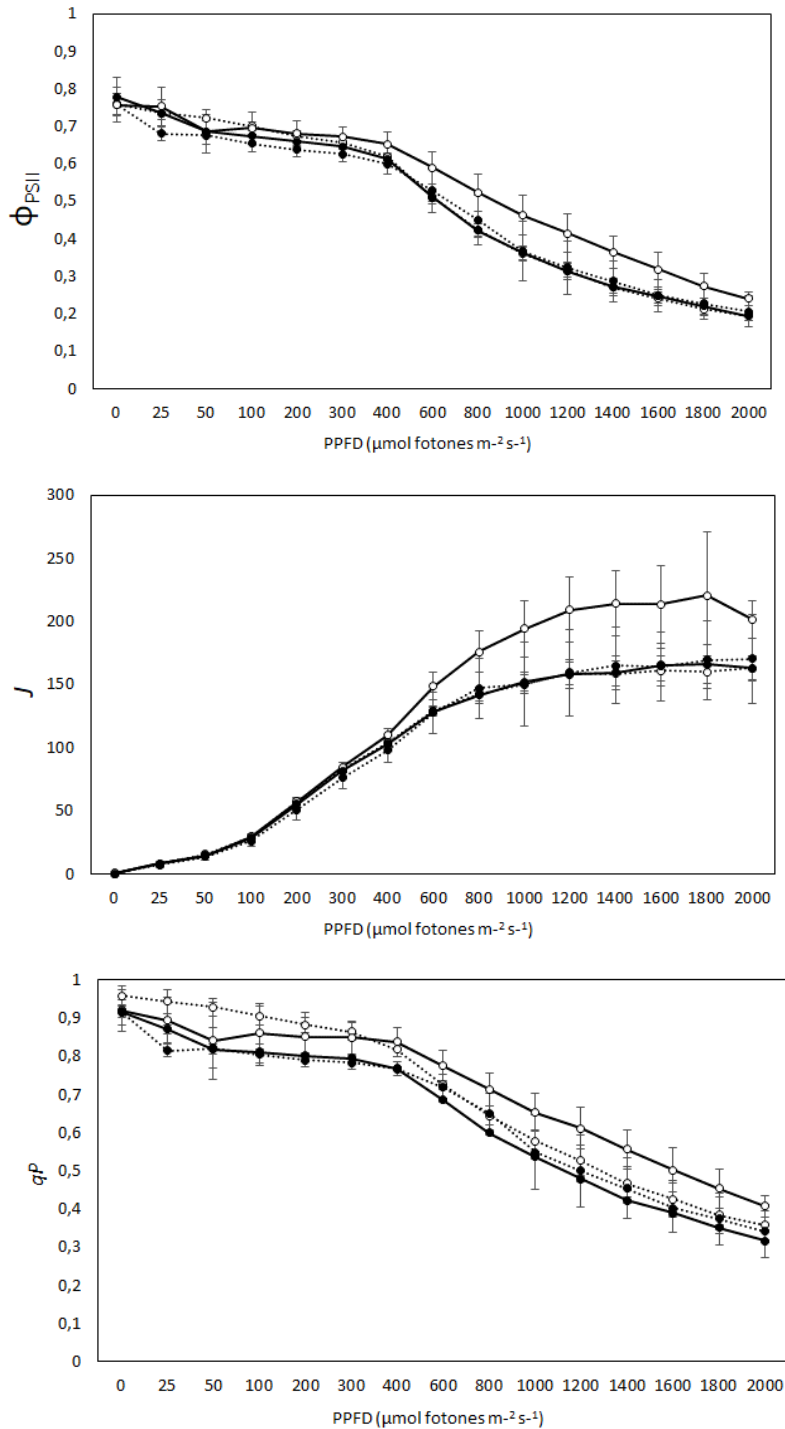
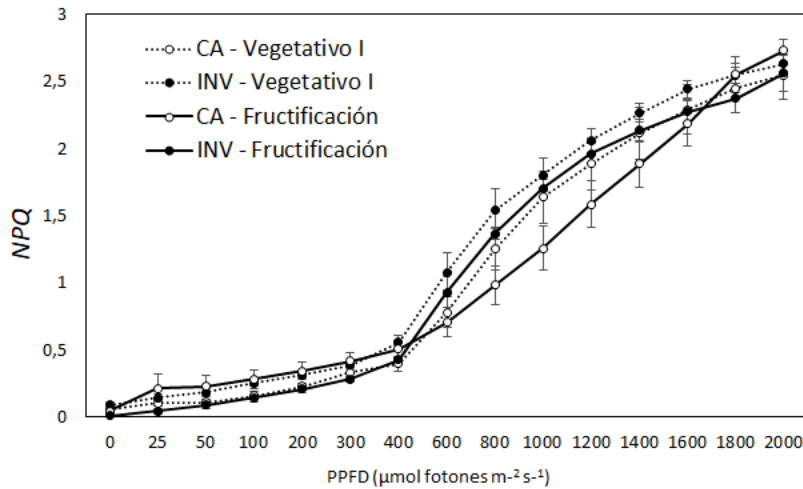


Figura 2-2: (Continuación)



Φ_{PSII} : Rendimiento cuántico operacional del PSII; J : Tasa de transporte de electrones; qP : quenching fotoquímico; NPQ : quenching no fotoquímico; PPFD: densidad de flujo fotónico fotosintético. Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error a la desviación estándar ($n=3$).

2.5.4 Respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO_2 (A_n/C_i)

De acuerdo con el MANOVA los parámetros V_{cmax} , J_{max} y R_d , en conjunto, variaron según el estado fenológico de las plantas de fresa ($p < 0,001$) y también por su interacción con el ambiente de cultivo ($p < 0,05$). Según los ANOVA, la velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}) y la capacidad máxima de regeneración de la RuBP que depende de la tasa de transporte de electrones (J_{max}), no difirieron entre los ambientes de cultivo ($p > 0,05$) pero si variaron entre los estados fenológicos, con $p < 0,05$ y $p < 0,01$, respectivamente, siendo mayor durante los estados Vegetativo I y Fructificación, mostrando un menor valor calculado para la Floración (Tabla 2-4).

La respiración mitocondrial en condiciones de luz (R_D) fue diferente según el estado fenológico de la planta y también por la interacción entre éste y el ambiente de cultivo ($p < 0,01$). Mayores valores de R_D fueron obtenidos durante el estado Vegetativo I para ambos ambientes de cultivo y para la Floración en las plantas bajo condiciones de invernadero, mientras que las menores tasas de respiración se obtuvieron durante la

Fructificación en ambas condiciones de producción y en la Floración para las plantas sembradas en el campo abierto (Tabla 2-4).

Tabla 2-4: Valores estimados para los parámetros de curvas de respuesta de la fotosíntesis a la concentración de CO₂ (A_n/C_i), siguiendo el modelo FvCB aplicando el método de Duursma (2015), para fresa ‘Monterey’ sembrada en dos ambientes de cultivo (AMB), campo abierto (CA) e invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (EST).

		$V_{C_{max}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
AMB		ns	ns	ns
	CA	52,4	169,13	3,15
	INV	48,53	158,54	3,78
EST		*	*	**
	Vegetativo I	57,33 a	203,06 a	4,71
	Floración	38,32 b	98,43 b	3,3
	Fructificación	55,74 ab	190 a	2,4
AMB x EST		ns	ns	**
CA	Vegetativo I	58,43	201,66	4,99 a
CA	Floración	45,42	121,06	1,88 d
CA	Fructificación	53,33	184,68	2,59 bcd
INV	Vegetativo I	56,22	204,47	4,43 abc
INV	Floración	31,23	75,8	4,72 ab
INV	Fructificación	58,16	195,33	2,18 cd

$V_{C_{max}}$: tasa máxima de carboxilación; J_{max} : máxima tasa de regeneración de RuBP controlada por el transporte de electrones; R_d : respiración mitocondrial en condiciones de luz. Se presenta la significancia estadística para cada uno de los factores del ANOVA (AMB, EST) y su interacción (AMBxEST): probabilidad $p > 0,1$ (ns), $p < 0,1$ (.), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). Los valores presentados en los niveles de cada factor y su interacción corresponden al promedio (n=3); promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

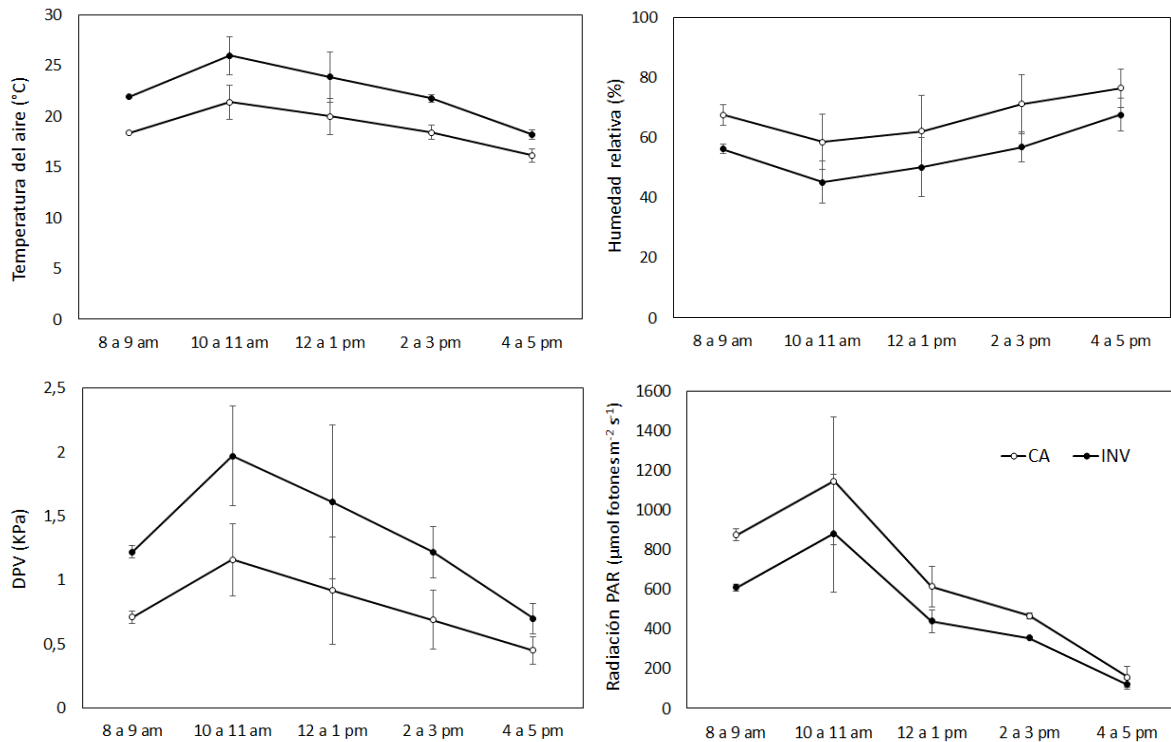
2.5.5 Comportamiento del intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila

▪ Fluctuación diurna de las condiciones micrometeorológicas

En la Figura 2-3 se presenta la fluctuación de las variables micrometeorológicas registradas entre 8:00 am a 5:00 pm, durante los días de evaluación del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a, en cada condición de cultivo. Bajo invernadero

la Ta fue superior en 3-5 °C comparado con la del campo abierto, el DPV fue casi 70 % mayor, la HRa estuvo entre 9-14 % por debajo de la registrada en campo abierto y la PAR se redujo en aproximadamente 26 %. En ambas condiciones de cultivo, Ta, DPV y la radiación PAR aumentaron durante la mañana hasta alcanzar los mayores valores del día entre las 10:00-11:00 am, momento en el que más se acentuaron las diferencias entre ambos ambientes; en las horas posteriores se presentó un descenso progresivo hasta registrar los valores más bajos al final de la tarde (4:00-5:00 pm). La HRa presentó una tendencia contraria.

Figura 2-3: Fluctuación diaria de la temperatura y humedad relativa del aire, el déficit de presión de vapor del aire (DPV) y la radiación PAR directa, en los ambientes de cultivo de fresa 'Monterey' en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), registrada en diferentes horarios, durante los días de evaluación del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a.



Los datos mostrados corresponden al promedio y las barras del error a la desviación estándar (n=4).

▪ Variación diurna del intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila

En la Figura 2-4 se presentan los resultados del seguimiento diurno de las variables relacionadas con el intercambio gaseoso y el rendimiento cuántico operacional del PSII, para cada condición de cultivo.

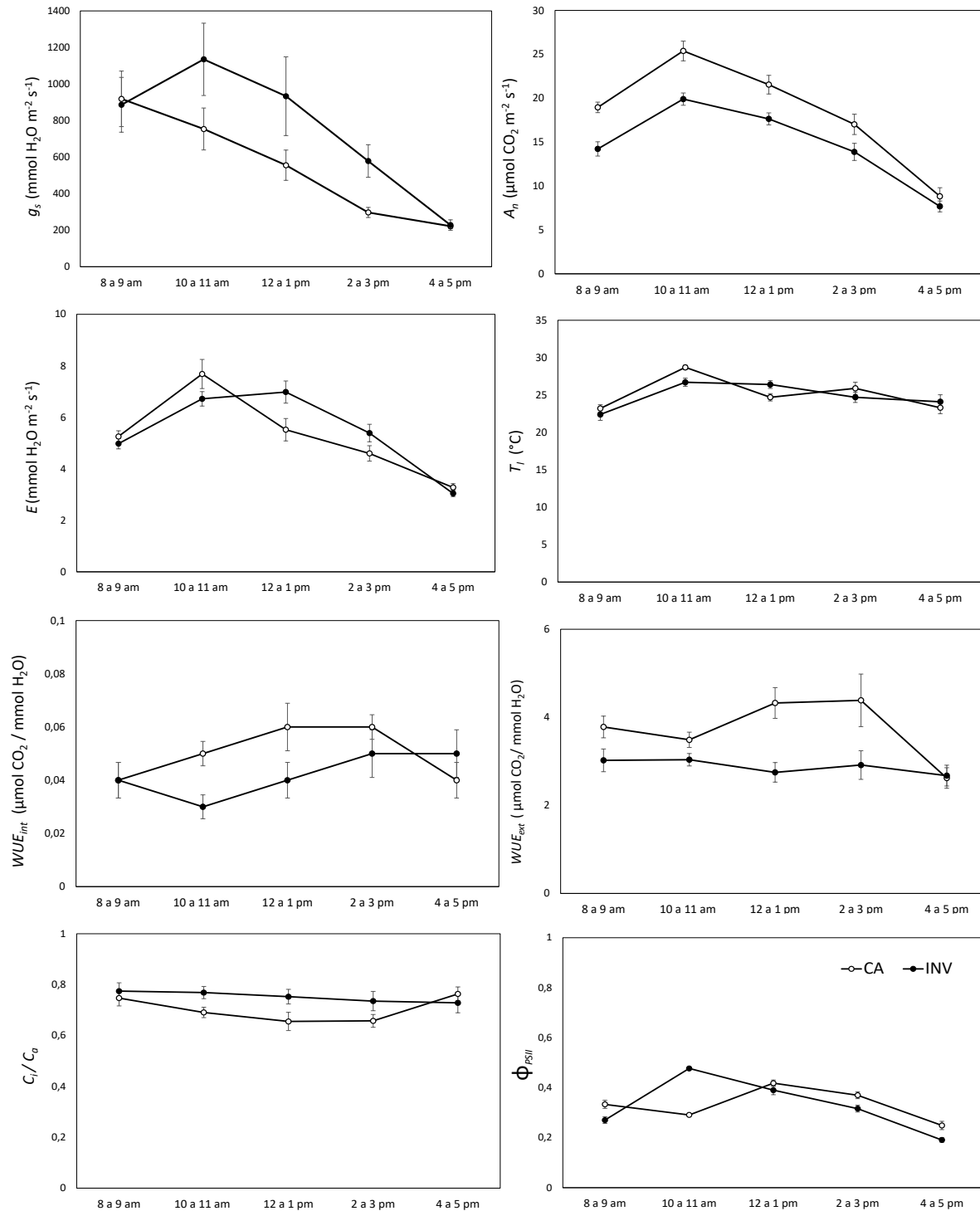
Durante el día g_s tuvo un comportamiento diferencial en las dos condiciones de cultivo. Entre 8:00-9:00 am fue similar en ambos ambientes, pero luego, bajo invernadero incrementó hasta alcanzar el máximo entre las 10:00-11:00 am; posteriormente se presentó un cierre estomático progresivo desde el mediodía hasta llegar al mínimo registrado entre 4:00-5:00 pm. En campo abierto la máxima g_s se presentó de 8:00-9:00 am y fue descendiendo durante el día, alcanzando el valor mínimo hacia el final de la tarde.

La fluctuación diurna de A_n mostró similar tendencia entre ambos ambientes: aumentó durante la mañana hasta el máximo medido entre 10:00-11:00 am, descendiendo luego hacia el mediodía y durante el transcurso de la tarde, hasta el mínimo medido entre 4:00-5:00 pm. La máxima temperatura foliar (T_f) se encontró entre las 10:00-11:00 am en las plantas de CA, en tanto que bajo invernadero se extendió desde esa hora hasta las 12:00-1:00 pm.

Tanto en campo abierto como bajo invernadero E fue similar entre las 8:00-9:00 am, luego, en campo abierto fue máxima entre 10:00-11:00 am, momento a partir del cual fue descendiendo hasta el mínimo registrado al final de la tarde (4:00-5:00 pm). Bajo invernadero E también aumentó en el transcurso de la mañana hasta alcanzar el máximo valor entre 10:00-11:00 am, pero continuó elevada hacia el mediodía, luego fue disminuyendo hasta igualarse al finalizar la tarde con las plantas cultivadas a campo abierto.

El WUE_{int} en campo abierto fue en ascenso durante la mañana hasta alcanzar la máxima eficiencia entre las 12:00-3:00 pm, en contraste, bajo invernadero descendió hasta ser mínimo entre 10:00-11:00 am y posteriormente aumentó hasta alcanzar la mayor eficiencia entre las 2:00-3:00 pm, manteniéndose elevado incluso de 4:00-5:00 pm. En cuanto a WUE_{ext} , el mayor valor que se encontró para las fresas en campo abierto también ocurrió entre las 12:00-3:00 pm, mientras que, bajo invernadero esta eficiencia se mantuvo constante durante el día.

Figura 2-4: Fluctuación diaria de variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV).



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar (n=10). g_s : conductancia estomática; A_n : tasa de fotosíntesis neta; E : tasa de transpiración; T_l : temperatura de la hoja; WUE_{int} : Uso eficiente del agua intrínseco; WUE_{ext} : uso eficiente del agua extrínseco; C_i/C_a : CO₂ intercelular/CO₂ atmosférico; Φ_{PSII} : rendimiento cuántico operacional del PSII.

La relación C/C_a se mantuvo estable durante el día, tendencia que fue similar para ambas condiciones de cultivo, sin embargo, para las plantas en campo abierto se encontró un incremento al finalizar la tarde (4:00-5:00 pm). Respecto a Φ_{PSII} , la diferencia más notable fue el descenso entre 10:00-11:00 am para las plantas en campo abierto; la mayor eficiencia cuántica operacional se registró en ambos ambientes hacia el mediodía (10am a 1pm), momento a partir del cual empezó a descender hasta el final de la tarde.

▪ **Efecto del ambiente de cultivo sobre el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila**

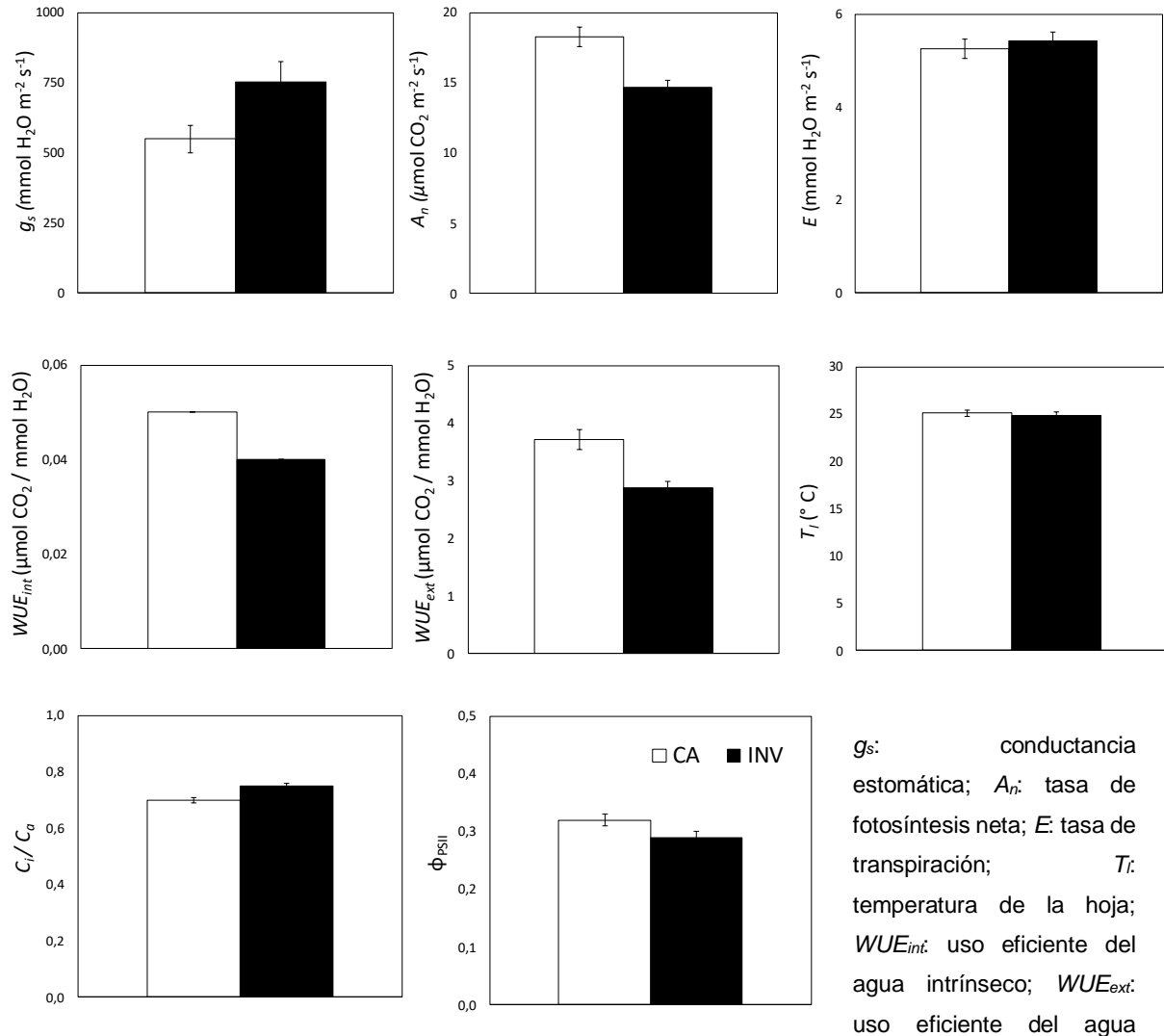
En general, de acuerdo con los ANCOVA realizados, se encontraron diferencias estadísticas en el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a por efecto del ambiente en el que fueron cultivadas las plantas de fresa. A_n ($p < 0,001$), WUE_{int} ($p < 0,01$), WUE_{ext} ($p < 0,001$) y Φ_{PSII} ($p < 0,05$), fueron superiores en las plantas de campo abierto en comparación a las de invernadero, mientras que g_s y C/C_a resultaron menores ($p < 0,001$ para ambas variables). Por su parte, la respuesta de E y de T_l ($p > 0,05$ para ambas variables), fue igual en las dos condiciones de cultivo (Figura 2-5).

▪ **Efecto de factores micrometeorológicos sobre el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a**

A través de los coeficientes de correlación de Pearson y de Spearman que resultaron superiores a $|0,6|$ y con significancia estadística en los modelos, se identificaron las relaciones entre variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a con variables micrometeorológicas (Tabla 2-5).

La apertura de los estomas (g_s) aumentó en respuesta al incremento en T_a , DPV y PAR ($r \approx 0,6^{***}$ para cada una), y a la disminución en HRa ($r \approx -0,6$ a $-0,7^{***}$). El factor físico que mayor correlación tuvo con A_n fue la PAR, presentando una respuesta positiva ante el incremento en la irradiancia ($r \approx 0,7^{***}$). En cuanto a Φ_{PSII} solo se encontró correlación moderada con la PAR ($r \approx 0,4^{***}$).

Figura 2-5: Comportamiento de variables relacionadas con intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.



extrínseco; C_i / C_a : CO₂ intercelular/CO₂ atmosférico; ϕ_{PSII} : rendimiento cuántico operacional del PSII. Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar (n=40 para ϕ_{PSII} ; n=100 el resto de las variables).

Por su parte, E aumentó significativamente ante al incremento de T_a , DPV y PAR ($r \approx 0,7^{***}$ para cada una) y al descenso en HRa ($r \approx -0,7^{***}$), mientras que T_l solo estuvo correlacionada con HRa en bajo grado ($r \approx 0,2^{**}$). La variable microclimática que mayor correlación tuvo con WUE_{int} fue HRa ($r \approx 0,6^{***}$), cuyo incremento favoreció una mayor

eficiencia. Para WUE_{ext} y C_i/C_a no se encontraron correlaciones particularmente altas y significativas.

Tabla 2-5: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.

		g_s	A_n	E	T_l	WUE_{int}	WUE_{ext}	C_i / C_a	Φ_{PSII}
Ta	Pearson	0,58	0,35	0,69	0,05	-0,39	-0,22	0,31	0,23
		***	***	***		***	**	***	*
HRa	Spearman	0,64	0,3	0,72	-0,02	-0,44	-0,26	0,33	0,15
		***	***	***		***	***	***	
DPV	Pearson	-0,64	-0,24	-0,7	0,21	0,58	0,33	-0,52	-0,1
		***	***	***	**	***	***	***	
PAR	Spearman	-0,7	-0,24	-0,72	0,17	0,56	0,37	-0,46	-0,04
		***	***	***	*	***	***	***	
DPV	Pearson	0,5	0,26	0,7	-0,07	-0,5	-0,31	0,43	0,09
		***	***	***		***	***	***	
PAR	Spearman	0,66	0,24	0,72	-0,09	-0,5	-0,33	0,39	0,04
		***	***	***		***	***	***	
PAR	Pearson	0,64	0,71	0,67	0,13	-0,24	0,08	0,12	0,42
		***	***	***		***			***
PAR	Spearman	0,56	0,67	0,6	0,03	-0,23	0,16	0,08	0,43
		***	***	***		**	*		***

Los valores presentados corresponden al r de cada prueba y a la probabilidad $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***); (n=198). g_s : conductancia estomática; A_n : tasa de fotosíntesis neta; E : tasa de transpiración; T_l : temperatura de la hoja; WUE_{int} : Uso eficiente del agua intrínseco; WUE_{ext} : uso eficiente del agua extrínseco; C_i/C_a : CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico; Φ_{PSII} : rendimiento cuántico operacional del PSII; Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa; DPV: Déficit de presión de vapor; PAR: radiación fotosintéticamente activa.

La influencia de los factores microclimáticos medidos en cada ambiente de cultivo (AMB) como covariables sobre el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la clorofila a, se evaluó mediante ANCOVA y modelos de regresión lineal múltiple (Tabla 2-6).

Tabla 2-6: Modelos de regresión lineal múltiple para variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a con factores micrometeorológicos, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

Regresión		Estimado	Error estándar	p-valor	R ² ajustado	p-valor modelo
$g_s \sim$	PAR	0,46	0,11	<0,001	0,45	<0,001
	HRa	-28.16	3,24	<0,001		
$A_n \sim$	PAR	0,013	0,001	<0,001	0,59	<0,001
	DPV	-17,97	2,8	<0,001		
	Ta	3,05	0,49	<0,001		
$\text{Log } E \sim$	PAR	$7,36 \cdot 10^{-4}$	$5,9 \cdot 10^{-5}$	<0,001	0,44	<0,001
	Ta	2,15	0,16	<0,001		
$T_l \sim$	HRa	0,62	0,04	<0,001	0,55	<0,001
	PAR	$1,74 \cdot 10^{-3}$	$5,55 \cdot 10^{-4}$	<0,01		
	Ta	0,06	0,006	<0,001		
$\sqrt{WUE_{int}} \sim$	DPV	-0,45	0,04	<0,001	0,52	<0,001
	Ta	0,29	0,04	<0,001		
$\text{Log } WUE_{ext} \sim$	PAR	$3,26 \cdot 10^{-4}$	$7,92 \cdot 10^{-5}$	<0,001	0,39	<0,001
	DPV	-1,99	0,22	<0,001		
$C_i / C_a \sim$	Ta	-0,13	0,01	<0,001	0,5	<0,001
	DPV	0,84	0,07	<0,001		
$\phi_{PSII} \sim$	Ta	0,12	0,02	<0,001	0,42	<0,001
	DPV	-0,08	0,11	<0,001		

g_s : conductancia estomática; A_n : tasa de fotosíntesis neta; E : tasa de transpiración; T_l : temperatura de la hoja; WUE_{int} : Uso eficiente del agua intrínseco; WUE_{ext} : uso eficiente del agua extrínseco; C_i / C_a : CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico; ϕ_{PSII} : rendimiento cuántico operacional del PSII; Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa; DPV: Déficit de presión de vapor del aire; PAR: radiación fotosintéticamente activa.

En general, para todas las variables de respuesta se encontraron covariables con efecto altamente significativo ($p < 0,001$), así como correlaciones múltiples con algunas de las covariables, que en conjunto estuvieron entre 40-60 % (R^2).

Según los resultados del ANCOVA, HRa ($p < 0,001$) y PAR ($p < 0,05$) fueron las covariables que influyeron significativamente sobre g_s . Sin embargo, se presentó interacción entre AMB:HRa ($p < 0,001$). De acuerdo con el análisis de regresión, el 45 % de la varianza de

g_s estuvo relacionada significativamente con ambos factores ambientales, incrementado ante el aumento de PAR y el descenso de HRa (Tabla 2-6).

Por su parte, A_n resultó significativamente influenciada por Ta, PAR y DPV ($p < 0,001$ para cada uno), de acuerdo con el ANCOVA. No obstante, se encontró interacción AMB:Ta y AMB:DPV. En la regresión múltiple el 60 % de la varianza de A_n fue atribuida a estos factores, incrementando en la medida que aumentó Ta y PAR y disminuyó DPV (Tabla 2-6).

Para T_l según el ANCOVA, las variables microclimáticas Ta, HRa y PAR mostraron un efecto altamente significativo ($p < 0,001$ para cada una), sin embargo, también lo fueron las interacciones entre AMB y cada una de ellas. El grado de asociación entre T_l y las mencionadas variables fue del 55 %, mostrando una respuesta positiva. La radiación PAR fue la covariable que estadísticamente influyó sobre E ($p > 0,001$), según el ANCOVA; la transpiración (E) estuvo relacionada en un 44 % con este factor ambiental, aumentando ante el incremento de PAR (Tabla 2-6).

Las covariables Ta y DPV tuvieron influencia sobre WUE_{int} , ($p < 0,001$) en el ANCOVA. No obstante, la interacción entre AMB:Ta fue significativa ($p < 0,01$). Se obtuvo un R^2 de 0,52 en la correlación múltiple (Tabla 2-6), indicando que mayor Ta y menor DPV condujeron a una mayor eficiencia en el uso del agua intrínseco. En cuanto al WUE_{ext} , fue el DPV la covariable más significativa ($p < 0,001$), que, junto a la PAR y Ta, explicaron el 39% de la varianza en esta eficiencia, así que aumentó en respuesta al incremento en Ta y PAR y a la disminución en el DPV (Tabla 2-6).

Las covariables Ta y DPV tuvieron un efecto altamente significativo sobre la relación C_i / C_a ($p < 0,001$ para ambas covariables), aunque se encontró interacción entre AMB:Ta ($p < 0,05$). El nivel de asociación entre C_i / C_a y las covariables Ta y DPV fue del 50 %, donde dicha relación fue mayor ante la disminución en Ta y el aumento en DPV.

Respecto a Φ_{PSII} , Ta y DPV fueron los factores físicos del ambiente que según el ANCOVA tuvieron mayor influencia ($p < 0,001$). El aumento en Ta y la disminución en DPV favorecieron en el 42 % de los casos una mayor eficiencia fotoquímica (Tabla 2-6).

▪ **Relaciones entre variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a**

En la Tabla 2-7 se presentan los resultados de las correlaciones de Pearson y de Spearman y la significancia de los modelos, efectuados entre las variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila a. Entre las relaciones se destacó una alta y significativa correspondencia positiva entre g_s con E ($r \approx 0,7$ a $0,8^{***}$) y con la relación C_i/C_a ($r \approx 0,6$ a $0,7^{***}$), y negativa con WUE_{int} ($r \approx -0,7$ a $-0,8^{***}$). En cuanto a A_n , resaltó su asociación positiva con Φ_{PSII} ($r \approx 0,9^{***}$). El aumento de T_l tuvo una marcada y significativa relación con un mayor WUE_{int} ($r \approx 0,7^{***}$) y con la disminución en la relación C_i/C_a ($r \approx -0,8^{***}$). También se encontró una correlación negativa perfecta entre la relación C_i/C_a con WUE_{int} ($r \approx -1^{***}$) y una alta correlación inversa con WUE_{ext} ($r \approx -0,7$ a $0,9^{**}$). Por otra parte, se obtuvo una correspondencia entre ambos indicadores del uso eficiente del agua ($r \approx 0,7$ a $0,8^{***}$).

2.5.6 Área foliar, biomasa e índices de crecimiento

Tanto el área foliar como la biomasa seca de las plantas de fresa incrementaron de manera progresiva y con significancia estadística a través de su desarrollo (Tabla 2-8), siendo superiores, como era de esperarse, en el estado de Fructificación, seguido de la Floración, Vegetativo II y Vegetativo I. Según la prueba de Tukey el área foliar fue similar entre ambos ambientes de cultivo durante el crecimiento vegetativo y reproductivo (Tabla 2-8), sin embargo, los resultados del ANOVA para la interacción AMB:EST ($p < 0,05$), mostraron que las plantas bajo invernadero presentaron una mayor área foliar que las de campo abierto para los estados vegetativos.

La biomasa total acumulada por las plantas crecidas en campo abierto fue similar a las de invernadero durante la etapa vegetativa hasta la floración, pero, para la etapa de fructificación las fresas cultivadas en CA acumularon un 22 % más de biomasa que aquellas bajo INV (Tabla 2-8). Respecto a la biomasa acumulada en los órganos reproductivos que se evaluó al finalizar la primera cosecha, se encontró que el promedio y el error estándar en las plantas de campo abierto fue de $42,88 \pm 2,11$ g, mientras que bajo invernadero fue de $29,97 \pm 4,17$ g, siendo estadísticamente diferentes según la prueba de t

practicada ($t = 2,76$; $gl = 13,31$; $p\text{-valor} = 0,01594$), resultando un 43 % mayor en las fresas cultivadas en CA.

Tabla 2-7: Correlaciones de Pearson y de Spearman obtenidas al comparar entre si las variables de intercambio gaseoso y fluorescencia de la clorofila, en fresas 'Monterey' establecidas tanto en campo abierto como bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

		g_s	A_n	E	T_l	WUE_{int}	WUE_{ext}	C_i/C_a	Φ_{PSII}
g_s	Pearson	–	0,17 *	0,67 ***	-0,4 ***	-0,69 ***	-0,38 ***	0,64 ***	0,54 ***
	Spearman	–	0,22 *	0,83 ***	-0,42 ***	-0,84 ***	-0,53 ***	0,73 ***	0,56 ***
A_n	Pearson		–	0,58 ***	0,53 ***	0,22 **	0,43 ***	-0,37 ***	0,88 ***
	Spearman		–	0,52 ***	0,48 ***	0,27 ***	0,56 ***	-0,43 ***	0,86 ***
E	Pearson			–	0,08	-0,51 ***	-0,32 ***	0,39 ***	0,56 ***
	Spearman			–	0,03	-0,53 ***	-0,31 ***	0,38 ***	0,54 ***
T_l	Pearson				–	0,7 ***	0,39 ***	-0,77 ***	0,04
	Spearman				–	0,7 ***	0,53 ***	-0,75 ***	0,07
WUE_{int}	Pearson					–	0,71 ***	-0,99 ***	0,01
	Spearman					–	0,82 ***	-0,98 ***	0,01
WUE_{ext}	Pearson						–	-0,73 ***	0,47 ***
	Spearman						–	-0,87 ***	0,47 ***
C_i/C_a	Pearson							–	-0,15
	Spearman							–	-0,18

Los valores presentados corresponden al r de cada prueba y a la probabilidad $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***); ($n = 198$). g_s : conductancia estomática; A_n : tasa de fotosíntesis neta; E : tasa de transpiración; T_l : temperatura de la hoja; WUE_{int} : Uso eficiente del agua intrínseco; WUE_{ext} : uso eficiente del agua extrínseco; C_i/C_a : CO_2 intercelular/ CO_2 atmosférico; Φ_{PSII} : rendimiento cuántico operacional del PSII.

Tabla 2-8: Área foliar y biomasa seca total por planta y área foliar específica (*SLA*) en fresa 'Monterey' sembrada en dos ambientes de cultivo (*AMB*), campo abierto (*CA*) e invernadero (*INV*) en Cajicá (Colombia), en diferentes estados fenológicos (*EST*).

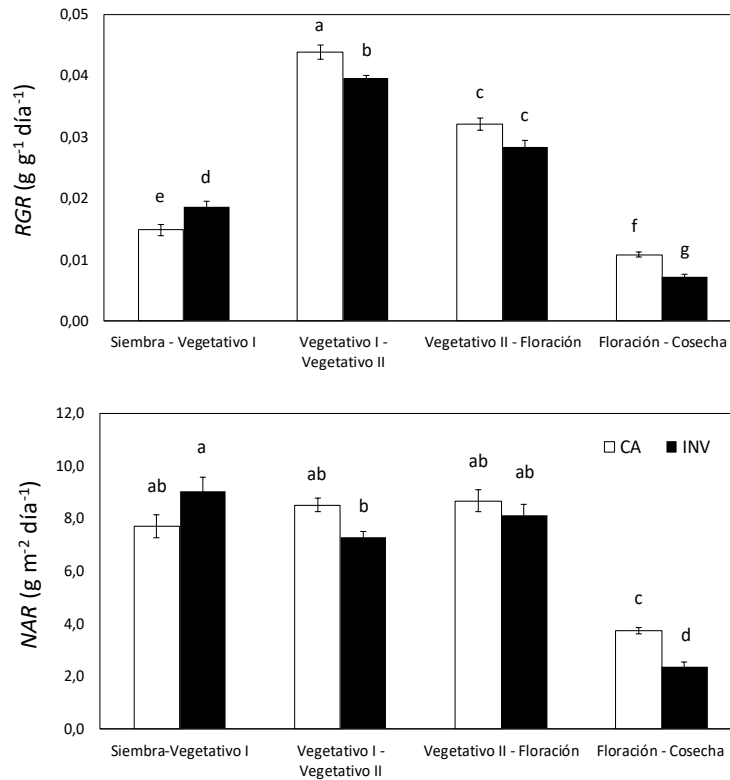
		Área foliar (cm ² /planta)	Biomasa seca total (g/planta)	<i>SLA</i> (cm ² g ⁻¹)
AMB		ns	ns	***
	CA	2112,31	68,32	91,03
	INV	2124,42	62,49	97,03
EST		***	***	***
	Vegetativo I	365,54	5,66	101,4
	Vegetativo II	1450,93	30,51	96,96
	Floración	2588,18	84,96	83,94
	Fructificación	4068,79	140,5	93,81
AMBxEST		*	***	***
CA	Vegetativo I	309,31 d	4,82 e	94,97 bc
CA	Vegetativo II	1313,27 c	28,77 d	94,38 bc
CA	Floración	2784,88 b	84,97 c	84,34 de
CA	Fructificación	4041,76 a	154,73 a	90,43 cd
INV	Vegetativo I	421,77 d	6,51 e	107,83 a
INV	Vegetativo II	1588,59 c	32,25 d	99,54 b
INV	Floración	2391,49 b	84,94 c	83,54 e
INV	Fructificación	4095,82 a	126,27 b	97,18 b

Se presenta la significancia estadística para cada uno de los factores del ANOVA (*AMB*, *EST*) y su interacción (*AMBxEST*): probabilidad $p > 0,1$ (ns), $p < 0,1$ (.), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). Los valores presentados en los niveles de cada factor y su interacción corresponden al promedio ($n=10$); promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

El *SLA* en las plantas bajo invernadero fue superior al del campo abierto, particularmente en los estados Vegetativo I y Fructificación (Tabla 2-7), indicando que sus hojas presentaron menor grosor. Respecto a la tasa de crecimiento relativo (*RGR*) y la tasa de asimilación neta (*NAR*), se encontraron diferencias estadísticas entre ambientes de cultivo ($p < 0,01$), estados fenológicos ($p < 0,001$) e interacción entre ambos factores ($p < 0,001$ y $p < 0,01$). El índice *RGR* resultó ser superior en las fresas de invernadero en la etapa de establecimiento de las plantas (Siembra-Vegetativo I), mientras que durante el periodo de crecimiento vegetativo más activo (Vegetativo I–Vegetativo II) y entre la floración y la

cosecha, esta tasa fue mayor en CA (Figura 2-6), siendo un 51 % superior a las cultivadas bajo INV. En ambos ambientes de cultivo, la mayor *RGR* se encontró para el intervalo Vegetativo I–Vegetativo II, seguido de Vegetativo II–Floración y de Siembra–Vegetativo I, mientras que la menor tasa de crecimiento se presentó entre Floración–Cosecha. El índice *NAR* fue similar en ambos ambientes, desde su siembra hasta la floración, sin embargo, para el intervalo entre Floración–Cosecha, en el que se presentó la menor *NAR*, las fresas de campo abierto tuvieron una tasa de asimilación superior, en un 59%, a las de invernadero (Figura 2-6).

Figura 2-6: Valores medios de tasa de crecimiento relativo (*RGR*) y tasa de asimilación neta (*NAR*), calculados entre diferentes estados fenológicos, en fresas ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar (n=10); barras con la misma letra no son significativamente diferentes (p>0,05) según prueba de Tukey.

2.6 Discusión

Las plantas de fresa mostraron aclimatación de sus procesos fotosintéticos a cada condición de cultivo. Los resultados obtenidos para F_v/F_m , que estuvieron alrededor de 0,83, indicaron que ambos ambientes no fueron estresantes para las plantas (Baker, 2008), que tuvieron un adecuado desempeño del PSII y sin evidencia de daños permanentes en el aparato fotosintético por fotoinhibición (Casierra-Posada, 2007). Otras investigaciones en fresa bajo invernadero encontraron que ante baja y alta irradiancia (40 y 100% de la radiación incidente, respectivamente), la F_v/F_m ante menor luminosidad es mayor debido a que hay menor fotoinhibición (Choi et al., 2016).

Los mayores Φ_{PSII} , J y qP fueron encontrados en las plantas de campo abierto al ser expuestas a intensidades lumínicas superiores a 400 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, especialmente en aquellas en estado de fructificación, lo que demuestra su mejor desempeño fotoquímico y una clara aclimatación a un ambiente de mayor radiación. Este último aspecto también se vio reflejado en su mayor eficiencia para la utilización de la luz en la fijación del CO_2 , al presentar mayor eficiencia cuántica aparente Φ y superior A_{max} .

Las fresas 'Monterey' bajo invernadero mostraron una evidente aclimatación a un ambiente con menor radiación. Presentaron una mayor saturación de los procesos fotoquímicos por la luz, evidenciado a través de un qP más bajo que se presentó desde irradiancias superiores a 400 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, situación similar a la reportada por Choi et al. (2016), quienes encontraron menor qP en plantas de fresa crecidas en un ambiente con solo el 40 % de la radiación incidente. Bajo el invernadero también tuvieron menor A_{max} . La mayor y más pronta activación de los procesos de protección de la hoja a alta radiación, que se encontró en éstas a través de la alta proporción de NPQ a niveles de radiación superiores a 400 y hasta los 1600 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en comparación a las de campo abierto, que siempre estuvieron expuestas a alta irradiancia, sugiere, que bajo invernadero se comportan como plantas tolerantes a menor intensidad lumínica. Mayor SLA , menor relación chl_a/chl_b (particularmente en el estado vegetativo), menor contenido de carotenoides totales (c_{x+c}), menores Φ_{PSII} , J , A_{max} y Φ , son indicadores de procesos de aclimatación a la menor radiación incidente (Larcher, 2003; Lambers et al., 2008), que se presenta en las condiciones de los cultivos bajo cubierta.

Sin embargo, la aclimatación que presentaron en cada condición no se vio reflejada en los puntos de compensación y de saturación lumínicos (*PCL* y *PSL*), que resultaron estadísticamente similares entre ambos lugares. Esto contrasta con otros estudios donde el *PSL* fue 10 % superior en arándanos sembrados a libre exposición, mientras que el *PCL* fue 9 % inferior bajo invernadero (Li et al., 2012).

Las diferencias entre las condiciones de cultivo con respecto al funcionamiento fotoquímico de 'Monterey' y su respuesta a la intensidad de la luz, también fueron corroboradas en el seguimiento diurno del intercambio gaseoso. La PAR tuvo la mayor correlación con la respuesta fotosintética medida directamente en cada ambiente de cultivo: a mayor PAR directa mayor Φ_{PSII} y mayor A_n . Al respecto, Garcia y Kubota (2017), también hallaron en fresas 'Albion' y 'Nyoho' bajo invernadero, una alta correlación significativa entre la máxima tasa de fotosíntesis neta del día y la integral de luz diaria.

A_n en ambas condiciones de producción, resultó influenciada por el conjunto de las variables micrometeorológicas respondiendo de manera positiva a la PAR y a la T_a y de forma inversa al DPV ($R^2= 0,45^{***}$). El aumento en A_n ante el incremento de la radiación y de la temperatura, coinciden con otras investigaciones realizadas en fresa en cultivos protegidos bajo ambientes climatizados. Oda (1997) en fresa 'Hokowase' bajo macrotúnel, combinando diferentes temperaturas (10-35°C) y niveles de radiación (60-360 W m⁻²) a 360 ppm de CO₂ atmosférico, encontró que tanto el incremento en la iluminación como en la temperatura hasta los 25 °C, condujeron a un aumento en A_n . Por su parte, Le Mière et al. (1998) encontraron que A_n en fresa 'Elsanta' no fue afectada por la temperatura, pero sí estuvo limitada por la intensidad lumínica. Choi et al. (2016), al comparar la capacidad fotosintética de fresas cultivadas en camas móviles en zonas del invernadero de baja y alta luz (40 y 100 % de la radiación incidente), en combinación con dos niveles de aumento en la temperatura del aire mediante calefacción (+10 y +5 °C), encontraron mayor A_n a la mayor iluminación y temperatura. También, Hidaka et al. (2016), al cultivar 'Benihoppe' bajo invernadero obtuvieron un incremento en A_n elevando y manteniendo la temperatura diurna entre 15-27 °C y la nocturna mínima en 8 °C, junto con la utilización de luz suplementaria (LED) que aumentaba tres veces la integral diaria de luz. La relación inversa que mostró A_n en 'Monterey' con relación al DPV, contrasta con los reportes de 'Albion' y 'Nyoho' bajo invernadero en los que no se encontró relación alguna con esta variable (Garcia y Kubota, 2017).

En el campo abierto, cuya radiación fue 38 % superior a la del invernadero, con temperatura promedio inferior en 2 °C y DPV 43 % menor, las fresas 'Monterey' presentaron un desempeño fotosintético superior. Esto coincide con Choi et al. (2016), quienes bajo invernadero climatizado, encontraron mayor A_n en fresas expuestas a mayor iluminación y temperatura más baja, en comparación a aquellas ubicadas en condiciones de baja luz y alta temperatura. La mayor capacidad fotosintética de las fresas en campo abierto, demostrada a través de las curvas $A_n/PPFD$ y de fluorescencia de la clorofila a, soporta las mayores A_n y Φ_{PSII} que fueron encontradas durante el día en este ambiente con mejor luminosidad.

En cuanto al intercambio gaseoso, la menor g_s en campo abierto quizás ocasionó menor difusión del CO_2 atmosférico hacia la cavidad subestomática, que sumado a una mayor A_n , resultó en una menor relación C_i/C_a . Una relación inversa entre A_n y C_i también fue reportada para fresas 'Albion' y 'Nyoho' (García y Kubota, 2017). Mayores tasas de fotosíntesis ante menores valores de CO_2 intercelular sugieren que las plantas de fresa en campo abierto presentan una mayor eficiencia en la carboxilación instantánea (A_n/C_i) (Moreira-Lobo et al., 2015). La menor g_s a campo abierto no representó una limitación de tipo estomático para la fijación del CO_2 , ya que mantuvieron durante todo el transcurso del día mayor A_n en comparación con las de invernadero, antes bien, la disminución en g_s contribuyó significativamente al WUE_{int} superior en este ambiente.

Pese a que en CA se registró menor g_s junto con un DPV más bajo, producto de T_a más baja y HRa más alta, la transpiración (E) fue similar a la encontrada en plantas bajo invernadero. No obstante, el WUE_{ext} fue superior al de las fresas bajo INV debido a una tasa de fotosíntesis superior.

Aunque la respuesta estomática depende de muchos factores endógenos y exógenos a la planta, los factores externos normalmente ocasionan una apertura parcial o intermedia (Larcher, 2003). La apertura de los estomas en este estudio quizá estuvo influenciada en cada condición de cultivo por otros factores que no fueron directamente evaluados. Al respecto, la menor g_s de las plantas de fresa en campo abierto pudo estar relacionada con una menor resistencia de la capa límite en comparación con las crecidas bajo invernadero. Según Larcher (2003), el grosor y la resistencia de la capa límite a la difusión del vapor de agua, están determinados por la velocidad del viento, de manera que disminuyen por el

aire en movimiento y llegan a ser muy bajos con velocidades de 3 a 5 m s⁻¹. La máxima velocidad del viento registrada en el área de estudio durante el periodo de evaluación, estuvo entre 0,5-5,1 m s⁻¹, con promedio de 1,61 m s⁻¹, valor superior al esperado bajo invernadero. Friedrich y Fischer (2000) observaron que una velocidad del viento alrededor de 1,7 m s⁻¹ es la óptima para la producción de materia seca en frutales. La ocurrencia de mayor turbulencia en el aire puede conducir a un aumento en la evapotranspiración (Casierra-Posada y Aguilar-Avenidaño, 2008), con lo cual, para evitar la pérdida de agua, se activan factores internos, como el ABA, que inhibe la osmorregulación de las células guarda conduciendo a un cierre estomático parcial (Larcher, 2003). La menor g_s encontrada en este estudio para las fresas cultivadas a campo abierto, conllevó a un incremento en la resistencia estomática a la difusión del vapor de agua, haciendo que sus tasas de transpiración (E) llegaran a ser similares a las encontradas bajo invernadero, cuya g_s fue 38 % superior.

En este estudio se encontró que g_s respondió al aumento de la PAR junto con la disminución en HRa, variables que explicaron parcialmente su comportamiento ($R^2=0,45^{***}$). Por otra parte, g_s tuvo correlación positiva tanto con T_a ($r \approx 0,6^{***}$) como con DPV ($r \approx 0,7^{***}$). Para la fresa producida bajo invernadero se ha documentado que una mayor exposición a la radiación PAR incrementó la apertura de los estomas (Borkowska, 2005). En fresas cultivadas bajo invernadero con adecuada y frecuente irrigación, la reducción en g_s no estuvo relacionada con el incremento en el DPV (García y Kubota, 2017), mientras que en plantas sometidas a estrés hídrico el aumento en el DPV sí condujo a un cierre estomático parcial (Grant et al., 2012). Respecto a la relación entre g_s y T_a , Choi et al. (2016) también coincidieron en que bajo condiciones de alta temperatura las fresas mostraron mayores valores de g_s aun cuando se encontraran a baja irradiancia. Sin embargo, los resultados de esta investigación contrastan con lo mencionado por Larcher (2003), quien afirma que la apertura estomática aumenta en un ambiente de mayor temperatura, pero también de alta humedad.

Como se mencionó anteriormente, en el presente estudio la disminución en la PAR directa y el aumento en el DPV que se presentó bajo invernadero, no fueron factores limitantes para mantener alta g_s . Se ha demostrado que, si bien hay una disminución de la PAR directa bajo los ambientes protegidos debido a las propiedades difusivas de los materiales de la cubierta utilizados para construcción de invernadero, existe mayor transformación de

la luz directa en difusa y por tanto, un ambiente de radiación más homogéneo y con mejor distribución de los fotones dentro del dosel de las plantas (Li y Yang, 2015). Al respecto, Retamal-Salgado et al. (2015) encontraron que g_s en arándanos cultivados bajo macrotúnel fue superior a la del campo abierto, lo que atribuyeron al incremento de 150-200 % en la PAR difusa, factor que tuvo una alta y positiva correlación con g_s y que no se presentó con la PAR directa. Un posible aumento en la radiación PAR difusa sumando a un mayor grosor de la capa límite de las hojas, podrían haber tenido un efecto estimulante para obtener mayor apertura estomática en las plantas de fresa en etapa reproductiva que fueron establecidas bajo invernadero.

En algunas plantas hortícolas cultivadas bajo cubierta se ha demostrado que la reducción en la PAR directa y que un ambiente de radiación más homogéneo generado por el aumento en la PAR difusa, mejora su capacidad fotosintética al reducir la fotoinhibición causada por el exceso de luz, incrementa la eficiencia del PSII y aumenta g_s y con ello la concentración de C_i (Li y Yang, 2015; Retamal-Delgado et al., 2015). En el presente estudio, pese a la alta intensidad lumínica registrada en campo abierto por la ubicación del experimento en una zona geográfica altoandina, el funcionamiento fotosintético de la fresa 'Monterey' sembrada en campo abierto fue superior y no se detectaron efectos adversos de la fotoinhibición sobre el PSII como si se han reportado para algunas especies cultivadas a esa altitud, por efecto de una alta irradiancia sumada a una baja temperatura (Casierra-Posada, 2007). La disminución más notoria en Φ_{PSII} se encontró para las plantas de campo abierto en los momentos del día de mayor radiación PAR, T_a y DPV (10-11 am), sin embargo, se presentó una alta A_n ; en las horas posteriores, cuando el flujo de fotones se redujo por debajo del PSL , Φ_{PSII} volvió a tener un valor alto. Esto sugiere, por una parte, que el exceso de luz fue moderado, ya que estuvo cerca del PSL obtenido para las plantas de CA en estado reproductivo ($\approx 1600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y que, aunque se redujo la utilización de los quanta y disminuyó g_s , no se redujo la tasa fotosintética. Por otra parte, la reducción temporal en Φ_{PSII} , probablemente se relacione con la activación del mecanismo de protección contra el exceso de luz incidente y absorbida para su conversión en calor. Esto se demuestra con el aumento proporcional que se presentó en NPQ desde los $600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y que fue particularmente alto en las mayores intensidades lumínicas ($1800-2000 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), como se observó en las curvas de fluorescencia de la clorofila a de las plantas de fresa de CA, y en el mayor contenido de

carotenoides extraídos de sus hojas (c_{x+c}). Los carotenoides son reconocidos como aceptores de energía de excitación, que transformándose en carotenoide triplete, desactivan el estado triplete de la clorofila e impiden la formación del oxígeno singlete, disipando su exceso de energía en forma de calor (Casierra-Posada, 2007). En otras especies de plantas también se ha reportado una estimulación de la biosíntesis de carotenoides y el incremento en la concentración de β -caroteno y luteína en las hojas en respuesta a la exposición a mayor irradiancia (Bian et al., 2015).

El aumento en la radiación PAR que se presentó entre las 10-11 am en campo abierto CA ($1146 \pm 321 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) conllevó a la disminución temporal en Φ_{PSII} , en tanto que bajo invernadero se observó la misma tendencia, pero en menor magnitud por efecto de la cubierta ($880 \pm 297 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sin ocasionar la reducción de dicho rendimiento en las plantas de fresa del ambiente protegido. En las curvas de respuesta de la fluorescencia de la clorofila a a la luz, se evidenció que intensidades lumínicas desde $600 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en adelante, disminuyeron progresivamente Φ_{PSII} y qP y activaron los mecanismos de disipación del exceso de energía a través del incremento en NPQ . Las mayores tasas de fotosíntesis que se registraron en ambos ambientes de cultivo se presentaron entre 10-11 am, lo que coincide con otros estudios sobre el patrón diurno en fresa, donde las mayores tasas se han presentado entre las 9-10 am (Oda, 1997), aunque en algunos casos se ha detectado depresión del medio día bajo invernadero (García y Kubota, 2017), fenómeno que no ocurrió en las condiciones del presente estudio.

Bajo invernadero, particularmente durante la etapa de establecimiento, desde la siembra hasta el estado Vegetativo I, las plantas tuvieron 38 % más de área foliar, un índice SLA 14 % superior con hojas más delgadas, peciolo 33 % más largos y altura 41 % mayor (datos no mostrados), al compararse con las cultivadas en campo abierto. Estos cambios sugieren que la disminución de la PAR pudo haber inducido respuestas fotomorfogénicas, que están reguladas por la actividad del fitocromo y que ha sido previamente reportadas para fresa en ambientes de baja radiación (Borkowska, 2005; Hidaka et al., 2016). Estas respuestas de aclimatación a menor radiación para intentar una efectiva absorción de la luz ocasionaron quizás una mayor fotosíntesis de la planta completa durante la etapa de establecimiento (Siembra–Vegetativo I), que condujeron a la mayor RGR encontrada en las fresas bajo invernadero y a la tendencia de una mayor NAR . Aunque no se encontraron diferencias estadísticas para la biomasa total acumulada hasta el estado Vegetativo I, en promedio esta fue superior en un 35 % en las plantas bajo invernadero. Otro de los cambios

fisiológicos por efecto de baja radiación señalados para fresa por Borkowska (2005) y Choi et al. (2016), es el incremento en el contenido de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides), efecto que no se presentó en este experimento y que coincide con los resultados de Singh et al. (2012) quienes tampoco hallaron diferencias en el contenido de clorofila en plantas sembradas en campo abierto y bajo microtúnel.

Le Mière et al. (1998) encontraron en fresas 'Elsanta' que el área foliar y la tasa de producción de hojas estuvieron positivamente relacionadas con la temperatura de crecimiento de las plantas, pero hubo una correlación negativa entre ésta y la biomasa, tendencia que también se presentó en la presente investigación. La mayor elongación que se presentó inicialmente en las plantas de 'Monterey' bajo invernadero, no se mantuvo en las etapas de desarrollo subsiguientes. Es común que en las primeras etapas del cultivo a partir de plantas *frigo* como las evaluadas en el estudio, se presente un excesivo crecimiento vegetativo (Pereira et al., 2016).

Las plantas de 'Monterey' sembradas en campo abierto presentaron un desempeño fotosintético superior a las de invernadero, demostrado a través de las curvas $A_n/PPFD$ y sus parámetros A_{max} y Φ aparente, y de mejores indicadores de la fluorescencia de la clorofila a (Φ_{PSII} , NPQ , qP), que en conjunto soportan las mayores A_n y Φ_{PSII} que fueron encontradas a través del seguimiento diurno en esta condición de cultivo. Lo anterior, sumado a su mayor exposición a la PAR y a una temperatura más moderada para su desarrollo, probablemente condujeron a una mayor producción de fotoasimilados y una mayor eficiencia productiva de la planta, demostrada a través de un NAR superior. Una mayor cantidad de fotoasimilados pudieron ser transportados hacia los diferentes órganos y reflejarse en una tasa RGR superior, con mayor biomasa acumulada por planta en este ambiente de cultivo.

La mayor irradiancia del campo abierto junto con un mejor desempeño fotosintético de las fresas 'Monterey' aclimatadas a éste, indican mayor eficiencia en el uso de la luz. Para la fresa se ha reportado que altos niveles de luz conducen a una alta tasa fotosintética, alcanzando el PSL entre 800-1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ según Hancock (2020), entre 500-700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ según Darnell et al. (2003) y entre 1200-1300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ según lo encontrado en condiciones de esta investigación. Retamal-Salgado et al. (2015) señalaron que en algunos cultivos hortícolas la disminución en la PAR puede tener efectos negativos sobre

la producción al ocasionar un decrecimiento en la tasa de fotosíntesis, como lo ocurrido en este estudio. Al respecto, para fresa 'Benihoppe' cultivada bajo invernadero climatizado, Hidaka et al. (2016) también encontraron que A_n y NAR fueron superiores cuando las plantas, además de la luz natural, recibieron luz suplementaria aumentando 3 veces la integral diaria de luz, independiente de si eran fertilizadas o no con CO_2 hasta 1000 ppm. Así mismo, Choi et al. (2016) encontraron que el mayor rendimiento de la fresa estuvo estrechamente correlacionado con NPQ y qP pero no con F_v/F_m , tal y como lo hallado en esta investigación.

Larcher (2003) argumentó que las plantas crecidas bajo condiciones de mayor radiación son mejores utilizando altas irradiancias debido a su mayor capacidad para el transporte de electrones, mayor actividad de la ATP sintetasa, así como mayor actividad de la RuBisCO y de la eficiencia de la carboxilación, lo que mejora considerablemente el rendimiento fotosintético, aunque se presenta un aumento en la respiración mitocondrial. En el presente estudio, no se encontraron diferencias entre las plantas crecidas en campo abierto y las de invernadero en cuanto a la fijación del CO_2 , ya que ni V_{cmax} , que expresa la utilización fotosintética del CO_2 y que se relaciona con la cantidad y actividad de las enzimas de la carboxilación (Larcher, 2003), ni J_{max} fueron diferentes entre ambos. Una respuesta similar fue encontrada en las curvas A_n/C_i por Hidaka et al. (2016) para fresa 'Sagahonoka', donde a concentraciones de CO_2 inferiores a las $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ fue mínima la diferencia en A_n entre plantas crecidas a temperaturas de 10, 20 y 30 °C, mientras que para Oda (1997), en fresa 'Hokowase', las curvas A_n/C_i demostraron que las plantas expuestas a los mayores niveles de radiación tuvieron tasas fotosintéticas superiores, entre 150-400 ppm de CO_2 . En el presente estudio tampoco se encontró efecto del ambiente de cultivo en la tasa de respiración en oscuridad (R_d), calculada por medio de las curvas $A_n/PPFD$, ni en la tasa de respiración en luz (R_d) calculada a partir de las curvas A_n/C_i .

Las plantas de 'Monterey' en los estados Vegetativo I y Fructificación fueron superiores en cuanto a la eficiencia de la carboxilación (V_{cmax}), la capacidad de regeneración del RuBP (J_{max}), la respiración tanto en luz como en oscuridad (R_d y R_d) y el punto de compensación lumínico (PCL), mientras que tuvieron un menor punto de saturación de luz (PSL). Por su parte, en el estado de Floración presentaron los menores valores en los parámetros de carboxilación (V_{cmax} y J_{max}) y respiración (R_d), junto con un PCL menor, pero su PSL fue superior. Lo anterior sugiere que las plantas en estado de floración, independiente del ambiente de cultivo, tuvieron mayores requerimientos de luz (PSL) para alcanzar las altas

tasas fotosintéticas potenciales (A_{max}), aunque fueron menos eficientes en la carboxilación (V_{cmax} y J_{max}). Por otra parte, las plantas en estado Vegetativo I y Fructificación al presentar una respiración (R_d y R_d) más intensa, requirieron más luz para alcanzar la compensación o el equilibrio entre la toma y liberación del CO_2 (PCL) (Larcher, 2003). Los PCL encontrados en estos estados coinciden con lo reportado por Oda (1997) para fresa 'Hokowase' que evaluados a 25 °C estuvieron alrededor de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las mayores tasas de respiración de las hojas que se presentaron en los estados Vegetativo I y Fructificación sugieren una correspondencia con el incremento en la demanda de energía metabólica que se espera en estas etapas, por el crecimiento de las partes jóvenes y por el desarrollo de los frutos (Larcher, 2003).

La A_{max} más alta se encontró en las plantas de 'Monterey' en floración (códigos 65-73 según escala BBCH de Enz y Dachler, 1997), que comprenden desde la plena floración hasta la formación de los aquenios visibles sobre el receptáculo, los cuales son los frutos botánicamente verdaderos. Le Mière et al. (1998) señalan que en estos estados entre 80-90 % de los fotoasimilados disponibles se translocan hacia las estructuras reproductivas de las fresa, donde los reguladores de crecimiento desempeñan un papel muy importante determinando la distribución espacial y temporal de los carbohidratos hacia estos órganos (Larcher, 2003), de ahí que en la etapa de floración y fructificación la demandas primarias conllevaron a un incremento importante en la actividad fotosintética y en los requerimientos lumínicos, reflejados en un mayor PSL .

En el estado de floración, A_n promedio diaria fue superior en las plantas en campo abierto. Este resultado pudo estar relacionado con una mayor carga de vertederos, ya que el número acumulado de estructuras reproductivas (flores) por planta hasta ese momento fue de $16,9 \pm 6,8$ para CA y de $9,8 \pm 5,4$ para INV, siendo 72 % mayor a campo abierto, mientras que el área foliar acumulada fue similar en ambos ambientes de cultivo. Lambers et al. (2008) señalan que la fotosíntesis puede verse reducida cuando la demanda por los carbohidratos (fuerza de vertedero) decrece. Al respecto, Garcia y Kubota (2017) encontraron para fresas 'Albion' y 'Nyoho' que la relación vertedero/fuente y la pendiente de la curva de A_n registrada durante el día, mostraron una significativa correlación positiva. De esta manera, se pudo presentar una retroalimentación negativa de la fotosíntesis, relacionada quizás con la reducción de la actividad o del contenido de RuBisCO por la acumulación de azúcares en las hojas (Larcher, 2003; Moreira-Lobo et al., 2015), cuando

existió un desbalance entre la oferta y la demanda de fotoasimilados bajo invernadero, en donde la demanda fue más baja (pocos vertederos en comparación a CA) y la oferta fue muy alta (similar área foliar a CA). La mayor fuerza de vertedero en CA se corroboró en las etapas posteriores de desarrollo, donde hacia el estado 85, correspondiente a la Fructificación-Cosecha, el tamaño de los vertederos reproductivos (flores y frutos) alcanzó los $42,88 \pm 6,67$ g de peso seco por planta siendo 43 % superior a INV con $29,97 \pm 13,2$ g.

Cerca del 60 % de la variabilidad en A_n fue explicada por el efecto conjunto de la PAR, Ta y el DPV, respondiendo de manera positiva ante el incremento de los dos primeros factores y ante el descenso en el DPV. Choi et al. (2016) también señalaron que las fresas crecidas a mayor intensidad lumínica con temperaturas de +10 °C logradas con calefacción, aumentaron la tasa fotosintética en comparación a aquellas que crecieron con menor iluminación y a temperatura más baja. Sin embargo, Kadir et al. (2006b), señalaron que la exposición de las fresas a temperaturas mayores a 30 °C por un periodo prolongado ocasiona un descenso en *NAR*.

2.7 Conclusiones

Las plantas de fresa 'Monterey' mostraron plasticidad fisiológica para aclimatarse al ambiente de cultivo, tanto en campo abierto como bajo invernadero, condiciones que no resultaron estresantes para el desempeño fotosintético de las plantas de fresa 'Monterey', no evidenciando daños a nivel del PSII lo que fue demostrado a través del rendimiento fotoquímico potencial del PSII (F_v/F_m), que estuvo alrededor de 0,83.

Las fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto tuvieron mejor desempeño fotosintético, presentando mayor eficiencia a nivel fotoquímico, representado en mayor rendimiento cuántico operacional del PSII (Φ_{PSII}), mayor tasa de transporte de electrones (J) y mayor quenching fotoquímico (qP), así como una mejor capacidad para la fijación del CO₂, reflejada en una mayor tasa de fotosíntesis neta tanto máxima (A_{max}) como promedio diaria (A_n) y con mayor uso eficiente del agua (WUE_{int} y WUE_{ext}).

La respuesta fotosintética de las fresas 'Monterey' ante el CO₂ fue semejante no encontrando diferencias a nivel de la carboxilación, evaluada a través de la estimación de la velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}) y de la máxima regeneración del RuBP controlada por el transporte de electrones (J_{max}). Aunque en campo abierto durante la etapa

reproductiva presentaron menor conductancia estomática (g_s), lo que posiblemente limitó la difusión del CO_2 hacia el interior de la hoja, se mantuvieron mayores tasas de fotosíntesis neta (A_n) en comparación a las de invernadero, junto con menor relación entre el contenido de CO_2 intercelular y el atmosférico (C_i/C_a), lo que sugiere que no se presentaron limitaciones de tipo estomático.

El mejor desempeño fotosintético que presentan las fresas 'Monterey' cuando son cultivadas en el campo abierto condujo a mayores tasas de crecimiento (RGR y NAR) y a la mayor acumulación de biomasa total hasta el estado de fructificación, en comparación a aquellas sembradas bajo invernadero.

Las plantas de 'Monterey' crecidas bajo invernadero mostraron aclimatación a un ambiente de menor radiación, presentando mayor saturación de los procesos fotoquímicos por la luz, evidenciado en un qP más bajo, en mayor y más pronta activación de los procesos de protección de la hoja (mayor NPQ), mayor SLA , menor relación chl_a/chl_b particularmente en el estado vegetativo, menor Φ_{PSII} y J , así como menor A_{max} .

Entre la plena floración y la formación de los aquenios (estados 65-85 según escala BBCH), las plantas de 'Monterey' presentaron un alto contenido de pigmentos fotosintéticos, la más alta tasa de fotosíntesis máxima (A_{max}), una alta eficiencia cuántica de la fotosíntesis (Φ_{PSII}) y los mayores requerimientos de luz (PSL), aspectos que posiblemente tuvieron relación con la alta tasa de crecimiento (RGR y NAR) que se presentó en esta etapa del desarrollo reproductivo y con la mayor fuerza de los vertederos primarios.

Bajo las condiciones de los ambientes de cultivo estudiados, se encontró que la tasa de fotosíntesis en fresa 'Monterey' incrementó en respuesta al aumento en la radiación PAR y en la temperatura del aire (T_a) y al descenso en el déficit de presión de vapor del aire (DPV), lo que sugiere que la implementación de prácticas de manejo dirigidas al aumento del ambiente de radiación bajo el invernadero, así como a la reducción del DPV, podrían favorecer la tasa fotosintética y el crecimiento de las plantas en los ambientes protegidos.

2.8 Bibliografía

Agronet, 2018. Producción nacional por producto, Fresa 2007-2018. Evaluaciones agropecuarias del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Colombia. <https://www.agronet.gov.co/Paginas/ProduccionNacionalProducto.aspx#> (consultada 10 febrero 2020).

Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M., 1998. Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements. Irrig. Drain. N° 56. FAO, Roma.

Awang, Y.B., Atherton, J.G., 1995. Growth and fruiting responses of strawberry plants grown on rockwool to shading and salinity. *Scientia Horticulturae* 62(1-2), 25–31. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(95\)00770-T](https://doi.org/10.1016/0304-4238(95)00770-T).

Baker, N.R., 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>.

Bian, Z.H., Yang, Q.C., Liu, W.K., 2015. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *J Sci Food Agric* 95, 869–877. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6789>.

Borkowska, B., 2005. The photosynthetic activity of plants growing under different environmental conditions. *International Journal of Fruit Science* 5 (2), 3-16. https://doi.org/10.1300/J492v05n02_02.

Bruce, A.B., Maynard, E.T., Farmer, J.R., 2019. Farmers' perspectives on challenges and opportunities associated with using high tunnels for specialty crops. *HortTechnology*, 04258-18. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH04258-18>.

Cano, M.A., 2013. Estrategias biológicas para el manejo de enfermedades en el cultivo de fresa (*Fragaria* spp.). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 7 (2), 263-276.

Casierra-Posada, F., 2007. Fotoinhibición: respuesta fisiológica de los vegetales al estrés por exceso de luz. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 1(1), 114-123.

Casierra-Posada, F., Aguilar-Avenidaño, O., 2008. Respuestas fisiológicas y morfológicas de plantas de mora (*Rubus* sp.) sometidas a estrés por viento inducido. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 2(1), 43-53.

Choi, H.G., Moon, B.Y., Kang, N.J., 2016. Correlation between strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) productivity and photosynthesis-related parameters under various growth conditions. *Frontiers in Plant Science* 7, 1607. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01607>.

Darnell, R.L., Cantliffe, D.J., Kirschbaum, D.S., Chandler, C.K., 2003. The physiology of flowering in strawberry. *Horticultural Reviews* 28, 325-349.

Dávalos-González, P.A., Narro-Sánchez, J., Jofre-Garfias, A.E., Razo, A.R.H., Vázquez-Sánchez, M.N., 2009. Influence of the genotype, type of plant and population density on strawberry productivity and fruit quality under macrotunnel. *Acta Horticulturae* 842, 91–94.

Duursma, R.A., 2015. Plantecophys – An R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. *PLoS ONE* 10 (11), e0143346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143346>.

Enz, M., Dachler, Ch., 1997. Phenological growth stages and BBCH-identification keys of strawberry, en: Compendium of growth stage identification keys for mono- and dicotyledonous plants - Extended BBCH scale. German Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry (BBA), German Federal Office of Plant Varieties (BSA), German Agrochemical Association (IVA), Institute for Vegetables and Ornamentals in Grossbeeren (IGZ), AgrEvo, BASF, Bayer y Novartis.

FAOSTAT, 2018. Producción de fresa. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (consultada 14 septiembre 2020).

Flórez, R., Mora, R., 2010. Fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) producción y manejo poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial, Cámara de Comercio de Bogotá, Editorial Produmedios, Bogotá, Colombia.

Francisco-Francisco, N., Benavides-Mendoza, A., 2014. Impacto de la salinidad y la temperatura diurna sobre la fluorescencia de la clorofila en fresa. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5 (1), 157-162.

Friedrich, G., Fischer, M. 2000. *Physiologische Grundlagen des Obstbaues*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany.

García, K., Kubota, C., 2017. Physiology of strawberry plants under controlled environment: diurnal change in leaf net photosynthetic rate. *Acta Hortic.* 1156, 445-452. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2017.1156.66>.

García-Tejero, I.F., López-Borrallo, D., Miranda, L., Medina, J.J., Arriaga, J., Muriel-Fernández, J.L., Martínez-Ferri, E., 2018. Estimating strawberry crop coefficients under plastic tunnels in Southern Spain by using drainage lysimeters. *Scientia Horticulturae* 231, 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.020>.

Gavilán, P., Ruiz, N., Lozano, D., 2015. Daily forecasting of reference and strawberry crop evapotranspiration in greenhouses in a Mediterranean climate based on solar radiation estimates. *Agricultural Water Management* 159, 307–317. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.06.012>.

Genty, B., Briantais, J.M., Baker, N.R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990, 87-92.

Giampieri, F., Alvarez-Suarez, J.M., Battino, M., 2014. Strawberry and human health: effects beyond antioxidant activity. *J. Agric. Food Chem.* 62 (18), 3867-3876. <https://doi.org/10.1021/jf405455n>.

Givnish, T.J., Montgomery, R.A., Goldstein, G., 2004. Adaptative radiation of photosynthetic physiology in the hawaiian lobeliads: light regimens, static light responses and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91 (2), 228–246.

Grant, O.M., Davies, M.J., Johnson, A.W., Simpson, D.W., 2012. Physiological and growth responses to water deficits in cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*) and in one of its progenitors, *Fragaria chiloensis*. *Environmental and Experimental Botany* 83, 23-32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.004>.

Grijalba, C.M., Pérez-Trujillo, M.M., Ruíz, D., Ferrucho, A.M., 2015. Strawberry yields with high-tunnel and open-field cultivations and the relationship with vegetative and reproductive plant characteristics. *Agronomía Colombiana* 33(2), 147-154. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v33n2.52000>.

Gündüz, K., Özdemir, E., 2014. The effects of genotype and growing conditions on antioxidant capacity, phenolic compounds, organic acid and individual sugars of strawberry. *Food Chemistry* 155, 298–303. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.064>.

Hancock, J.F., 2020. Strawberries. *Crop Production Science in Horticulture* 11, second ed. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Harbut, R.M., 2009. The development of the modern strawberry (*Fragaria x ananassa*): physiology, biochemistry and morphology of progenitor species (*F. virginiana* and *F. chiloensis*) and resulting cultivars. Doctor of Philosophy Thesis, Cornell University, 139 p.

Hidaka, K., Dan, K., Miyoshi, Y., Mamura, H., Takayama, T., Kitano, M., Sameshima, K., Okimura, M., 2016. Twofold increase in strawberry productivity by integration of environmental control and movable beds in a large-scale greenhouse. *Environ. Control Biol.* 54 (2), 79-92. <https://doi.org/10.2525/ecb.54.79>.

Hoagland, D.R., Arnon, D.I., 1950. The water-culture method for growing plants without soil - Circular 347. The College of Agriculture, University of California, Berkeley.

Hunt, R., 2017. Growth Analysis, Individual Plants, en: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 2nd edition, Vol. 1., Elsevier, pp. 421-429. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4>.

Hytönen, T., Elomaa, P., Moritz, T., Junttila, O., 2009. Gibberellin mediates daylength-controlled differentiation of vegetative meristems in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch). *BMC Plant Biology* 9, 18. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-18>

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM, 2019. Clasificación Climática Caldas – Lang Departamento de Cundinamarca. Atlas Climatológico de Colombia. Subdirección de Meteorología. <http://atlas.ideam.gov.co>. (consultada 4 agosto 2019)

Josuttis, M., Dietrich, H., Treutter, D., Will, F., Linnemannstöns, L., Krüger, E., 2010. Solar UVB response of bioactives in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch. L.): a comparison of

protected and open-field cultivation. *J Agric Food Chem.* 58(24), 12692-702. <https://doi.org/10.1021/jf102937e>.

Kadir, S., Carey, E., Ennahli, S., 2006a. Influence of high tunnel and field conditions on strawberry growth and development. *HortScience* 41(2), 329–335.

Kadir, S., Sidhu, G., Al-Khatib, K., 2006b. Strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. *HortScience* 41 (6), 1423-1430.

Kumar, A., Avasthe, R.K., Rameash, K., Pandey, B., Borah, T.R., Denzongpa, R., Rahman, H., 2011. Influence of growth conditions on yield, quality and diseases of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) var Ofra and Chandler under mid hills of Sikkim Himalaya. *Scientia Horticulturae* 130 (1), 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.05.034>.

Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T. L., 2008. 2. Photosynthesis, Respiration, and Long-Distance Transport, en: *Plant physiological ecology*, 2da. ed., Springer, pp. 91-99.

Larcher, W., 2003. Chapter 2: Carbon utilization and dry matter production, en: *Physiological plant ecology*. 4ta. ed. Springer, Berlin Heidelberg, Alemania, pp.69-184.

Le Mière, P., Hadley, P., Darby, J., Battey, N.H., 1998. The effect of thermal environment, planting date and crown size on growth, development and yield of *Fragaria x ananassa* Duch. cv. Elsanta. *The Journal Horticultural Science and Biotechnology* 73 (6), 786–795. <https://doi.org/10.1080/14620316.1998.11511049>.

Li, T., Yang, Q., 2015. Advantages of diffuse light for horticultural production and perspectives for further research. *Frontiers in Plant Science* 6, 704. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00704>.

Li, X., Chen, W., Li, Y., 2012. Study on photosynthetic characteristics of blueberry in greenhouse. *Acta Horticulturae*

Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350-382.

Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., 2001. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy, en: Wrolstad, R.E., Acree, T.E., An, H., Decker, E.A., Penner, M.H., Reid, D.S., Schwartz, S.J., Shoemaker C.F., Sporns, P. (Eds.),

Current protocols in food analytical chemistry (CPFA). John Wiley and Sons, Inc., New York, p. F4.3.1–F4.3.8.

Lozano, D., Ruiz, N., Gavilán, P., 2016. Consumptive water use and irrigation performance of strawberries. *Agricultural Water Management* 169, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.02.011>.

Martínez-Ferri, E., Soria, C., Ariza, M.T., Medina, J.J., Miranda, L., Domínguez, P., Muriel, J.L., 2016. Water relations, growth and physiological response of seven strawberry cultivars (*Fragaria x ananassa* Duch.) to different water availability. *Agricultural Water Management* 164, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.08.014>.

Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51 (345), 659-668.

Moreira-Lobo, A.M., Martins, M., Neto, M., Machado, E., Ribeiro, R., Silveira, J., 2015. Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity. *Journal of Plant Physiology* 179, 113-121. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.007>.

Neri, D., Baruzzi, G., Massetani, F., Faedi, W., 2012. Strawberry production in forced and protected culture in Europe as a response to climate change. *Can. J. Plant Sci.* 92, 1021-1036. <https://doi.org/10.4141/cjps2011-276>.

Nile, S.H., Park, S.W., 2014. Edible berries: Bioactive components and their effect on human health. *Review. Nutrition* 30, 134–144. <http://dx.doi.org/10.1016/j.nut.2013.04.007>.

Oda, Y., 1997. Effects of light intensity, CO₂ concentration and leaf temperature on gas exchange of strawberry plants – Feasibility studies on CO₂ enrichment in Japanese conditions. *Acta Hort.* 439 (2), 563-573.

Palonen, P., Pinomaa, A., Tommila, T., 2017. The influence of high tunnel on yield and berry quality in three florican raspberry cultivars. *Scientia Horticulturae* 214, 180-186. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.11.049>.

Pereira, I., Gonçalves, M.A., Picolotto, L., Vignolo, G.K., Corrêa Antunes, L.E., 2016. Controle do crescimento de mudas de morangueiro ‘Camarosa’ cultivadas em substrato

comercial pela aplicação de proexadione cálcio. Rev. Cienc. Agrar. 59 (1), 93-98. <http://dx.doi.org/10.4322/rca.2126>.

R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado 1 julio 2020).

Retamal-Salgado, J., Bastías, R.M., Wilckens, R., Paulino, L., 2015. Influence of microclimatic conditions under high tunnels on the physiological and productive responses in blueberry 'O'Neal'. Chilean Journal of Agricultural Research 75 (3), 291–297. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-58392015000400004>.

Rodríguez, N.C., Melgarejo, L.M., Blair, M.W., 2019. Purple Passion Fruit, *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*, variability for photosynthetic and physiological adaptation in contrasting environments. Agronomy 9(5), 231. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050231>.

Rubio, S., Alfonso, A., Grijalba, C.M., Pérez, M.M., 2014. Determinación de los costos de producción de la fresa cultivada a campo abierto y bajo macrotúnel. Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 8(1), 67–79. <https://doi.org/10.17584/rcch.2014v8i1.2801>.

Serçe, S., Hancock, J.F., 2005. The temperature and photoperiod regulation of flowering and runnering in the strawberries, *Fragaria chiloensis*, *F. virginiana*, and *F. x ananassa*. Scientia Horticulturae 103, 167–177.

Simpson, D., 2018. The economic importance of strawberry crops, in: Hytönen, T., Graham, J., Harrison, R. (Eds.), The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives. Compendium of Plant Genomes. Springer, Cham, pp.1-7. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76020-9_1

Singh, A., Syndor, A., Deka, B.C., Singh, R.K., Patel, R.K., 2012. The effect of microclimate inside low tunnels on off-season production of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). Scientia Horticulturae 144, 36–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.025>.

Solarte, M.E., Moreno, L., Melgarejo, L.M., 2010. Capítulo VI: Fotosíntesis y pigmentos vegetales, en: Melgarejo, L.M. (Ed.), Experimentos en Fisiología Vegetal. Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. pp. 107-122.

Sønsteby, A., Heide, O. M., 2006. Dormancy relations and flowering of the strawberry cultivars Korona and Elsanta as influenced by photoperiod and temperature. *Scientia Horticulturae* 110, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.06.012>.

Suárez-Salazar, J.C., Melgarejo, L.M., Casanoves, F., Di Rienzo, J.A., DaMatta, F.M., Armas, C., 2018. Photosynthesis limitations in cocoa leaves under different agroforestry systems in the Colombian Amazon. *PLoS ONE* 13(11), e0206149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206149>.

Tabatabaei, S.J., Yusefi, M., Hajiloo, J., 2008. Effects of shading and $\text{NO}_3\text{:NH}_4$ ratio on the yield, quality and N metabolism in strawberry. *Scientia Horticulturae* 116 (3), 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.12.008>.

Tongtraibhop, P., Thongthieng, T., Nuengchaknin, C., Pitakpittaya, C. 2009. Yield and quality of strawberry under a low-cost plastic house in tropical climate. *Acta Horticulturae* 842, 103–106.

van Westreenen, A., Zhang, N., Douma, J.C., Evers, J.B., Anten, N.P.R, Marcelis, L.F.M., 2020. Substantial differences occur between canopy and ambient climate: Quantification of interactions in a greenhouse-canopy system. *PLoS ONE* 15 (5), e0233210. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233210>.

Wang, J., Yue, C., Gallardo, K., McCracken, V., Luby, J., McFerson, J., 2017. What consumers are looking for in strawberries: Implications from market segmentation analysis. *Agribusiness* 33 (1), 56–69. <https://doi.org/10.1002/agr.21473>.

Wang, S.Y., Camp, M.I., 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae* 85 (3), 183–199. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(99\)00143-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(99)00143-0).

Wien, H.C., 2009. Microenvironmental variations within the high tunnel. *HortScience* 44(2), 235–238.

Zhao, X., Carey, E., 2009. Summer production of lettuce, and microclimate in high tunnel and open field plots in Kansas. *HortTechnology* 19 (1), 113–119.

3. Relaciones hídricas en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto y bajo invernadero en una zona altoandina

3.1 Resumen

Esta investigación buscó determinar el efecto del ambiente de cultivo y de factores micrometeorológicos sobre las relaciones hídricas en plantas de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) ‘Monterey’ cultivadas bajo invernadero no climatizado con cubierta de polietileno (INV) y en campo abierto (CA), en Cajicá (2.562 msnm; Colombia). Se evaluó la conductancia estomática (g_s), el potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) y el contenido relativo de agua de las hojas (CRA) a diferentes horas del día, así como la tasa de fotosíntesis neta (A_n) en diferentes estados fenológicos: Vegetativo I (5 hojas), Vegetativo 2 (15-20 hojas), plena Floración y Fructificación (primeros frutos rojos). Adaptando el método del lisímetro de pesada se determinó la evapotranspiración acumulada por planta (EVT_{acum}) desde el trasplante hasta finalizar la primera cosecha (213 DDS). Se evaluó el área foliar y la biomasa seca acumuladas por planta, el rendimiento agronómico, el número de frutos y el índice de cosecha (HI). Se determinó el uso eficiente del agua tanto productivo (WUE_p) como del cultivo (WUE_c). En CA g_s fue superior durante las etapas vegetativas y la floración, mientras que en fructificación fue similar en ambos ambientes. Durante el día, g_s fue mayor entre 10:00 am a 2:00 pm en las plantas de CA. Los factores micrometeorológicos explicaron el 49 % de la varianza de g_s , obteniendo mayor conductancia estomática ante el incremento en la temperatura del aire (T_a), la humedad volumétrica del sustato (Θ_{vol}) y la disminución en el déficit de presión de vapor (DPV). El Ψ_{wfol} medido a las 6:00 am siempre fue mayor en CA y los niveles más bajos ocurrieron en las plantas bajo INV durante el desarrollo vegetativo; mientras que el Ψ_{wfol} medido a la 1:00 pm y el CRA tanto a las 6:00 am como a la 1:00 pm, no variaron entre ambientes, pero si incrementaron a través del desarrollo, siendo menores en las etapas vegetativas y mayores en las reproductivas. La variabilidad del Ψ_{wfol} fue explicada en alto grado ($R^2 > 0,7$) por los

factores micrometeorológicos, mostrando relación directa con la humedad relativa del aire (HRa) e inversa con T_a , DPV y la radiación PAR. En CA se presentó mayor A_n durante la floración y fructificación. El área foliar acumulada por planta fue similar entre ambientes de cultivo, pero la biomasa seca total de las plantas en CA resultó 22,54 % superior a la de INV. El rendimiento agronómico resultó ser 42,6 % menor bajo INV, aunque con similar número de frutos e HI . La EVT_{accum} desde la siembra hasta finalizar la primera cosecha fue significativamente mayor bajo INV, superando en 17,6 % el volumen registrado en CA, principalmente por la mayor EVT_{diaria} que se presentó bajo cubierta durante el desarrollo vegetativo hasta la floración. El mayor WUE_p se presentó en CA, superando en 44,6 % el de INV, mientras que duplicó el WUE_c , en razón a la mayor biomasa seca acumulada y el rendimiento agronómico superior con relación a la cantidad de agua evapotranspirada (EVT_{accum}). En CA se presentó un gradiente hídrico más favorable entre el sustrato, la planta y la atmósfera, donde la mayor Θ_{vol} y el menor DPV en el aire, junto con mayor radiación PAR, permitieron que g_s y A_n fueran más altas, con menor evapotranspiración.

Palabras clave: conductancia estomática, potencial hídrico foliar, contenido relativo de agua, evapotranspiración, peso seco, rendimiento, uso eficiente del agua.

3.2 Abstract

This research aimed to determine the effect of the crop environment and the micrometeorological factors on the water relations of 'Monterey' strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.), grown under a polyethylene film greenhouse with no climate control (GH) and in the open field (OF), in Cajica (2,562 m a.s.l.; Colombia). The stomatal conductance (g_s), leaf relative water content (RWC) and leaf water potential (Ψ_{wfol}) in different hours of the day and net photosynthesis rate (P_n) were evaluated in different phenological stages: Vegetative I (5 leaves), Vegetative 2 (15-20 leaves), full Bloom and Fructification (first red berries). The cumulative evapotranspiration per plant (EVT_{accum}) from the transplant to the first harvest (213 DAP) was determined using an adapted methodology of the weighing lysimeter. Other variables like the accumulative leaf area and dry weight per plant, the yield, number of fruits and harvest index (HI), were assessed. The productive (WUE_p) and the crop water use efficiency (WUE_c) were determined. The stomatal conductance was higher in OF during the vegetative and flowering stages, whereas fructification was similar in both crop environments. During the day, g_s was higher between 10:00 am to 2:00 pm in the

plants in OF. The micrometeorological factors explained 49% of the variance of g_s , with a greater stomatal opening when air temperature (T_a) and volumetric substrate water content (Θ_{vol}) increased, and air vapor pressure deficit (VPD) decreased. The Ψ_{wfol} at 6:00 am was always higher in OF, and the lowest was recorded in plants under GH during vegetative stage, meanwhile the Ψ_{wfol} at 1:00 pm and RWC at 6:00 am and 1:00 pm, were not different between environments, but they increased during plant development, being lower in vegetative stages and higher in the reproductive ones. The variance of the Ψ_{wfol} was explained highly ($R^2 > 0.7$) by the micrometeorological factors, which showed a direct relation with the air relative humidity (RH_a) and inverse with the T_a , VPD and PAR. The OF displayed a higher P_n during flowering and fructification. The cumulative leaf area was alike between crop environments, but the total dry weight from the plants in OF was 22.54% higher than in the GH. The yield was 42.6% lower in GH, but with a similar number of fruits and HI . The EVT_{accum} from the transplant till the end of first harvest was significantly greater under GH by a 17.6%, compared to the volume recorded in OF, mostly due to the greater EVT_{daily} presented in GH during the vegetative development to the full bloom. A greater WUE_p was found in OF, by a 44.6% over the value of the GH, while it doubled the WUE_c , due to the increase in the accumulative dry weight and the greater yield in relation with the amount of water evapotranspired (EVT_{accum}). In OF, the water gradient was more favourable between the soil, plant and atmosphere, where a high Θ_{vol} , a low VPD in the air, along with a high PAR, lead to higher g_s and P_n and less evapotranspiration.

Key words: stomatal conductance, leaf water potential, leaf relative water content, evapotranspiration, yield, dry weight, water use efficiency.

3.3 Introducción

La producción mundial de fresa (*Fragaria* × *ananassa* Duch.), ha incrementado en un 11 % entre los años 2013 a 2018, alcanzando las 8.337.099 t, desarrollándose en 372.361 ha (FAOSTAT, 2018). Este aumento responde, como otros productos, al incremento en la demanda de alimentos derivada del crecimiento poblacional, así como a cambios en las preferencias de alimentación con tendencia al mayor consumo de frutas y vegetales (Mason-D'Croz et al., 2019). La fresa es reconocida por su aroma, sabor y color atractivo, así como por la riqueza y altos niveles de compuestos químicos que proveen significativos beneficios para la salud como polifenoles, vitaminas y minerales (Nile y Park, 2014).

La planta de fresa tiene una elevada demanda de agua, entre 300-400 mL/planta/día (Martínez-Ferri et al., 2016), lo que obedece a su sistema de raíces poco profundo, su gran área foliar y el alto contenido hídrico de los frutos (Klamkowski y Treder, 2006). Se ha encontrado que en fresas sometidas a condiciones de déficit hídrico disminuye significativamente el potencial hídrico de las hojas así como la conductancia estomática, lo que conlleva a una reducción tanto en la transpiración como en la tasa de fotosíntesis neta y en consecuencia, a una menor acumulación de biomasa y expansión foliar y a alteraciones en la partición de los asimilados (Renquist et al., 1982; Blanke y Cook, 2004; Klamkowski y Treder, 2006; Grant et al., 2010; Perin et al. 2019a; Perin et al., 2019b). Tanto el rendimiento como el tamaño individual de los frutos de fresa resultan severamente afectados ante la disminución en el suministro hídrico (Liu et al., 2007). Sin embargo, técnicas como el riego deficitario mejoran la calidad nutricional de las fresas y su cantidad de compuestos bioactivos (Weber et al., 2017; Perin et al., 2019b).

Considerando que las plantas de fresa son muy sensibles al estrés por déficit hídrico, aún más que al anegamiento (Blanke y Cook, 2004), para alcanzar rendimientos aceptables y frutos de alta calidad, se hace necesario su irrigación constante (Weber et al., 2017). Esto implica desarrollar este tipo de cultivo en áreas provistas con sistemas de irrigación y con alta utilización de volúmenes de agua para riego (Vaz et al., 2015), que alcanza entre 4000-12000 m³/ha/ciclo (Deaquiz et al., 2014; Lozano et al., 2016; Martínez-Ferri et al., 2016).

Comúnmente la fresa se siembra en camas levantadas sobre el terreno natural, que son acolchadas con láminas plásticas y se emplea riego por goteo, técnicas utilizadas tanto en cultivos sembrados a campo abierto como bajo ambientes protegidos (Hancock, 2020); también existen cultivos en sustrato empleando camas elevadas movibles (Hidaka et al., 2016). Martínez-Ferri et al. (2016) señalan que la producción de fresa requiere grandes cantidades de agua cuando se cultiva bajo túneles, que son suministradas enteramente por la irrigación. Por otra parte, se ha dicho que la demanda evaporativa dentro de los ambientes protegidos comparada con los cultivos a campo abierto es más baja debido a la reducción en la transmisión de la radiación solar y en la velocidad del viento (Orgaz et al., 2005; Möller y Assoluline, 2007; Gavilán et al., 2015; Lozano et al., 2016; Jaafar et al., 2019). Se han desarrollado propuestas para determinar los volúmenes de riego para fresas cultivadas bajo estructuras no climatizadas como invernaderos y túneles, a partir del cálculo o de la medición directa de la evapotranspiración de referencia (ET₀) (Gavilán et

al., 2015; Jaafar et al., 2019), ajustada mediante diferentes coeficientes multiplicadores (K_c) entre 0,7-1,6 (Deaquiz et al., 2014; Lozano et al., 2016), que fluctúan según la fenología del cultivo, la cobertura del dosel, el cultivar, las condiciones locales y el manejo del cultivo (García-Tejero et al., 2018), buscando restituir mediante el riego la evapotranspiración diaria del cultivo (ET_c).

El uso eficiente del agua y las relaciones hídricas están muy influenciados por las condiciones particulares de cultivo, a nivel de las características del suelo (Lozano et al., 2016), el microclima (Möller y Assoluline, 2007), las variedades sembradas (Grant et al. 2010; Grant et al., 2012; Martínez-Ferri et al. 2016), las técnicas de manejo de las plantas (Orgaz et al., 2005), las estructuras empleadas para la protección de los cultivos (García-Tejero et al., 2018), entre otros.

El propósito de este trabajo fue comparar el comportamiento de las relaciones hídricas en plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en campo abierto y bajo invernadero no climatizado, evaluando aspectos ecofisiológicos, relacionados con el intercambio gaseoso, la evapotranspiración y el potencial hídrico foliar, morfológicos como el área foliar y la biomasa seca acumulada durante el desarrollo, y productivos como el rendimiento, el índice de cosecha y el uso eficiente del agua.

3.4 Metodología

3.4.1 Localización, descripción de áreas y de unidades experimentales y su manejo

El experimento se llevó a cabo en Cajicá, Cundinamarca, Colombia (4°56'N, 74°00'W y 2562 msnm), municipio ubicado en la zona centro de la Sabana de Bogotá, con temperatura del aire promedio de 18 °C, humedad relativa del 88 % y precipitación anual de 880 mm. Cundinamarca es el principal departamento cultivador de fresa en el país, con el 64,6 % de la producción nacional y el 46,35 % del área sembrada (Agronet, 2018).

El área experimental bajo cubierta, que comprendió 60 m², se ubicó al interior de un invernadero tipo espacial, no climatizado, con techo en domo, apertura cenital fija y cortinas de ventilación laterales de apertura manual, protegidas con malla polisombra blanca del 45 % (Anexo A); la cubierta del invernadero consistió en una capa de polietileno transparente de 150 µm de espesor, de un año de fabricación e instalación (Anexo B). En campo abierto,

el experimento se ubicó en un espacio de 60 m² a libre exposición, delimitado con paredes laterales en polisombra blanca (Anexo A). En cada área experimental las plantas fueron colocadas sobre cuatro filas de mesones metálicos de 1,1 m de altura, 0,8 m de ancho y 15 m de largo, distanciados 0,45 m entre sí.

Cada unidad experimental (UE) consistió en una planta de fresa 'Monterey' importada de Chile por Proplantas S.A., Bogotá, desde el vivero Agrícola Llahuén (Chile), a partir de un estolón con raíz desnuda que fue sembrado en un contenedor plástico de 4 L de capacidad (diámetro mayor 21,2 cm, diámetro menor 14,5 cm y alto 16 cm) (Anexo C), relleno con una mezcla volumétrica de tierra negra (50 %), cascarilla de arroz tostada (15 %), turba rubia (15%) y escoria de carbón (20 %), cuyas características fisicoquímicas se presentan en el Anexo D. La cara superficial de cada materia fue cubierta con una lámina de polietileno grueso de color negro, sujeto al contenedor con una banda elástica, dejando un orificio circular central de 6 cm de diámetro para el desarrollo de las coronas de la planta (Anexo D), con el fin de minimizar tanto la evaporación del agua desde el sustrato (Grant et al., 2010) así como la penetración del agua lluvia en las UE ubicadas en el ambiente de CA. Se ubicaron 40 UE por mesón, para un total de 160 UE en cada ambiente, colocadas en doble hilera separadas 0,35 m y distanciadas 0,25 m entre plantas.

Dos veces por semana se realizó fertirriego con una solución nutritiva, basada en la propuesta para cultivos sin suelo de Hoagland y Arnon (1950), con una concentración de nutrientes de 200 ppm de N-NO₃, 14 ppm de N-NH₄, 31 ppm de P, 160 ppm de K, 160 ppm de Ca, 40 ppm de Mg, 50 ppm de S, 1,5 ppm de Fe, 0,5 ppm de Mn, 0,04 ppm de Cu, 0,07 ppm de Zn, 0,25 ppm de B y 0,05 ppm de Mo. Dicha solución fue preparada con los siguientes fertilizantes comerciales y las respectivas cantidades (mg L⁻¹): 861 de nitrato de calcio (15,5-0-0-26), 419 de nitrato de potasio (13-0-46), 383 de sulfato de magnesio (16-13), 119 de fosfato monoamónico (12-53), 6,1 de quelato de hierro (9), 4,2 de quelato de manganeso (9), 0,3 de quelato de cobre (9), 0,8 de quelato de zinc (9), 1,7 de borax (11) y 0,09 de molibdato de amonio (54). El pH de la solución final fue 5,5 y la conductividad eléctrica de 1,7 dS/m.

Regularmente se inspeccionó el estado fitosanitario de las plantas y se aplicaron diferentes estrategias de manejo integrado de plagas y enfermedades, privilegiando el control biológico y el cultural frente al químico. Para las prácticas de manejo de las plantas de

fresa se siguieron las recomendaciones de Flórez y Mora (2010), tales como la poda de todas las inflorescencias que emergieron antes de la formación de mínimo tres coronas por planta, la remoción de los estolones desde su aparición y de las hojas senescentes.

3.4.2 Registro de las condiciones micrometeorológicas en cada ambiente de cultivo

Una microestación meteorológica HOBO H21-USB (Onset Computer Corp., Bourne, USA), con sensores de temperatura del aire, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (PAR), ubicados a 50 cm por encima del dosel de las plantas, fue instalada en cada ambiente de cultivo; un pluviómetro fue colocado en campo abierto a la misma altura de las plantas. Los registros micrometeorológicos fueron tomados cada 15 min durante el tiempo de ejecución del experimento (28/8/2017 a 05/03/2018). A partir de la temperatura del aire y la humedad relativa se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) (Allen et al., 2006).

Durante el estudio la temperatura promedio del aire y su respectiva desviación estándar fueron $14,6 \pm 4,6$ °C en el campo abierto (CA) y $16,3 \pm 5,8$ °C bajo invernadero (INV). La humedad relativa promedio fue $81,2 \pm 17,8$ y $74,3 \pm 19,1$ % en CA e INV, respectivamente, con un DPV de $0,5 \pm 0,4$ y $0,7 \pm 0,7$ kPa. Una PAR promedio de $657,5 \pm 398,5$ $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fue registrada en CA y de $476,1 \pm 281,5$ bajo INV. La precipitación acumulada fue de 461,6 mm, medida en CA.

Las condiciones climáticas que se registraron en ambos ambientes se encuentran dentro de los rangos adecuados reportados para el cultivo de fresa (Hancock, 2020).

3.4.3 Manejo del riego en las unidades experimentales

El riego de cada UE se efectuó día de por medio de manera manual, suministrando el volumen de agua requerido para mantener el sustrato cerca de su máxima capacidad de retención de humedad. Según la curva de tensión de humedad, a -33 KPa, que corresponde a la capacidad de campo, la humedad gravimétrica del sustrato fue en promedio del 58,3 %, que, ajustado con la densidad aparente ($0,6 \text{ g cm}^{-3}$), correspondió a una humedad volumétrica del 35 %.

Antes de efectuar cada evento de riego, en 10 UE seleccionadas por ambiente de cultivo se midió la humedad volumétrica mediante la sonda ML3 Thethaprobe acoplada a un registrador HH2 (Delta-T Devices®, Reino Unido), previamente calibrado para el sustrato utilizado. La sonda se insertó hasta los 6 cm de profundidad, en dos puntos diferentes de cada UE, obteniendo el promedio de la humedad volumétrica actual. La cantidad de agua a aplicar en cada UE (V_{riego}) se calculó según Liu et al. (2007) empleando la fórmula: $V_{riego}=[(\Theta_{CC}-\Theta_{vol}) * V_{materia}] / 100$, donde, Θ_{CC} corresponde a la humedad volumétrica a capacidad de campo (35%), Θ_{vol} es el contenido actual medido con la sonda antes del riego y $V_{materia}$ es el volumen del contenedor (4000 mL). Luego se procedió a aplicar de forma manual el V_{riego} calculado en cada UE seleccionada. El volumen de agua que se empleó para regar el resto de las UE en las áreas experimentales correspondió al promedio del V_{riego} calculado en cada ambiente de cultivo.

3.4.4 Conductancia estomática, contenido relativo de agua y potencial hídrico foliar y humedad volumétrica del sustrato

En diferentes intervalos horarios durante el día (6:00-8:00 am, 8:00-10:00 am, 10:00-12:00 am, 12:00-2:00 pm, 2:00-4:00 pm y 4:00-6:00 pm), se midió la conductancia estomática (g_s), empleando un porómetro AP4 (Delta-T Devices®, Cambridge, UK). Las mediciones se efectuaron sobre el foliolo central de la 3^{ra} y la 4^{ta} hoja, completamente expandidas adheridas a la planta, tomadas desde la parte apical de una corona, de 5 UE por cada ambiente de cultivo.

En los mismos intervalos horarios y sobre las mismas UE, se registró el contenido volumétrico de agua en el sustrato (Θ_{vol}), basado en lo propuesto por Orgaz et al. (2005) y Grant et al. (2010), insertando la sonda a 6 cm de profundidad, en dos puntos diferentes del contenedor.

Dentro del horario de evaluación entre 6:00 am y 6:00 pm, las mediciones del CRA y del Ψ_{wfol} se realizaron en la hora de menor T_a y mayor HR_a que correspondió a las 6:00 am y en el punto medio del intervalo donde se registró la mayor T_a y la menor HR_a que correspondió a la 1:00 pm.

Para determinar el contenido relativo de agua de las hojas (*CRA*), se adaptó el procedimiento descrito por Salisbury y Roos (1992). Se extrajeron dos discos, de 1 cm de diámetro, tomados de la parte media del foliolo central de la 3^{ra} o 4^{ta} hoja completamente expandida de una de las coronas, de 10 UE por ambiente de cultivo. Se midió en balanza analítica el peso fresco (*Pf*) de cada disco, luego se colocaron durante 4 horas en cámara húmeda en condiciones de oscuridad y a temperatura de 4 °C, para alcanzar su máximo nivel de turgencia y se midió el peso saturado (*Psat*). Posteriormente, los discos fueron secados en horno a 60 °C por 48 h y se registró su peso seco (*Ps*). El *CRA* (%) se calculó así: $CRA = [(Pf - Ps) / (Psat - Ps)] * 100$.

El potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) se midió mediante una bomba de presión tipo Schölander modelo 1000 (PMS Instrument Company, USA), siguiendo los procedimientos de Pérez et al. (2010) y Rodríguez et al. (2019). Se tomó la 3^{ra} o 4^{ta} hoja completamente expandida con el peciolo, de una de las coronas de la planta, en 10 UE por ambiente de cultivo.

Todas las mediciones de las variables anteriormente mencionadas fueron realizadas de manera simultánea y durante típicos días despejados de la zona de estudio.

El seguimiento de g_s , *CRA*, Ψ_{wfol} y Θ_{vol} se efectuó en los siguientes estados de desarrollo de las plantas de fresa (Anexo E), con su respectiva correspondencia con la escala BBCH para esta especie (Enz y Dachler, 1997): Vegetativo I (código 15: 5 hojas expandidas), Vegetativo II (código 19: 9 o más hojas expandidas, para el estudio entre 15 y 20 hojas), Floración (código 65-73: plena floración y achenios visibles sobre el receptáculo) y Fructificación (código 85: primeros frutos de color rojo).

3.4.5 Evapotranspiración

Para calcular la evapotranspiración por planta se adaptó un método lisimétrico. Allen et al. (2006), Orgaz et al. (2005) y Lozano et al. (2016), señalan que los lisímetros de drenaje y de pesada, han sido utilizados tradicionalmente para estimar con precisión la evapotranspiración de los cultivos. Basado en el funcionamiento del lisímetro de pesada, para las fresas ‘Monterey’ cultivadas en contenedores se adaptó la metodología empleada por Gavilán et al. (2015) para plantas en suelo y por Martínez-Ferri et al. (2016) en contenedores. Como se mencionó anteriormente, antes de efectuar cada evento de riego se midió la cantidad volumétrica de agua en el sustrato (Θ_{vol}) y se calculó el volumen de

riego requerido por UE (V_{riego}); posteriormente, se procedió a registrar empleando balanza gramera, el peso de cada UE ($P_{inicial}$). Media hora después de efectuar el riego de las plantas, cuando cesó el drenaje, se procedió a pesar nuevamente cada UE (P_{final}). La diferencia entre el P_{final} y el $P_{inicial}$ medido en el siguiente evento de riego (24-48 horas después), correspondió al volumen de agua evapotranspirada en el periodo de tiempo, valor que previamente fue ajustado utilizando la densidad del agua (1 g mL^{-1}). Para las UE en CA, en el caso que se hubiera registrado precipitación durante el periodo de tiempo comprendido entre la medición del P_{final} y del $P_{inicial}$, se adicionó al primero el peso del agua lluvia que pudo haberse infiltrado al sustrato del contenedor a través del área del orificio que se hizo en el acolchado plástico para la siembra de la planta (Anexo C).

Para cada una de las 10 UE seleccionadas en cada condición de cultivo, se calculó la evapotranspiración promedio diaria por planta (EVT_{diaria} en mL/planta/día), durante los periodos comprendidos entre los siguientes estados de desarrollo: Trasplante – Vegetativo I (74 días), Vegetativo I - Vegetativo II (42 días), Vegetativo II – Floración (36 días) y Floración – Cosecha (61 días).

También se determinó la evapotranspiración acumulada (EVT_{acum} en L/planta) (Grant et al., 2010; Martínez-Ferri et al., 2016), desde el trasplante de los estolones hasta alcanzar el estado Cosecha, que correspondió al código 87 según la escala BBCH de Enz y Dachler (1997) para fresa. Este estado se alcanzó a los 213 DDS (días después de la siembra o trasplante), momento en el cual finalizó la recolección de todos los frutos de la primera cosecha.

3.4.6 Tasa de fotosíntesis neta

La determinación de la tasa de fotosíntesis neta (A_n) se realizó sobre plantas de fresa en diferentes estados de desarrollo: Vegetativo I, Floración y Fructificación. Las mediciones fueron realizadas sobre una hoja adherida a cada planta, escogiendo la 3^{ra} o 4^{ta} completamente expandida (numerada desde la parte apical), empleando un analizador de gases infrarrojo CIRAS-3 Portable Photosynthesis System (PP Systems Inc., Amesbury, USA). Las condiciones ambientales de la cámara de la hoja fueron $390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de concentración parcial de CO_2 , temperatura de $25 \text{ }^\circ\text{C}$, humedad relativa del 70 %, DPV entre 1,0 a 1,5 kPa y flujo de radiación artificial proporcionada por la fuente de luz LED del equipo

de 1400 μmol fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Se evaluaron 3 UE por cada ambiente de cultivo y cada estado fenológico, efectuando tres mediciones por hoja, entre 10:00 - 12:00 am. Las mediciones fueron obtenidas de las curvas de respuesta de la fotosíntesis a la luz ($A_n/PPFD$) presentadas en el numeral 2.4.3.

3.4.7 Área foliar y biomasa seca total

Las mediciones del crecimiento se realizaron sobre 10 UE por ambiente de cultivo en el estado de Cosecha, código 87 según escala BBCH de Enz y Dachler (1997), que correspondió a la primera cosecha de las plantas, una vez finalizó la recolección de la totalidad de los frutos en el estado de madurez seleccionado. Se calculó el área foliar acumulada midiendo el área de todas las hojas expandidas, tanto las caídas a lo largo del desarrollo de la planta como las retenidas en el momento de la medición, mediante un escáner portátil CI-202 (CID Bio-Science, Camas, USA).

Para la determinación de la biomasa seca total acumulada, se consideró tanto el material vegetal retenido en la planta en el momento de la medición como todos los órganos caídos y los frutos cosechados que fueron recolectados durante el desarrollo de la planta. El material fue secado en horno a 70 °C hasta alcanzar un peso seco constante y posteriormente fue pesado por órganos en balanza analítica.

3.4.8 Rendimiento agronómico, número de frutos recolectados e índice de cosecha

Se determinó el rendimiento agronómico (g/planta), a través del peso fresco acumulado de todos los frutos que fueron recolectados durante la primera cosecha, efectuada aproximadamente desde los 152 hasta los 213 DDS (días después de la siembra o trasplante) (Anexo G). Los frutos fueron cosechados en el máximo grado de desarrollo del color, correspondiente a 90-100 % de su superficie rojo brillante (ICONTEC, 1997).

Todos los frutos cosechados por planta fueron contabilizados y secados en horno a 70 °C hasta alcanzar peso constante. Se calculó el índice de cosecha (HI), como la relación entre el peso seco de los frutos recolectados y el peso seco total de la planta, expresado en porcentaje (Martínez-Ferri et al., 2016; Weber et al., 2017).

3.4.9 Uso eficiente del agua

Se determinó el uso eficiente del agua productivo (WUE_p) según Larcher (2003), como el cociente entre la biomasa total producida por planta y el consumo de agua. La biomasa correspondió al peso seco total acumulado por planta y el consumo de agua se consideró como la EVT_{acum} , expresándose en $g L^{-1}$. El uso eficiente del agua del cultivo (WUE_c), de acuerdo con Grant et al. (2010), Grant et al. (2012) y Martínez-Ferri et al. (2016), se calculó a través de la relación matemática entre el rendimiento agronómico y la EVT_{acum} , siendo expresado en $g L^{-1}$.

Estas variables fueron medidas para las 10 UE seleccionadas en cada ambiente de cultivo en el estado de desarrollo denominado Cosecha.

3.4.10 Análisis de datos

Para g_s , CRA, Ψ_{wfol} y A_n se realizó un análisis de varianza (ANOVA) considerando como factores el ambiente de cultivo y los estados fenológicos de las plantas; para la primera variable también se incluyó el intervalo horario de medición. Se verificaron previamente supuestos de normalidad de residuales y homogeneidad de varianza; en caso de encontrar significancia estadística ($p \leq 0,05$) se establecieron las diferencias entre los tratamientos mediante una prueba de comparación múltiple de Tukey con una confianza del 95 %. Para g_s y Ψ_{wfol} se calcularon coeficientes de correlación de Pearson y Spearman y su significancia para explorar sus posibles relaciones con las variables micrometeorológicas (T_a , HR_a , DPV , Θ_{vol} , PAR). Para verificar este último supuesto, para g_s se logró ajustar un modelo de regresión lineal múltiple por pasos (stepwise) para reducir multicolinealidad, comprobando supuestos de normalidad de residuales y homocedasticidad; los parámetros estimados y su significancia, así como el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia del modelo, fueron tomados como indicadores de la relación variable de respuesta-covariable. Para Ψ_{wfol} , debido a la colinealidad que presentaron las covariables no fue posible ajustar un modelo de regresión lineal múltiple, por lo cual, se efectuó una regresión lineal simple con cada covariable con la que presentó correlación, comprobando previamente supuestos de normalidad de residuales y homocedasticidad; se determinaron los parámetros β_0 y β_1 y su significancia, así como el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia del modelo.

Para comparar las medias de las variables EVT_{acum} , área foliar, biomasa total, rendimiento agronómico, número de frutos cosechados, HI y el uso eficiente del agua (WUE_p , WUE_c), obtenidas para cada ambiente de cultivo, se realizó una prueba de t-Student considerando una confianza del 95 %, comprobando previamente supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

Los análisis se llevaron a cabo usando el software R v. 4.0.3 (R Core Team, 2020).

3.5 Resultados

3.5.1 Fluctuación diurna de condiciones micrometeorológicas

En el cultivo protegido (INV) la T_a diurna (6:00 am a 6:00 pm), tanto promedio como máxima y mínima, fue superior en comparación al CA, en 3, 4 y 2 °C respectivamente (Tabla 3-1). En cuanto a la HRa, la diferencia entre CA e INV fue de 8, 11 y 5 %, para el promedio, máximo y mínimo, en su orden, siendo superior en campo abierto. Consecuentemente, se registró un mayor DPV promedio en las condiciones bajo INV, resultando 46 % mayor que en CA. La radiación PAR fue inferior bajo INV en 30, 20 y 14 % en relación con el promedio, máximo y mínimo registrados en CA. La humedad del sustrato (Θ_{vol}) fue más alta en CA, siendo 22, 15 y 1% superior, al compararla con los valores promedio, máximo y mínimo, respectivamente, obtenidos bajo INV.

Tanto en CA como bajo INV, la menor T_a se presentó entre 6:00-8:00 am, aumentando en el transcurso de la mañana hasta alcanzar el máximo hacia el mediodía y descendiendo marcadamente después de las 4:00 pm (Figura 3-1). La HRa más alta se presentó entre 6:00-8:00 am, disminuyó progresivamente hasta alcanzar valores bajos en los intervalos comprendidos entre 10:00 am a 4:00 pm, luego de lo cual incrementó de 4:00-6:00 pm.

El DPV más bajo se presentó entre 6:00-8:00 am, aumentó durante la mañana hasta alcanzar los valores más altos del día en los intervalos entre 10:00 am a 4:00 pm, para luego disminuir al final de la tarde (4:00-6:00 pm). La radiación PAR fue baja de 6:00-8:00 am, aumentó hasta ser máxima entre 10:00-12:00 am y fue descendiendo progresivamente con el transcurso de la tarde. La humedad del sustrato (Θ_{vol}) fue superior en el primer intervalo de registro (6:00-8:00 am) y descendió gradualmente a lo largo del día, llegando a los valores más bajos en la última medición de la tarde (4:00-6:00 pm) (Figura 3-1).

Tabla 3-1: Variables micrometeorológicas registradas de 6:00 am a 6:00 pm durante los días de evaluación, en las áreas experimentales del cultivo de fresa ‘Monterey’ de campo abierto (CA) e invernadero (INV), en Cajicá (Colombia).

	CA	INV
Ta (°C)		
Promedio ± ds	18,9 ± 3,88	21,6 ± 4,68
Máxima	25,2	29,1
Mínima	10,3	12,4
HRa (%)		
Promedio ± ds	62,7 ± 16,2	54,4 ± 16,3
Máxima	93,6	82,2
Mínima	36,6	31,2
DPV (kPa)		
Promedio ± ds	0,96 ± 0,53	1,4 ± 0,71
Máximo	2,03	2,76
Mínimo	0,11	0,3
PAR (μmol fotones m⁻² s⁻¹)		
Promedio ± ds	715 ± 435	505 ± 301
Máxima	1470	1166
Mínima	75,8	64,9
Θ_{vol} (%)		
Promedio ± ds	30,1 ± 6,97	23,3 ± 6,99
Máxima	49,8	42,4
Mínima	20,9	16,3

Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa del aire; DPV; déficit de presión de vapor; PAR: radiación PAR; Θ_{vol}: humedad volumétrica del sustrato; ds: desviación estándar.

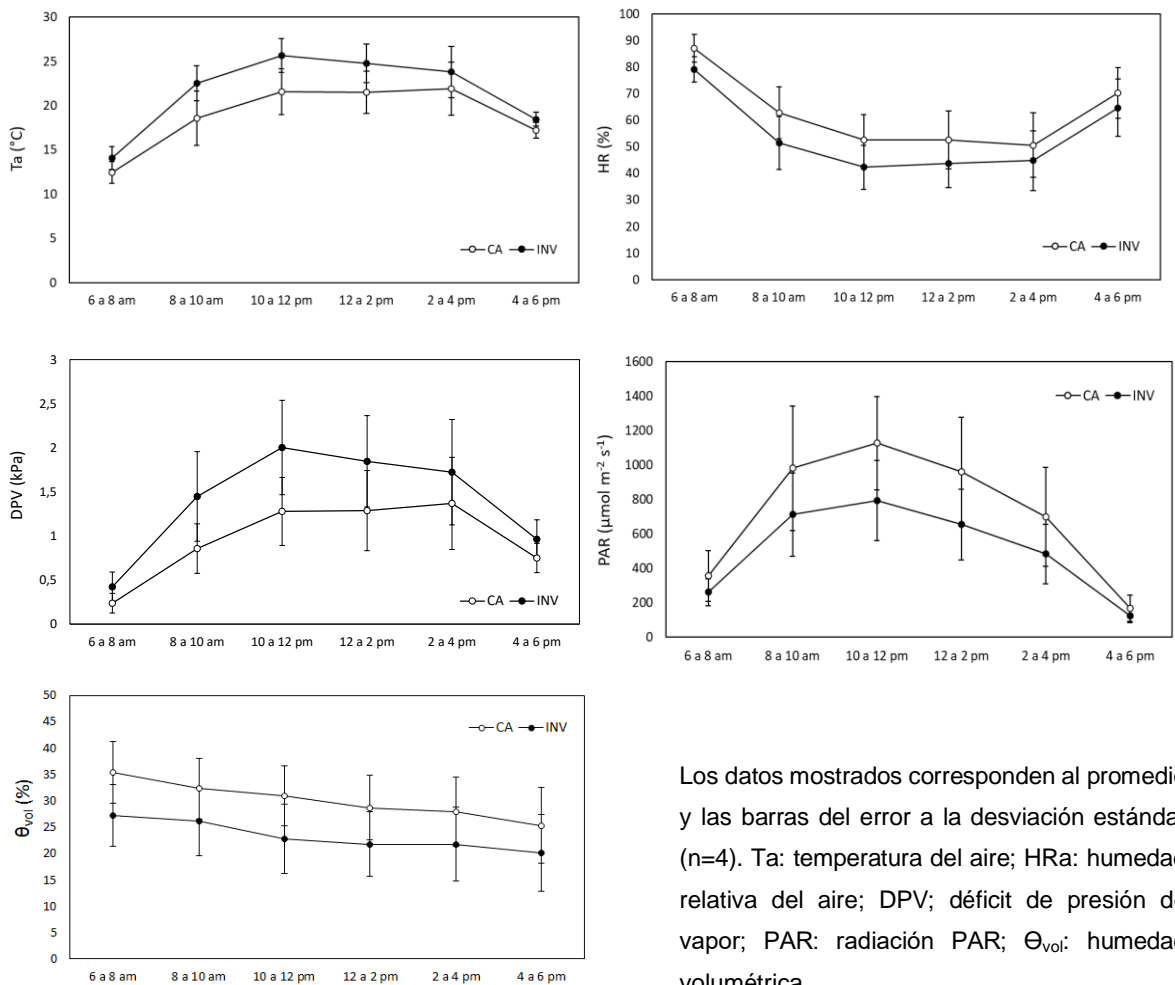
3.5.2 Conductancia estomática y potencial hídrico foliar

De acuerdo con el ANOVA, la conductancia estomática en las hojas de fresa ‘Monterey’ difirió entre ambientes de cultivo ($p < 0,001$), horas del día ($p < 0,001$) y estados de desarrollo de las plantas ($p < 0,001$) y se presentó interacción del ambiente con la hora del día ($p < 0,01$) y también con el estado fenológico ($p < 0,001$) (Figura 3-2).

El comportamiento de g_s durante el día fue similar en ambos ambientes de cultivo, siendo el más bajo en las primeras horas de la mañana (6:00 a 8:00 am) y aumentó progresivamente hasta ser máximo entre las 10:00 am y las 2:00 pm, periodo en el que

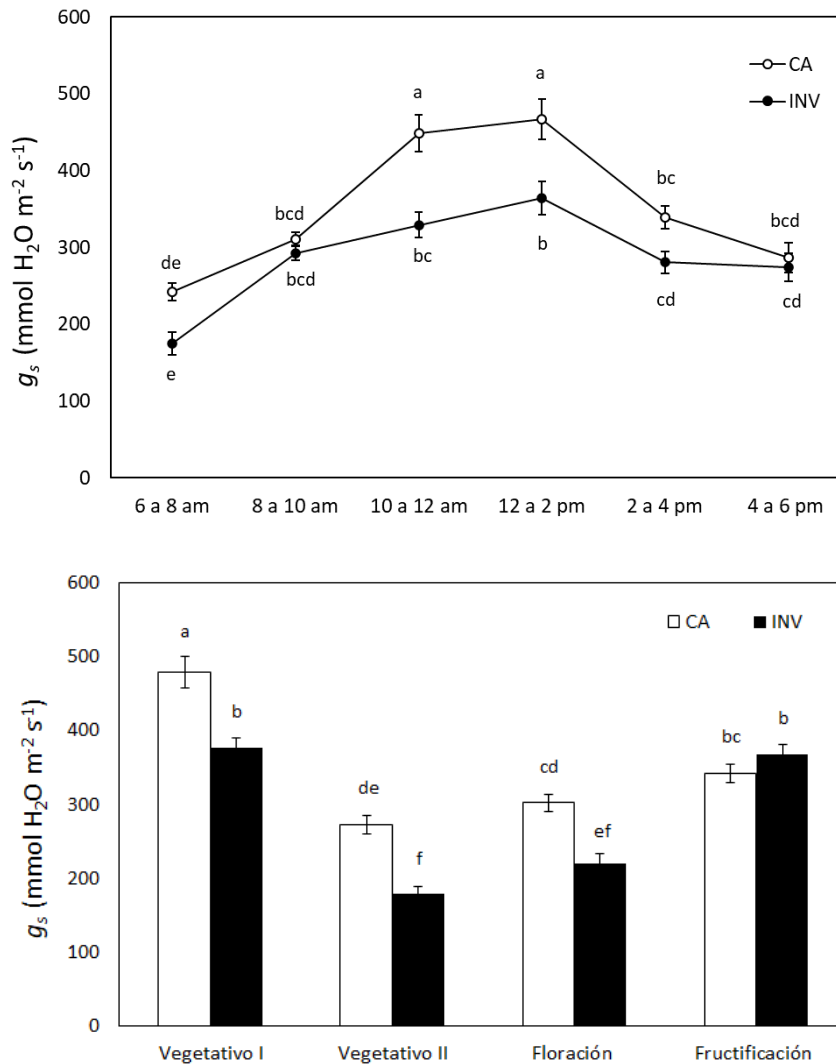
particularmente fue superior en CA en comparación al INV (Figura 3-2); luego la apertura estomática fue descendiendo gradualmente con el transcurrir de la tarde hasta las 6:00 pm. A campo abierto se registró mayor g_s que en invernadero durante el desarrollo vegetativo (Vegetativo I y II) y la Floración, mientras que en la Fructificación los estomas presentaron similar grado de apertura en ambas condiciones; en los estados Vegetativo II y Floración se presentó la menor g_s para los dos ambientes (Figura 3-2).

Figura 3-1: Fluctuación de las condiciones micrometeorológicas diurnas registradas en diferentes intervalos horarios (6:00 am a 6:00 pm), durante los días de evaluación en las plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en Cajicá (Colombia).



Los datos mostrados corresponden al promedio y las barras del error a la desviación estándar (n=4). Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa del aire; DPV; déficit de presión de vapor; PAR: radiación PAR; Θ_{vol} : humedad volumétrica.

Figura 3-2: Conductancia estomática (g_s) durante el día y en diferentes estados de desarrollo en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

Según el análisis de correlación, g_s estuvo relacionada con el aumento en T_a y en la PAR ($r \approx 0,3$ para cada uno) (Tabla 3-2). De acuerdo con la regresión múltiple, el 49 % de la varianza de g_s fue explicada por el efecto conjunto de T_a , Θ_{vol} y DPV, obteniendo mayor apertura estomática ante el incremento en T_a y Θ_{vol} y la disminución en el DPV (Tabla 3-3).

Tabla 3-2: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre la conductancia estomática (g_s) y el potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.

		Ta	HRa	DPV	Θ_{vol}	PAR
g_s	Pearson	0,31*	-0,2	0,21	0,21	0,33*
Ψ_{wfol}	Pearson	-0,85 ***	0,91***	-0,88***	0,32	-0,63**
	Sperman	-0,77***	0,88***	-0,89***	0,39	-0,72**

Los valores presentados corresponden al r de cada prueba y a la probabilidad $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***); (n=48 para g_s y n=16 para Ψ_{wfol}). Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa del aire; DPV: Déficit de presión de vapor; Θ_{vol} : humedad volumétrica del sustrato; PAR: radiación fotosintéticamente activa.

Tabla 3-3: Modelos de regresión lineal múltiple para la conductancia estomática (g_s) con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

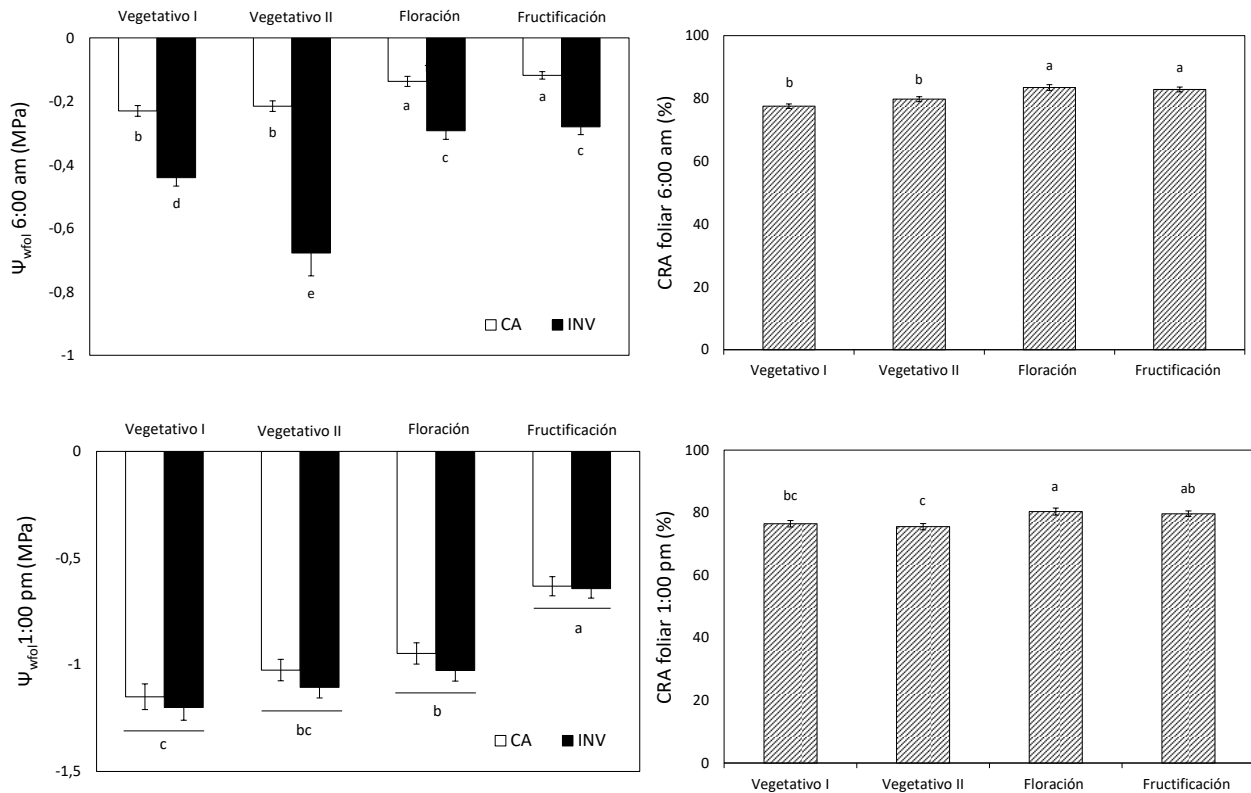
Regresión		Estimado	Error estándar	p-valor ¹	R ² ajustado	p-valor modelo ¹
Log g_s ~	Θ_{vol}	0,03	0,01	***	0,49	***
	Ta	0,29	0,05	***		
	DPV	-1,72	0,31	***		

¹ $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). Θ_{vol} : humedad volumétrica del sustrato; Ta: temperatura del aire; DPV: déficit de presión de vapor; (n=48).

El Ψ_{wfol} de la fresa ‘Monterey’ medido a las 6:00 am difirió entre ambientes de cultivo ($p < 0,001$) y estados del desarrollo de las plantas ($p < 0,05$), así como por la interacción entre ambos factores ($p < 0,001$). El Ψ_{wfol} a esa hora del día siempre fue mayor en las plantas de CA en comparación a aquellas bajo INV, con un promedio \pm error estándar de $-0,18 \pm 0,01$ y de $-0,42 \pm 0,01$ MPa, respectivamente.

En ambos ambientes, el Ψ_{wfol} a las 6:00 am fue más bajo en las plantas durante el desarrollo vegetativo (Vegetativo I y II) en comparación al reproductivo (Floración y Fructificación), particularmente para aquellas bajo INV, que alcanzaron los valores más bajos en el estado Vegetativo II con $-0,7 \pm 0,03$ MPa seguido del Vegetativo I con $-0,44 \pm 0,03$ MPa (Figura 3-3).

Figura 3-3: Potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) y contenido relativo de agua (*CRA*) medidos a las 6:00 am y a la 1:00 pm en fresas ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en diferentes estados fenológicos de las plantas.



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

Respecto al nivel de hidratación de las hojas a las 6:00 am, evaluado a través del *CRA*, no se encontraron diferencias estadísticas por efecto de los ambientes de cultivo ($p > 0,05$), pero si entre los estados fenológicos ($p < 0,001$), mientras que no se presentó interacción entre los ambientes y el estado ($p > 0,05$). Durante los estados del desarrollo vegetativo el *CRA* de las hojas fue más bajo que en el desarrollo reproductivo (Figura 3-3), siendo el promedio \pm error estándar, de $77,53 \pm 0,74$ % y $79,76 \pm 0,78$ para los estados Vegetativo I y Vegetativo II, y de $83,47 \pm 0,91$ % y $82,86 \pm 0,78$ % para la Floración y la Fructificación.

Por su parte, el Ψ_{wfol} de la fresa ‘Monterey’ medido a la 1:00 pm no fue diferente entre ambientes de cultivo ($p > 0,05$), pero si entre estados fenológicos ($p < 0,001$), y no se

encontró interacción entre ambos factores ($p>0,05$). El Ψ_{wfol} promedio \pm error estándar de las hojas de las plantas crecidas en CA fue $-1,02 \pm 0,06$ MPa y bajo INV de $-1,11 \pm 0,06$ MPa. La tendencia observada para el Ψ_{wfol} medido a la 1:00 pm fue incrementar durante el desarrollo de las plantas, siendo menor en el estado Vegetativo I con $-1,18$ MPa, seguido del Vegetativo II y la Floración con $-1,06$ y $-1,03$ MPa y siendo mayor en la Fructificación con $-0,64$ MPa (Figura 3-3).

La misma tendencia se presentó para el CRA medido a la 1:00 pm, que no difirió entre ambientes de cultivo ($p>0,05$), pero si varió entre los estados fenológicos ($p<0,01$), sin interacción entre ambos factores ($p>0,05$). Una menor hidratación de los tejidos foliares se encontró durante los estados vegetativos, siendo en promedio \pm error estándar de $76,48 \pm 1,03$ % para el Vegetativo I y de $75,55 \pm 0,97$ % para el Vegetativo II, mientras que la mayor turgencia a esa hora del día se registró durante los estados reproductivos, siendo $80,37 \pm 1,14$ % para la Floración y de $79,67 \pm 0,88$ % para la Fructificación (Figura 3-3).

De acuerdo con el análisis de correlación (Tabla 3-2), se encontró una relación estrecha del Ψ_{wfol} con la mayoría de las variables micrometeorológicas, a excepción de Θ_{vol} , al presentar altos coeficientes. A través de los análisis de regresión lineal simple se confirmaron estas relaciones (Tabla 3-4), encontrando que la variabilidad en el Ψ_{wfol} fue explicada en alto grado por T_a , HR_a , DPV y PAR , con coeficientes de determinación (r) superiores a 0,7 en cada caso. El Ψ_{wfol} aumentó con el incremento en HR_a , mientras que presentó una relación inversa con T_a , DPV y PAR .

3.5.3 Tasa de fotosíntesis neta

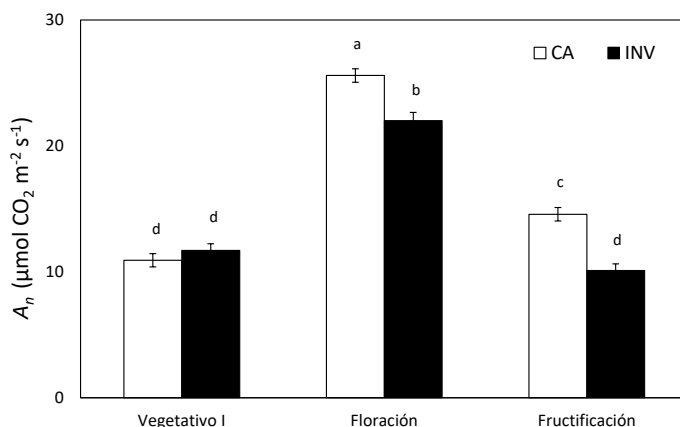
Según el ANOVA, A_n no difirió entre ambientes de cultivo ($p>0,05$), pero si entre estados fenológicos de la planta ($p<0,001$), así como por la interacción del estado con el sitio de cultivo ($p<0,001$). En estado Vegetativo I las plantas de fresa 'Monterey' presentaron similar A_n en ambos ambientes de cultivo, siendo de $10,91 \pm 0,53$ y de $11,7 \pm 0,5$ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para CA e INV, respectivamente (promedio \pm error estándar) (Figura 3-4). La fotosíntesis aumentó durante la Floración, siendo superior en las plantas de CA, alcanzando $25,59 \pm 0,53$ frente a $22 \pm 0,65$ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en INV. Para la Fructificación, A_n desciende en ambos lugares de cultivo, pero fue mayor en CA con $14,57 \pm 0,84$, mientras que bajo INV fue $10,06 \pm 0,21$ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 3-4).

Tabla 3-4: Modelos de regresión lineal simple para el potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) con factores micrometeorológicos del ambiente de cultivo, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

Regresión	β_0	β_1	R ² ajustado	p-valor modelo	n	
$\Psi_{wfol} \sim$	HRa	-1,9 ± 0,16 ***	0,02 ± 0,002 ***	0,81	***	16
	DPV	-0,27 ± 0,06 ***	-0,48 ± 0,06 ***	0,82	***	15
	PAR	-0,23 ± 0,09 *	-0,0015 ± 0,0002 ***	0,73	***	13
	Ta	0,2 ± 0,15	-0,05 ± 0,009 ***	0,72	***	14

Valores de β_0 y $\beta_1 \pm$ error estándar; $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***); Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa del aire; DPV: déficit de presión de vapor; PAR: radiación PAR.

Figura 3-4: Tasa de fotosíntesis neta en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en diferentes estados del desarrollo vegetativo y reproductivo.



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

3.5.4 Área foliar y biomasa

No se encontraron diferencias entre los ambientes de cultivo en el área foliar. Las plantas de fresa ‘Monterey’ acumularon desde el trasplante hasta finalizar la primera cosecha de

los frutos (Tabla 3-5). La biomasa seca total de las plantas en CA resultó 22,54 % superior en comparación con las de INV.

Tabla 3-5: Comparación del crecimiento, el rendimiento, la evapotranspiración y el uso eficiente del agua, en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá, Colombia.

	CA	INV	t	g.l.	p-valor ¹
Área foliar (cm ² /planta)	4041,76 ± 591,3	4095,82 ± 455,82	0,23	18	n.s.
Biomasa seca (g/planta)	154,73 ± 11,64	126,27 ± 11,21	-5,57	18	***
Rendimiento (g/planta)	237,43 ± 88,12	188,62 ± 98,97	-3,31	18	**
No. frutos (No./planta)	14,5 ± 4,43	14,5 ± 5,84	0	18	n.s.
HI (%)	21,99 ± 5,57	17,92 ± 9,7	-1,15	18	n.s.
EVT _{acum} (L/planta)	21,13 ± 1,08	24,85 ± 1,28	7,02	18	***
WUE _p (g L ⁻¹)	7,36 ± 0,82	5,09 ± 0,49	-7,48	18	***
WUE _c (g L ⁻¹)	15,47 ± 3,88	7,69 ± 4,28	-4,26	18	***

HI: índice de cosecha; EVT_{acum}: evapotranspiración acumulada; WUE_p: uso eficiente del agua productivo; WUE_c: uso eficiente del agua del cultivo. Para cada variable se presenta el promedio ± desviación estándar obtenidos para cada ambiente de cultivo y los resultados de la prueba de t-Student (valor de t, g.l. grados de libertad, p-valor). ¹ p>0,05 (n.s.), p<0,05 (*), p<0,01 (**) y p<0,001(***).

3.5.5 Rendimiento agronómico, número de frutos recolectados e índice de cosecha

El rendimiento agronómico, entendido como el peso fresco del total de los frutos que fueron recolectados hasta culminar la primera cosecha, resultó ser 42,6 % inferior en las plantas de fresa crecidas bajo INV frente al obtenido en CA, mientras que el número de frutos cosechados por planta fue similar (Tabla 3-5). El tamaño de las fresas recolectadas en la primera cosecha fue de 24,39 ± 8,34 g para CA y de 15,05 ± 3,7 bajo INV (promedio ± desviación estándar).

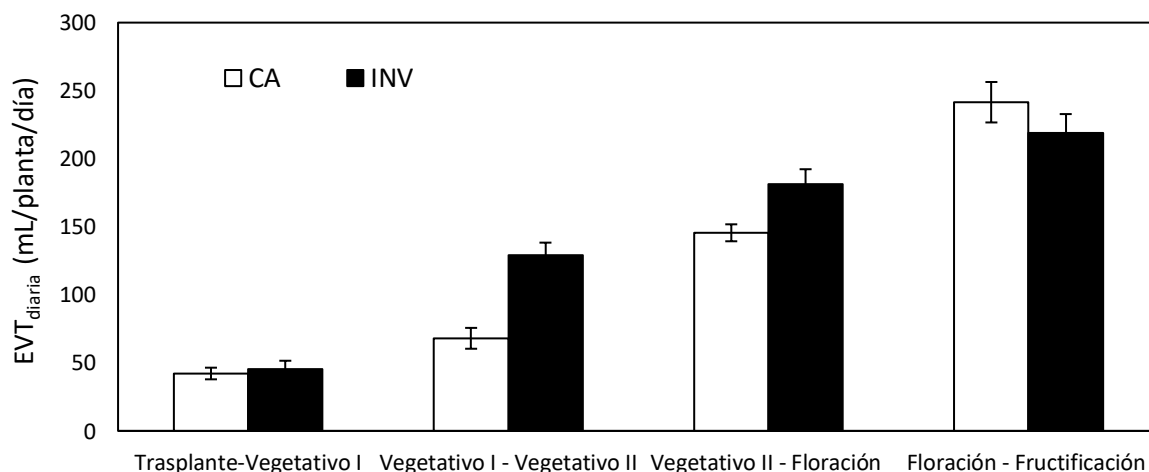
No se encontraron diferencias en el *HI* entre ambas condiciones de cultivo (Tabla 3-5). Cerca del 20 % del total de la biomasa seca acumulada por planta se concentró en los frutos recolectados durante la primera cosecha.

3.5.6 Evapotranspiración por planta

La evapotranspiración acumulada (EVT_{acum}) desde la siembra o trasplante de los estolones hasta que finalizó la primera cosecha de los frutos a los 213 DDS, fue significativamente mayor en las plantas bajo INV, superando en 17,6 % el volumen registrado en CA (Tabla 3-5).

La evapotranspiración promedio diaria de las plantas de fresa (EVT_{diaria}) incrementó conforme su desarrollo en ambos ambientes de cultivo (Figura 3-5). Entre el Trasplante y el estado Vegetativo I (5 hojas expandidas), la EVT_{diaria} fue similar en CA e INV, siendo en promedio \pm desviación estándar de $42,2 \pm 4,28$ y $45,18 \pm 6,37$ mL/planta/día, respectivamente.

Figura 3-5: Evapotranspiración promedio diaria en plantas de fresa ‘Monterey’ cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en Cajicá (Colombia), durante diferentes estados de su desarrollo vegetativo y reproductivo.



Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error a la desviación estándar.

Desde el estado Vegetativo I hasta el Vegetativo II (15-20 hojas expandidas), incrementó la EVT_{diaria} en las plantas de ambas condiciones de cultivo, especialmente bajo INV, cuyo

consumo de agua promedio fue 88 % superior a las mantenidas en CA, alcanzando estas últimas $68,04 \pm 7,7$ mL/planta/día frente a $128,92 \pm 9,41$ mL en aquellas bajo INV. Entre el estado Vegetativo II y la plena Floración, se mantuvo el mayor consumo de agua en las plantas sembradas bajo INV, siendo un 25 % superior a las de CA, con promedios de $181,51 \pm 6,23$ y de $145,57 \pm 10,77$ mL/planta/día, respectivamente. Desde la plena Floración hasta que culminó la primera Cosecha de todos los frutos, la EVT_{diaria} en las plantas de fresa incrementó hasta los $241,5 \pm 14,86$ mL/planta/día para CA y $218,75 \pm 14,04$ mL/planta/día para INV, presentándose una diferencia del 10 % entre ambos lugares de cultivo, siendo ligeramente superior en campo abierto (Figura 3-5).

3.5.7 Uso eficiente del agua

Tanto el WUE_p como el WUE_c fueron superiores en las fresas 'Monterey' cultivadas en CA (Tabla 3-5). El WUE_p registrado en CA sobrepasó en 44,6% el obtenido bajo INV, mientras que el WUE_c en CA duplicó el que presentaron las fresas cultivadas en el ambiente protegido, en razón a su mayor rendimiento agronómico y menor EVT_{acum} .

3.6 Discusión

La fluctuación diurna de la conductancia estomática en ambos lugares de cultivo siguió el patrón característico de la apertura de los estomas para las plantas C3 en un día típico, siendo baja en las primeras horas de la mañana, alcanzando el máximo hacia el mediodía y luego descendiendo en el transcurso de la tarde (Azcón-Bieto y Talón, 2008). La menor conductancia estomática que se presentó en las plantas de fresa bajo INV pudo estar relacionada con la menor radiación incidente que se presentó al interior del invernadero, que resultó ser 30 % inferior a la registrada en el campo abierto. Una mayor exposición de las plantas de fresa a la luz blanca promueve una mayor apertura estomática (Wei et al., 2020). Al respecto, la mayor conductancia estomática se presentó en las plantas de CA en las horas de mayor radiación PAR, entre 10:00 am a 2:00 pm. Así, en este estudio se encontró una correlación positiva y significativa entre la conductancia y la radiación PAR; sin embargo, el coeficiente de correlación fue relativamente bajo ($r=0,33$), lo que indica que otros factores también influyeron sobre la respuesta de los estomas en las plantas de fresa 'Monterey' sembradas en los dos ambientes de estudio. Una mayor conductancia estomática fue obtenida en condiciones de incremento tanto de la

temperatura del aire y de la humedad volumétrica del sustrato, junto a la disminución en el DPV, que en conjunto explicaron el 49 % de la varianza de g_s .

El DPV promedio bajo el invernadero fue 46 % superior al que se presentó en campo abierto, lo que sugiere que en este ambiente fue mayor la diferencia en la concentración de vapor de agua entre los espacios aéreos al interior de la hoja y el aire circundante en el exterior de la misma, lo que podría aumentar la difusión del agua desde los tejidos de la planta hacia la atmósfera (Kirkham, 2005). Esta situación se evidenció al comparar la evapotranspiración acumulada que se presentó desde el trasplante hasta finalizar la primera cosecha de los frutos en las plantas bajo invernadero, que resultó 17,6 % superior a la que se presentó en el campo abierto.

Particularmente, en el periodo comprendido entre los estados Vegetativo I a Vegetativo II y de Vegetativo II a Floración, la evapotranspiración fue mayor en las plantas de fresa 'Monterey' bajo invernadero con respecto a la registrada en las plantas de campo abierto, especialmente durante la primera etapa siendo superior en 88 y en 25 % durante la segunda etapa. Una mayor área foliar por planta representa una mayor superficie expuesta para el intercambio gaseoso, lo que conduce a un aumento en la evapotranspiración de la planta completa (Grant et al., 2010; Martínez-Ferri et al., 2016). Al respecto, las plantas sembradas bajo invernadero mostraron la tendencia a presentar mayor área foliar entre los estados Vegetativo I y Vegetativo II, siendo 36 y 21 % mayor que en campo abierto (Tabla 2-8, capítulo 2).

Durante los estados Vegetativo I y Vegetativo II se presentaron las mayores diferencias en g_s entre ambos ambientes de cultivo, encontrando menor apertura estomática en las plantas de fresa bajo invernadero. El mayor DPV del aire junto con la menor humedad volumétrica del sustrato, que bajo invernadero fue inferior en 22 % frente a la registrada en el campo abierto, sumados a la reducción en la PAR, pudieron conducir a un cierre estomático parcial en las plantas bajo INV, que fue más evidente durante su desarrollo vegetativo y que contribuyó a la conservación del estado hídrico de las plantas. En fresa se ha reportado en plantas con humedad deficiente en el suelo, una reducción en la conductancia estomática (Renquist et al., 1982), para así mantener el balance hídrico y evitar la pérdida de agua mediante el cierre parcial de los estomas, que puede ser inducido por el ácido abscísico ABA (Flexas y Medrano, 2002; Perin et al., 2019b), en situaciones

en las que la transpiración es superior a la capacidad de absorción de agua, debido a un bajo potencial hídrico tanto atmosférico como mátrico.

Durante las primeras etapas del desarrollo de los cultivos, las plantas presentan una baja cobertura sobre la superficie del terreno por el menor desarrollo de su área foliar, que se refleja en un bajo índice de área foliar, esto conduce a que el mayor porcentaje de la evapotranspiración se deba a la evaporación del agua directamente desde el suelo y no a la transpiración de las plantas; pero a medida que el índice de área foliar aumenta, disminuye la evaporación del suelo y aumenta la transpiración (Allen et al., 2006). La cobertura, entendida como el área que ocupa la planta proyectada sobre la superficie del terreno (Hunt, 2017), fue menor durante la etapa vegetativa de las plantas respecto a la reproductiva (Anexo E), siendo $225,12 \pm 55,06$ y $423,38 \pm 64,27$ cm²/planta al alcanzar el estado Vegetativo I para CA e INV, respectivamente, aumentado luego a $791,77 \pm 138,08$ y $900,3 \pm 195,15$ cm²/planta al llegar al estado Vegetativo II y hacia el estado de Fructificación ya habían alcanzado los $1244 \pm 210,72$ y $1086,87 \pm 122,64$ cm²/planta. La baja cobertura que presentaron las plantas de fresa durante su etapa vegetativa sobre la superficie de las UE, pudo conducir a una mayor pérdida de agua por evaporación directa desde el sustrato por la mayor exposición a través del orificio de siembra que se hizo en la cubierta plástica del acolchado, así como a través de la lámina misma, situación que quizás se acentuó especialmente en las plantas bajo invernadero, por las condiciones de mayor T_a , menor HR_a y mayor DPV.

La mayor evapotranspiración que se registró en las plantas de fresa 'Monterey' sembradas bajo INV durante su estado fenológico vegetativo, ocasionó que en esta etapa también se redujera el potencial hídrico foliar medido a las 6:00 am, siendo 3,5 veces menor para el estado Vegetativo II y 2 veces menor para el Vegetativo I, al compararlo con el que presentaron las plantas cultivadas en CA. En éstas era frecuente observar gutación, fenómeno que en fresa ocurre a un potencial hídrico muy alto de $-0,11$ MPa (Hancock, 2020) y que sugiere la eficiencia de la planta para obtener un buen estado hídrico durante la noche.

Bajo condiciones de invernadero, la menor apertura estomática que se presentó en las plantas desde las 10:00 am hasta las 2:00 pm en comparación las de campo abierto, les permitió llegar a la 1:00 pm con un potencial hídrico foliar similar al que tuvieron las plantas de CA, pese a encontrarse en un ambiente con mayor temperatura, menor humedad

relativa, mayor DPV y menor humedad volumétrica del sustrato. El cierre estomático es una alternativa para mantener la turgencia de los tejidos y tener el potencial hídrico necesario para los procesos fisiológicos en situaciones de déficit hídrico cuando la transpiración excede la absorción de agua (Grant et al., 2010). Además del cierre estomático, otro de los mecanismos que ha sido reportado en fresa para el mantenimiento del potencial hídrico de los tejidos ha sido la regulación o el ajuste osmótico, acumulando osmolitos compatibles, que en fresa son principalmente carbohidratos y aminoácidos (Hancock, 2020), entre ellos la prolina (Pirlak y Eşitken, 2004), los cuales elevan la presión osmótica, manteniendo la integridad de las membranas, estabilizando las proteínas, permitiendo al tejido continuar su crecimiento (Grant et al., 2010) y manteniendo la absorción continua de agua desde un sustrato con bajo contenido (Perin et al., 2019a).

En el ambiente de campo abierto, la mayor conductancia estomática de las plantas en el estado vegetativo pudo estar influenciada por un gradiente de potencial hídrico más favorable entre el sustrato, la planta y el aire circundante al dosel, favoreciendo el mejor transporte del agua (Blanke y Cook, 2004). Sin embargo, la mayor apertura estomática no ocasionó mayor evapotranspiración de la planta completa en comparación al invernadero durante estas etapas.

En ambos ambientes de cultivo tanto el Ψ_{wfol} como el *CRA* de las hojas, medidos tanto a las 6:00 am como a la 1:00 pm, fue más bajo en las plantas durante el desarrollo vegetativo (Vegetativo I y II) en comparación al reproductivo (Floración y Fructificación). El menor desarrollo de la parte aérea de las plantas en los primeros estados, reflejado en menor cobertura, menor cantidad de hojas y hojas de tamaño medio más grande (datos no mostrados) (Anexo E), pudo influir en la mayor exposición del dosel ante factores microclimáticos que se comprobó disminuyeron de manera importante y significativa el potencial hídrico de las hojas de la fresa como fue el incremento en la temperatura, en la PAR y en el DPV y la disminución en la humedad relativa, que explicaron, de manera individual, en más del 70 % la variación en esta variable. En las etapas reproductivas, pese a que las plantas tuvieron mayor área de transpiración por el incremento en el área foliar y mayor evapotranspiración de la planta completa, el potencial hídrico foliar y el contenido relativo de agua, tanto a las 6:00 am como a la 1:00 pm, fueron superiores a los registrados durante las etapas vegetativas. El pleno desarrollo del típico dosel arrosado de las plantas de fresa en etapa reproductiva, con alto número de hojas de menor tamaño

medio individual (datos no mostrados), pudo haber conducido a una capa límite de aire más gruesa en comparación a la que se presentó en la etapa vegetativa, favoreciendo un microclima más moderado al interior del dosel que podría haber reducido la tasa de evapotranspiración por unidad de área foliar y así mantener un potencial hídrico foliar menos negativo y mayor turgencia de los tejidos de la hoja reflejado en el CRA. La resistencia de la capa límite a la difusión del vapor de agua es proporcional al grosor de la capa de aire en calma que está en contacto con la superficie foliar; plantas arrosadas y con hojas pequeñas poseen una gruesa capa límite que reduce las pérdidas de agua por transpiración y previene la deshidratación del follaje (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Las diferencias en el comportamiento de las relaciones hídricas en las plantas de fresa 'Monterey' entre los ambientes de cultivo, se evidenciaron principalmente durante la etapa vegetativa hasta la plena floración. Durante este periodo, en las plantas cultivadas bajo invernadero la evapotranspiración fue superior, lo que probablemente estuvo relacionado con la tendencia a presentar mayor superficie de transpiración (Tabla 2-8, capítulo 2), que, junto a la mayor temperatura, menor humedad relativa y mayor DPV del aire en ese ambiente, condujeron a un potencial hídrico foliar más bajo y a la disminución en la conductancia estomática para mantener así el estado de hidratación de los tejidos. Durante la fructificación hasta la culminación de la primera cosecha, aunque la conductancia estomática fue similar entre ambos ambientes, las plantas en campo abierto tendieron a acumular mayor área foliar en la floración (Tabla 2-8, capítulo 2) y a presentar frutos de mayor tamaño, lo que quizás contribuyó a incrementar su evapotranspiración, que se reflejó en el aumento del 10 % que se registró al finalizar dicha etapa si se compara con los registros bajo invernadero. Las diferencias que se encontraron en la evapotranspiración de las plantas de fresa 'Monterey' durante su desarrollo y bajo los dos ambientes de cultivo estudiados, se relacionan con el enfoque que se ha venido proponiendo para el manejo del riego en los cultivos de fresa, especialmente bajo ambientes protegidos, en la que se reconoce que el coeficiente del cultivo (K_c), que ajusta la evapotranspiración de referencia (E_{To}) para así poder calcular la evapotranspiración del cultivo (E_{Tc}), varía dependiendo de la cobertura de las plantas, de su estado de desarrollo, del cultivar, del sistema de producción y del manejo del cultivo (Deaquiz et al., 2014; Orgaz et al., 2015; Lozano et al., 2016; Martínez-Ferri et al., 2016; García-Tejero et al., 2018).

Martínez-Ferri et al. (2016) reportan para plantas de fresa en plena producción una demanda de agua entre 300 a 400 mL/planta/día y entre 0,2 a 4 mm/día (Lozano et al.,

2016), dependiendo de las condiciones meteorológicas. Los resultados del presente estudio coinciden con este consumo, ya que la máxima evapotranspiración que se registró por día en ambos ambientes de cultivo sobre plantas de 'Monterey' en fructificación estuvo alrededor de los 345 mL/planta, de acuerdo con el método lisimétrico empleado.

La mayor biomasa seca acumulada desde el trasplante hasta la primera cosecha de frutos que se encontró para las plantas establecidas en el campo abierto, que fue superior en 22,5% a la acumulada bajo invernadero, está relacionada directamente con la mayor tasa de fotosíntesis neta que se presentó en el CA, particularmente durante las etapas de floración y fructificación, estados en los que la acumulación de biomasa fue mayor (Tabla 2-8, capítulo 2). Una mayor tasa de fotosíntesis supone una mayor oferta de fotoasimilados para ser translocados hacia los diferentes vertederos y de manera prioritaria hacia los demandantes primarios que serían las flores y los frutos durante el desarrollo reproductivo (Larcher, 2003). Entre los ambientes no se encontraron diferencias en el número de frutos formados, en el índice de cosecha ni tampoco en el contenido hídrico de los frutos (Figura 4-3, capítulo 4), lo que indica que el mayor rendimiento encontrado en las plantas de campo abierto está relacionado con una mayor provisión y partición de asimilados para la formación de frutos de mayor tamaño (Le Mière et al., 1998).

En fresas que han estado sometidas a riego deficitario se ha encontrado una alta correlación entre la tasa de fotosíntesis neta y la conductancia estomática, lo que indica limitaciones estomáticas de la fotosíntesis en esas condiciones (Martínez-Ferri et al., 2016). En esta investigación la conductancia estomática resultó ser similar entre ambos ambientes de cultivo durante el desarrollo reproductivo de las plantas, principalmente en la etapa de aparición de los primeros frutos rojos (Fructificación), e incluso en plantas en plena producción de fruta se encontró que g_s fue superior bajo invernadero como se presentó en la Figura 2-5 del capítulo 2. Sin embargo, en las anteriores etapas la tasa de fotosíntesis neta encontrada bajo invernadero fue significativamente menor a la del campo abierto. Esto sugiere que dicha disminución en la fijación del CO_2 en las plantas bajo invernadero posiblemente no obedeció a limitaciones de tipo estomático, ya que, como se planteó en el capítulo 2, la disminución en la radiación PAR que se presentó bajo la cubierta fue el factor más influyente sobre la reducción en la fotosíntesis. Al respecto, Flexas y Medrano (2002), al analizar el efecto del déficit hídrico en diferentes especies de plantas C3, señalan que la actividad de la RuBisCO comienza a decrecer cuando la conductancia

estomática baja a menos de $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y que RuBP decrece y se detiene la síntesis de ATP en las primeras fases de la sequía, cuando la conductancia aún es alta por encima de $150 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, niveles que no fueron alcanzados en el presente estudio aún en las plantas creciendo bajo invernadero.

Algunos de los resultados obtenidos sugieren que las plantas de 'Monterey' bajo invernadero, por el sistema de cultivo en materas, pudieron estar expuestas a condiciones temporales de insuficiencia hídrica. Generalmente las plantas cultivadas en sustratos y en contenedores, por el volumen limitado del medio de cultivo, agotan rápidamente las reservas de agua (Klamkowski y Treder, 2006), más aún en un ambiente de alto DPV. Estas condiciones pudieron influir en su tendencia a presentar menor potencial hídrico foliar a las 6:00 am y menor conductancia estomática, en comparación a las plantas del campo abierto (Liu et al., 2007; Grant et al., 2010; Martínez-Ferri et al., 2016; Perin et al., 2019b). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, en este estudio no se evidenció que la disminución en la conductancia estomática limitara la difusión del CO_2 afectando directamente la tasa de fotosíntesis. Autores como Blanke y Cook (2004) y Weber et al. (2017) señalan que la transpiración y la fotosíntesis en fresa no son afectadas hasta que el potencial hídrico de las hojas alcanza entre $-1,0$ y $-2,0$ MPa, y Grant et al. (2010), encontraron que en plantas de fresa bajo estrés por sequía el potencial hídrico foliar medido al mediodía estuvo entre $-1,2$ a -2 MPa. En esta investigación el mínimo potencial hídrico foliar que se registró fue de $-1,18 \pm 0,14$ MPa medido a la 1:00 pm en las plantas en estado Vegetativo I; sin embargo, la conductancia estomática medida a esa misma hora no mostró disminución en ninguna de las condiciones de cultivo. Este último resultado coincide con Renquist et al. (1982), quienes no encontraron para fresa un umbral de potencial hídrico foliar que disminuyera abruptamente la conductancia estomática en algún momento del día, indicando el cierre de los estomas.

Las diferencias en el potencial hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera son la fuerza conductora del movimiento del agua a través de la planta. En momentos donde el contenido hídrico del suelo es insuficiente para proveer adecuadamente las demandas de la planta, las pérdidas de agua por transpiración reducen el potencial hídrico de los tejidos. Esta situación se observó tanto en las plantas sembradas bajo invernadero como en campo abierto, donde el Ψ_{wfol} disminuyó, si se compara el registro de las 6:00 am con la 1:00 pm, por efecto del aumento en T_a , en la PAR, y en el DPV y la disminución en HRa.

La mayor evapotranspiración acumulada por planta desde el trasplante hasta finalizar la primera cosecha fue 17,6 % superior bajo invernadero en relación con lo encontrado en el campo abierto, en razón a la mayor evapotranspiración diaria que se presentó en el cultivo protegido particularmente durante los periodos Vegetativo I a Vegetativo II y desde este último a la Floración. La mayor biomasa seca total acumulada y el mayor rendimiento agronómico que presentaron las plantas de fresa 'Monterey' en el campo abierto y su menor evapotranspiración acumulada, condujeron a su mayor uso eficiente del agua, tanto productivo (WUE_p), que fue superior en un 45 % con respecto a las plantas cultivadas en el invernadero, como del cultivo (WUE_c), que lo duplicó.

Existe un interés considerable en relacionar la producción vegetal con las medidas de pérdida de agua por evapotranspiración en el ambiente en el que se desarrollan las plantas, dada la necesidad de maximizar el crecimiento teniendo en cuenta la cantidad de agua disponible, siendo así deseable alcanzar un elevado WUE manteniendo una alta productividad (Azcón-Bieto y Talón, 2008). En este estudio las plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en el campo abierto mostraron un WUE_c superior, alcanzando en promedio los 15,47 g L⁻¹, valor que coincide con lo obtenido para otros cultivares de fresa por Lozano et al. (2016) quienes reportaron entre 14 a 18 Kg m⁻³ y por Grant et al. (2010) entre 9 y 25 g L⁻¹.

3.7 Conclusiones

Los ambientes de cultivo evaluados influyeron sobre el comportamiento de las relaciones hídricas y el uso eficiente del agua en las plantas de fresa 'Monterey' durante el desarrollo del cultivo desde la siembra hasta finalizar la primera cosecha. En el campo abierto se presentó un gradiente hídrico más favorable entre el sustrato, la planta y la atmósfera, donde la mayor humedad volumétrica del sustrato y el menor DPV en el aire, junto con una mayor radiación PAR, permitieron que la conductancia estomática y la tasa de fotosíntesis neta fueran más altas, con menor evapotranspiración y conservando un potencial hídrico foliar menos negativo.

Bajo el invernadero, las condiciones de mayor DPV del aire y menor humedad volumétrica del sustrato, sumadas a la reducción en la radiación PAR, propiciaron menor conductancia estomática en las plantas de fresa 'Monterey', especialmente en las horas del día cuando

el aire fue más cálido y seco y hubo mayor radiación PAR, lo que permitió mantener el intercambio gaseoso, con una tasa de fotosíntesis neta que fue menor a la del campo abierto, pero manteniendo un potencial hídrico foliar y un contenido relativo de agua en las hojas similares a los registrados en el campo abierto.

Las plantas de fresa 'Monterey' sembradas en el campo abierto tuvieron un mejor desempeño desde el punto de vista hídrico por un mayor uso eficiente del agua, tanto productivo como del cultivo, ya que presentaron mayor productividad con menor consumo de agua. Una alta tasa de fotosíntesis neta les permitió mayor acumulación de biomasa tanto en la planta completa, siendo 22,5 % superior, como en los frutos, conduciendo a un rendimiento agronómico 46 % mayor. Por otra parte, presentaron menor evapotranspiración acumulada por planta, desde el trasplante de los estolones hasta finalizar la primera cosecha de los frutos, siendo 15 % inferior a la registrada en las plantas bajo invernadero.

3.8 Bibliografía

Agronet, 2018. Producción nacional por producto, Fresa 2007-2018. Evaluaciones agropecuarias del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Colombia. <https://www.agronet.gov.co/Paginas/ProduccionNacionalProducto.aspx#> (consultada 10 febrero 2020).

Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M., 2006. Evapotranspiración del cultivo, Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Estudio FAO Riego y Drenaje No. 56. FAO, Roma.

Azcón-Bieto, J., Talón, M., 2008. Fundamentos de fisiología vegetal, 2da. ed. McGraw-Hill – Interamericana de España, Publicacions i edicions de la Universitat de Barcelona, Madrid, Barcelona.

Blanke, M.M., Cooke, D.T., 2004. Effects of flooding and drought on stomatal activity, transpiration, photosynthesis, water potential and water channel activity in strawberry stolons and leaves. *Plant Growth Regulation* 42, 153–160.

Deaquiz, Y.A., Álvarez-Herrera, J.G., Pinzón-Gómez, L.P., 2014. Efecto de diferentes láminas de riego sobre la producción y calidad de fresa (*Fragaria* sp.). Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas 8(2), 192-205.

Enz, M., Dachler, Ch., 1997. Phenological growth stages and BBCH-identification keys of strawberry, en: Compendium of growth stage identification keys for mono- and dicotyledonous plants - Extended BBCH scale. German Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry (BBA), German Federal Office of Plant Varieties (BSA), German Agrochemical Association (IVA), Institute for Vegetables and Ornamentals in Grossbeeren (IGZ), AgrEvo, BASF, Bayer y Novartis.

FAOSTAT, 2018. Producción de fresa. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (consultada 14 septiembre 2020).

Flexas, J., Medrano, H., 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. Ann. Bot. 89, 183–189. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf027>.

Flórez, R., Mora, R., 2010. Fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) producción y manejo poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial, Cámara de Comercio de Bogotá, Editorial Produmedios, Bogotá.

García-Tejero, I.F., López-Borrillo, D., Miranda, L., Medina, J.J., Arriaga, J., Muriel-Fernández, J.L., Martínez-Ferri, E., 2018. Estimating strawberry crop coefficients under plastic tunnels in Southern Spain by using drainage lysimeters. Scientia Horticulturae 231, 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.020>.

Gavilán, P., Ruiz, N., Lozano, D., 2015. Daily forecasting of reference and strawberry crop evapotranspiration in greenhouses in a Mediterranean climate based on solar radiation estimates. Agricultural Water Management 159, 307–317. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.06.012>.

Grant, O.M., Davies, M.J., Johnson, A.W., Simpson, D.W., 2012. Physiological and growth responses to water deficits in cultivated strawberry (*Fragaria x ananassa*) and in one of its progenitors, *Fragaria chiloensis*. Environmental and Experimental Botany 83, 23-32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.004>.

Grant, O.M., Johnson, A.W., Davies, M.J., James, C.M., Simpson, D.W., 2010. Physiological and morphological diversity of cultivated strawberry (*Fragaria x ananassa*) in response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* 68, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.008>.

Hancock, J.F., 2020. Strawberries. *Crop Production Science in Horticulture* 11, second ed. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Hidaka, K., Dan, K., Miyoshi, Y., Mamura, H., Takayama, T., Kitano, M., Sameshima, K., Okimura, M., 2016. Twofold increase in strawberry productivity by integration of environmental control and movable beds in a large-scale greenhouse. *Environ. Control Biol.* 54 (2), 79-92. <https://doi.org/10.2525/ecb.54.79>.

Hoagland, D.R., Aron, D.I., 1950. The water-culture method for growing plants without soil - Circular 347. The College of Agriculture, University of California, Berkeley.

Hunt, R., 2017. Growth Analysis, Individual Plants, in: *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 2nd edition, Vol. 1. Elsevier, pp. 421-429. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00226-4>.

Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación – ICONTEC, 1997. Norma Técnica Colombiana NTC 4103 – Frutas frescas, Fresa variedad Chandler, Especificaciones. ICONTEC, MADR, CENICAFÉ, Bogotá. 14 p.

Jaafar, H.H., Asce, A.M.A., Ahmad, F., 2019. Determining reference evapotranspiration in greenhouses from external climate. *J. Irrig. Drain Eng.* 14(9), 04019018. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)IR.1943-4774.0001404](https://doi.org/10.1061/(ASCE)IR.1943-4774.0001404).

Kirkham, M.B., 2005. Principles of soil and plant water relations. Elsevier Academic Press, Nueva York.

Klamkowski, K., Treder, W., 2006. Morphological and physiological responses of strawberry plants to water stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 71(4), 159-165.

Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology*, 4th ed. Springer, Berlin Heidelberg.

Le Mière, P., Hadley, P., Darby, J., Battey, N.H., 1998. The effect of thermal environment, planting date and crown size on growth, development and yield of *Fragaria x ananassa* Duch. cv. Elsanta. *The Journal Horticultural Science and Biotechnology* 73 (6), 786–795. <https://doi.org/10.1080/14620316.1998.11511049>.

Liu, F., Savic, S., Jensen, C.R., Shahnazari, A., Jacobsen, S.E., Stikic, R., Andersen, M.N., 2007. Water relations and yield of lysimeter-grown strawberries under limited irrigation. *Scientia Horticulturae* 111 (2), 128–132. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.10.006>.

Lozano, D., Ruiz, N., Gavilán, P., 2016. Consumptive water use and irrigation performance of strawberries. *Agricultural Water Management* 169, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.02.011>.

Martínez-Ferri, E., Soria, C., Ariza, M.T., Medina, J.J., Miranda, L., Domínguez, P., Muriel, J.L., 2016. Water relations, growth and physiological response of seven strawberry cultivars (*Fragaria x ananassa* Duch.) to different water availability. *Agricultural Water Management* 164, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.08.014>.

Mason-D'Croz, D., Bogard, J.R., Sulser, T.B., Cenacchi, N., Dunston, S., Herrero, M., Wiebe, K., 2019. Gaps between fruit and vegetable production, demand, and recommended consumption at global and national levels: an integrated modelling study. *The Lancet Planetary Health* 3 (7), e318-e329. [https://doi.org/10.1016/S2542-5196\(19\)30095-6](https://doi.org/10.1016/S2542-5196(19)30095-6).

Möller, M., Assouline, S., 2007. Effects of a shading screen on microclimate and crop water requirements. *Irrig Sci* 25, 171–181. <http://dx.doi.org/10.1007/s00271-006-0045-9>.

Nile, S.H., Park, S.W., 2014. Edible berries: Bioactive components and their effect on human health. *Review. Nutrition* 30, 134–144. <http://dx.doi.org/10.1016/j.nut.2013.04.007>.

Orgaz, F., Fernández, M.D., Bonachela, S., Gallardo, M., Fereres, E., 2005. Evapotranspiration of horticultural crops in an unheated plastic greenhouse. *Agricultural Water Management* 72, 81–96. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2004.09.010>.

Pérez, L.V., Rojas, Y.A., Melgarejo, L.M., 2010. Capítulo IV: Agua, en: Melgarejo, L.M. (Ed.), Experimentos en Fisiología Vegetal. Laboratorio de Fisiología y Bioquímica Vegetal, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. pp. 107-122.

Perin, E.C., Messias, R. da S., Borowski, J.M., Crizel, R.L., Schott, I.B., Carvalho, I.R., Rombaldi, C.V., Galli, V., 2019a. ABA-dependent salt and drought stress improve strawberry fruit quality. *Food Chemistry* 271, 516-526. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.07.213>.

Perin, E.C., Messias, R. da S., Galli, V., Borowski, J.M., de Souza, E.R., de Avila, L.O., Bamberg, A.L., Rombaldi, C. V., 2019b. Mineral content and antioxidant compounds in strawberry fruit submitted to drought stress. *Food Sci. Technol, Campinas*, 39 (Suppl. 1), 245-254. <https://doi.org/10.1590/fst.09717>.

Pirlak, L., Eşitken, A., 2004. Salinity effects on growth, proline and ion accumulation in strawberry plants. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science* 54 (3), 189-192. <https://doi.org/10.1080/0906471040030249>

R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado 1 julio 2020).

Renquist, A.R.M., Breen, P.J., Martin, L.W., 1982. Stomatal behavior and leaf water status of strawberry in different growth environments. *Scientia Horticulturae* 18 (2), 101–110.

Rodríguez, N.C., Melgarejo, L.M., Blair, M.W., 2019. Purple Passion Fruit, *Passiflora edulis* Sims f. *edulis*, variability for photosynthetic and physiological adaptation in contrasting environments. *Agronomy* 9(5), 231. <https://doi.org/10.3390/agronomy9050231>.

Salisbury, F., Ross, C., 1992. Fisiología de las plantas: células, agua, soluciones y superficies, Vol. 1. Thomson Learning, Madrid.

Vaz, M., Torrecillas, A., Pereira, J.S., 2016. Preface Enhancing plant water use efficiency to meet future food production. *Agricultural Water Management* 164, 3–4. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.09.028>.

Weber, N., Zupanc, V., Jakopic, J., Veberic, R., Mikulic-Petkovsek, M., Stampar, F., 2017. Influence of deficit irrigation on strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) fruit quality. *J Sci Food Agric* 97, 849–857. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7806>.

Wei, H., Liu, C., Hu, J., Jeong, B.R., 2020. Quality of supplementary morning lighting (SML) during propagation period affects physiology, stomatal characteristics and growth of strawberry plants. *Plants* 9 (5), 638. <https://doi.org/10.3390/plants9050638>.

4. Características fisicoquímicas de frutos de fresa 'Monterey' producidos en campo abierto y bajo invernadero en una zona altoandina

4.1 Resumen

Esta investigación buscó determinar el efecto del ambiente de cultivo y de factores micrometeorológicos sobre la calidad organoléptica y funcional de frutos de fresa (*Fragaria × ananassa* Duch.) 'Monterey'. En Cajicá (2.562 msnm; Colombia), bajo invernadero no climatizado con cubierta de polietileno (INV) y en campo abierto (CA), se analizaron características fisicoquímicas de los frutos y el rendimiento y calidad comercial, en 4 momentos de cosecha durante los primeros seis meses de producción. El tiempo desde botón floral a cosecha fue significativamente menor en INV (45 días) frente a CA (47 días). El rendimiento por planta en CA fue 20 % superior por el incremento de 13,5 % en la biomasa de los frutos; las fresas en CA fueron 38,5 % más firmes, mientras que su contenido de agua no varió entre ambientes. En CA el color fue más brillante (L^*) e intenso (C^*), con similar tonalidad roja (h) comparado con INV. Aunque los sólidos solubles totales (SST) fueron similares en ambos ambientes, bajo INV fueron superiores la acidez (ATT) y especialmente el ácido ascórbico con 58 % más, lo que condujo a un índice de dulzor (SST/ATT) más bajo. Los compuestos fenólicos totales resultaron 31 % superiores en CA, correlacionados con mayor capacidad antioxidante (menor IC50), mientras que las antocianinas fueron 32 % más abundantes bajo INV. El aumento en la PAR desde 50 días antes de la cosecha incrementó biomasa, SST y C^* . Baja temperatura y humedad relativa y alta PAR aumentaron la firmeza. Mayor temperatura, baja humedad y alta PAR incrementaron ATT y el ácido ascórbico. Los compuestos fenólicos totales aumentaron en bajas temperaturas y alta PAR, mientras que las antocianinas incrementaron con la temperatura. Las condiciones de cultivo en CA permitieron ofrecer fruta con mayor calidad

organoléptica (color, firmeza, peso fresco, biomasa, dulzor), mayor cantidad de compuestos fenólicos y capacidad antioxidante derivada de éstos, mientras que bajo INV se produjeron fresas con mayor contenido de antocianinas y de ácido ascórbico.

Palabras clave: Rendimiento, firmeza, color, SST/ATT, fenólicos, capacidad antioxidante, ácido ascórbico.

4.2 Abstract

This research aimed to determine the effect of the cultivation environment and other micrometeorological factors on the organoleptic and functional/nutritional quality of 'Monterey' strawberry fruits (*Fragaria × ananassa* Duch.). In Cajica (2,562 m a.s.l.; Colombia), under a polyethylene cover greenhouse with no climate control (GH) and in the open field (OF), the physicochemical characteristics, yield, and marketable quality of the berries were assessed in four different instances during the first six months of harvest. The timing between first flower buds emergence to harvest was significantly reduced in GH (45 days) compared to OF (47 days). The yield per plant (g/plant) in OF was 20% higher due to a 13.5% increase in fruits dry weight; the strawberries in OF were 38.5% firmer, while the water content did not vary between cultivation environments. In OF the color was brighter (L^*) and intense (C^*), with a similar red tone (h) compared to GH. Although the total soluble solids (TSS) were similar, in GH the total titratable acidity (TTA), and mainly the ascorbic acid with 58 % more, were higher than in OF, with a lower sweetness index (TSS/TTA). The total phenolic compounds were 31% higher in OF, correlated with a greater antioxidant capacity (lower $IC50_{phenol}$), whereas the anthocyanins were 32% more abundant in GH. The increase in PAR from 50 days prior to harvest boosted the biomass, TSS , and C^* . Lower temperature, higher relative humidity, and higher PAR increased fruit firmness. Higher temperature, lower moisture, and higher PAR increased the TTA and the ascorbic acid. The total phenolic compounds incremented in low temperature and high PAR, while the anthocyanins increased with the temperature. The open field environmental conditions produced berries with better organoleptic characteristics (color, firmness, fresh and dry weight, sweetness), higher phenolic compounds, and antioxidant capacity, whilst under GH conditions the strawberries produced had a greater content of anthocyanins and ascorbic acid.

Key words: Yield, firmness, color, TSS/TTA, phenolics, antioxidant capacity, ascorbic acid.

4.3 Introducción

La fresa cultivada (*Fragaria × ananassa* Duch.), es el fruto rojo con mayor importancia económica y comercial en el mundo (Simpson, 2018), siendo el más consumido por su sabor, resultado del balance entre azúcares y ácidos orgánicos (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014), su aroma atractivo, textura suave y color rojo derivado de las antocianinas (Skrovankova et al., 2015). Es la fruta fina con mayor área sembrada a nivel mundial (FAO, 2018), con diversidad de materiales genéticos cultivados desde zonas templadas (Krüger et al. 2012; Hidaka et al., 2016; Gude et al., 2018), subtropicales (Dávalos-González et al., 2009; Kumar et al., 2011; Corrêa y Peres, 2013; Samykanno et al., 2013; Gündüz y Özdemir, 2014; Agüero et al., 2015; García-Tejero et al., 2018) y el trópico (Tongtraibhop et al., 2009; Grijalba et al., 2015). Es de gran interés para consumidores, cultivadores, mejoradores y para la industria de alimentos (Giamperi et al., 2014; Kim et al., 2015).

Los frutos rojos son ricos en compuestos no nutritivos (fibra dietaria) y nutritivos (azúcares, aceites esenciales, carotenoides, vitaminas, minerales), y son considerados entre las mejores fuentes alimenticias de compuestos bioactivos (Nile y Park, 2014). Los fenólicos (flavonoides, antocianinas, ácidos fenólicos, estilbenos, taninos) y la vitamina C, son potentes antioxidantes, que detoxifican los radicales libres y las especies reactivas de oxígeno (ROS) y actúan como quelatantes de metales de transición con actividad redox (Skrovankova et al., 2015; Chaves et al., 2017). Tienen reconocidas propiedades anticancerígenas, antimutagénicas, antimicrobiales, anti-inflamatorias y antineurodegenerativas (Nyle y Park, 2014). Su consumo previene desórdenes inflamatorios, enfermedades cardiovasculares, patologías gástricas, envejecimiento, brinda foto-protección contra rayos UV en células dermales y protección ante varios tipos de cáncer (Giamperi et al., 2014; Skrovankova et al., 2015). Estos alimentos nutracéuticos y funcionales son muy demandados por las personas para reducir los riesgos y mejorar las condiciones de salud; en particular, la fresa ha sido catalogada como una fuente importante de ácido gálico y elágico, vitamina C y folatos (Giamperi et al., 2014; Nyle y Park, 2014). La glucosa, fructosa y sacarosa constituyen el 96-98 % de los azúcares totales en fresa (Fotirić et al., 2019), mientras que el ácido cítrico es el ácido orgánico mayoritario (Akhatou et al., 2016).

Botánicamente, la fresa es un fruto agregado, en el que muchos aquenios, compuestos por una sola semilla, están embebidos en un receptáculo floral voluminoso y caroso, que es la porción comestible (Parvez y Wani, 2018). Durante la maduración del fruto, desde color blanco hasta rojo oscuro, el contenido de sólidos solubles totales (SST), azúcares totales, pH, pectinas solubles en agua y antocianinas aumentan, mientras que la acidez total titulable (ATT), los compuestos fenólicos, pectinas totales y celulosa decrecen (Ornelas-Paz et al., 2013; Parvez y Wani, 2018). Las fresas deben ser cosechadas en el punto de madurez donde han alcanzado el completo desarrollo del color rojo brillante en su piel, o bien cerca de completarlo, para obtener la mejor calidad; este punto se alcanza, dependiendo de las condiciones ambientales, entre 28-35 días después del cuajado de los aquenios (Parvez y Wani, 2018). La tasa de respiración de la fresa es muy alta, ocasionando su rápido deterioro en poscosecha y corta vida en anaquel, además, por su textura blanda es muy susceptible al daño mecánico e infecciones por patógenos (Parvez y Wani, 2018). Es un fruto no climatérico, porque no presenta un aumento en la tasa de respiración ni en la producción de etileno durante la maduración (Parvez y Wani, 2018). Sin embargo, se ha propuesto que no sea considerado como un climatérico absoluto, ya que, pese a que los niveles de esta hormona en el fruto son bajos, el etileno es requerido para su normal desarrollo y actúa de manera diferencial en los aquenios y en el receptáculo, presentando un característico patrón de producción, donde es moderadamente alto en los frutos verdes, decrece en los frutos blancos y aumenta nuevamente en los rojos (Merchante et al., 2013). Otras hormonas como el ácido abscísico (ABA) también están involucradas en la maduración de la fresa (Kadomura-Ishiwaka et al., 2014; Kim et al., 2019).

La calidad de las fresas, su composición nutricional y vida en anaquel, varían principalmente por el genotipo (Gündüz y Özdemir, 2014; Nowicka et al., 2019), pero también por las condiciones de cultivo, el microclima y las prácticas agronómicas. El rendimiento del cultivo y las características fisicoquímicas de las fresas varían según la latitud (Jossutis et al., 2012; Krüger et al., 2012), altitud (Guerrero-Chavez et al., 2015) y topografía del terreno (Li et al., 2010), las estaciones de cosecha (Agüero et al., 2015; Pradas et al. 2015), el estado de madurez en que la fruta sea recolectada (Ornelas-Paz et al., 2013), la clase de sustrato de cultivo (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014), el tipo de acolchado que cubre el terreno (Atkinson et al., 2006; Fan et al., 2017), la fertilización

(Carvajal et al., 2012), el sombreado (Anttonen et al., 2006), las técnicas de producción orgánica y convencional (Conti et al., 2014), entre otros.

Aunque la mayor parte de la producción de fresa en el mundo se desarrolla a libre exposición (Hancock, 1999), se ha difundido la protección del cultivo mediante estructuras de ventilación pasiva como macrotúneles (Voča et al., 2007; Dávalos-González et al., 2009; Gude et al., 2018), politúneles (García-Tejero et al., 2018), microtúneles (Singh et al. 2012), invernaderos de cubierta plástica (Kumar et al., 2011), así como invernaderos climatizados (Choi et al., 2016). Los ambientes protegidos permiten adelantar y extender el periodo de cosecha durante la primavera y el otoño (Kadir et al., 2006a) y producir durante el invierno en zonas templadas bajo las estructuras climatizadas (Hidaka et al., 2016); en el trópico protegen de la lluvia directa, fuertes vientos y eventos climáticos extremos como heladas y granizadas (Lamont, 2009; Bruce et al., 2019). En los cultivos bajo cubierta se reducen las afectaciones causadas por problemas fitosanitarios y las pérdidas de fruta (Grijalba et al. 2015), incrementando producción, calidad y vida en poscosecha (Demchak, 2009).

La producción de fresa en Colombia se ha duplicado en los últimos cinco años, alcanzando las 85010,5 t en un área de 2161,48 ha y con un rendimiento promedio nacional para el 2018 de 39 t ha⁻¹ (Agronet, 2018). El departamento de Cundinamarca, particularmente la Sabana de Bogotá, contribuye con el 46,35 % del área sembrada y el 64,6 % de la producción nacional, registrando los mejores rendimientos con 54,81 t ha⁻¹ (Agronet, 2018). Actualmente, las variedades más cultivadas en Cundinamarca son Monterey y Albión, sobresaliendo la primera por su mayor firmeza, contenido de SST y relación de madurez (SST/ATT) (López-Valencia et al., 2018). Esta región ofrece condiciones climáticas adecuadas para los requerimientos de la fresa y para su producción durante todo el año, por lo que predominan los cultivos a libre exposición. Sin embargo, algunos trabajos a nivel nacional han demostrado como ventajas de la producción de fresa bajo cubierta, ya sea en macrotúneles o invernaderos de cubierta plástica, el mayor rendimiento que presentan ciertos cultivares por el aumento en el número de frutos, la menor incidencia de enfermedades causadas por fitopatógenos, la disminución de las pérdidas de fruta por pudriciones y la cosecha de frutos libres de humedad (Grijalba et al., 2015). También señalan una reducción en los costos del manejo fitosanitario, aunque en ocasiones se puede dar un reemplazo en los mismos por el aumento en la incidencia de otros problemas fitosanitarios favorecidos por las condiciones ambientales bajo cubierta (Rubio et al., 2014).

Bajo los túneles e invernaderos con cubiertas de polietileno no climatizados se modifican las condiciones ambientales con respecto al exterior; los cambios dependen del clima de la región geográfica y de la época del año en la que se desarrolle el cultivo. Bajo ambientes protegidos se ha registrado un aumento en la temperatura del aire (T_a) entre 2-15 °C con respecto a la exterior (Kadir et al., 2006a; Salame et al., 2008; Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012; Grijalba et al., 2015; Lozano et al., 2016). Algunos trabajos reportan un aumento en la humedad relativa (HRa) entre 2–6 % (Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012; Lozano et al., 2016), mientras que otros han registrado una disminución, especialmente al medio día, entre 5–20 % (Grijalba et al., 2015; García-Tejero et al., 2018), variaciones relacionadas con el manejo de la ventilación. Debido a las películas plásticas de las cubiertas, la radiación PAR se reduce entre 15-36 % (Salame et al., 2008; Gavilán et al., 2015; Lozano et al., 2016; Martínez-Ferri et al., 2016; García-Tejero et al., 2018). También disminuye la transmisión del UV, siendo opacas a ella (1-6 %) o filtrando con diferente intensidad longitudes de onda comprendidas entre 280-400 nm (13-81 %) y distintas regiones espectrales dentro de este rango (UV-A, UV-B, UV-C) (Casal et al., 2009; Josuttis et al., 2010; Ordidge et al., 2012; Tsormpatsidis et al., 2011).

Los cambios en las condiciones ambientales de los cultivos protegidos en comparación al campo abierto influyen sobre el rendimiento, fenología y características fisicoquímicas de los frutos producidos. En regiones subtropicales, se ha encontrado que el número de fresas producidas es mayor bajo macrotúneles y microtúneles de polietileno que en el campo abierto (Kadir et al., 2006a; Kumar et al., 2011; Singh et al., 2012), mientras que en zonas tropicales no se han reportado diferencias para ciertas variedades (Grijalba et al., 2015). La duración en días desde la antesis hasta la cosecha del fruto ha sido significativamente menor bajo cubierta (Kadir et al., 2006a; Josuttis et al., 2010; Grijalba et al., 2015). Se reporta mayor peso individual, mayor cantidad de frutos de tamaño grande y mayor contenido de SST en aquellos cosechados de cultivos protegidos sin climatización (Kadir et al., 2006a; Voça et al., 2007; Kumar et al., 2011), mientras que otros autores mencionan lo opuesto, siendo superiores los de campo abierto (Josuttis et al., 2010; Grijalba et al., 2015). Mayores SST han sido relacionados con mayor contenido de azúcares reductores y de sacarosa en las fresas bajo túneles (Voça et al., 2007; Kumar et al., 2011; Gündüz y Özdemir, 2014), sin embargo, otros autores encuentran mayor cantidad de fructosa a libre exposición (Akhatou et al., 2016). Los resultados de ATT han sido variables: mayor

contenido de ácidos bajo cubierta (Voča et al., 2007), cantidades similares en ambas condiciones de cultivo (Kumar et al., 2011; Gündüz y Özdemir, 2014), mayor contenido de ácido cítrico a libre exposición y de ácido málico bajo cubierta (Akhatou et al., 2016), hasta respuestas inconsistentes (Josuttis et al., 2010). Sobre compuestos bioactivos, se ha documentado similar contenido de fenólicos y actividad antioxidante tanto en los frutos provenientes del campo abierto como de condiciones protegidas (Josuttis et al., 2010; Gündüz y Özdemir, 2014). La respuesta de las antocianinas totales también ha sido variable, documentando desde cantidades similares en ambos ambientes (Josuttis et al., 2010; Gündüz y Özdemir, 2014), hasta superiores bajo túneles de polietileno (Singh et al., 2012; Akhatou y Fernández-Recamales, 2014b; Akhatou et al., 2016), además, se han encontrado variaciones en antocianinas y flavonoles específicos entre las condiciones de cultivo (Josuttis et al., 2010; Akhatou y Fernández-Recamales, 2014b). Se ha reportado que la cantidad de ácido ascórbico no ha variado entre las fresas cultivadas en los túneles y a libre exposición (Josuttis et al., 2010), mientras que otros autores señalan que es mayor bajo cubierta (Voča et al., 2007; Singh et al., 2012). La mayor producción por planta se ha encontrado bajo túneles (Kadir et al., 2006a; Kumar et al. 2011; Grijalba et al., 2015), especialmente en épocas frías (Salame et al., 2008) y lluviosas (Singh et al., 2012), mientras que otros reportes señalan que ha sido superior en campo abierto (Josuttis et al., 2010), sobre todo en temporadas cálidas (Singh et al., 2012).

La mayoría de las publicaciones acerca de la respuesta fisiológica de la fresa ante factores físicos del ambiente, se han realizado bajo condiciones controladas y se han enfocado al efecto de un factor individual, principalmente la radiación y la temperatura. Sin embargo, algunos trabajos han buscado relacionar el rendimiento (Li et al., 2010; Palencia et al., 2013), tiempo de desarrollo de los frutos (Krüger et al., 2012) y características como el peso, color, *SST*, *ATT*, contenido de azúcares, de ácidos orgánicos y de compuestos fenólicos específicos, el potencial antioxidante e incluso compuestos volátiles del aroma (Samykanno et al., 2013), con los factores microclimáticos en escenarios de cultivo. Se ha reconocido la influencia de la precipitación, *Ta*, *HRa*, *PAR* y *UV*, como factores que determinan la calidad organoléptica, nutricional y nutracéutica de las fresas. La influencia de estos factores se ha estudiado comparando zonas geográficas (Josuttis et al., 2012), momentos de cosecha dentro del ciclo de producción (Hoppula y Karhu, 2006), fechas de siembra durante la misma estación de crecimiento (Singh et al., 2012, Agüero et al., 2015) y diferentes años de cosecha (Palencia et al., 2013; Gündüz y Özdemir, 2014).

Casi todas las investigaciones que comparan el rendimiento del cultivo y la calidad de las fresas bajo cubierta y a libre exposición, así como la influencia de factores microclimáticos, se han realizado en regiones subtropicales y zonas templadas, con variedades aclimatadas a ellas, mientras que los trabajos en el trópico son escasos. El propósito del presente trabajo fue comparar características fisicoquímicas asociadas a la calidad organoléptica y funcional de fresas 'Monterey' producidas bajo invernadero y en campo abierto en la Sabana de Bogotá y su relación con factores micrometeorológicos propios de ambas condiciones de cultivo. 'Monterey' se destaca por su desempeño agronómico en el subtrópico (Chaves et al., 2017; Gude et al., 2018) y es una de las variedades más sembradas en Colombia (Flórez y Mora, 2010), exhibiendo mayor firmeza y dulzor (López et al., 2018), así como contenido de compuestos fenólicos (Chaves et al., 2017).

El conocimiento básico relacionado con estos aspectos en las condiciones del trópico altoandino podría contribuir a la optimización del sistema de cultivo de fresa en la región, al mejoramiento de su manejo agronómico y a la oferta de fruta de mayor calidad para los consumidores, ante el vertiginoso aumento que ha tenido el cultivo en los últimos años en las regiones productoras del país.

4.4 Metodología

4.4.1 Lugar de estudio, descripción de las áreas y unidades experimentales

El área experimental fue instalada en el Campus Nueva Granada (UMNG), localizado en Cajicá (Cundinamarca, Colombia, 4°56'N, 74°00'W, 2562 msnm). En campo abierto (CA), las plantas estuvieron a libre exposición, mientras que bajo cubierta fueron ubicadas dentro de un invernadero espacial no climatizado (INV), con ventilación cenital fija y cortinas laterales retráctiles (Anexo A), cubierto con una lámina de polietileno transparente AgrocLEAR® (Productos Químicos Andinos, PQA, Colombia) de 150 µm de espesor, con termicidad del 55±10 %, transmisión de luz total del 85±5 %, difusión de luz total del 55±5 %, transmisión del UV entre 290–340 nm del 5 % (Anexo B), de un año de instalación.

Cada unidad experimental consistió en un estolón de fresa 'Monterey' (plantas frigo), trasplantado en un contenedor de 4 L de capacidad, cubierto superficialmente con acolchado plástico negro (Anexo C), con un sustrato compuesto por una mezcla en

volumen de 50 % suelo (tierra negra), 15 % cascarilla de arroz tostada, 15 % turba rubia y 20 % escoria de carbón. Dicho sustrato presentó un pH ligeramente ácido (5,73), con capacidad de intercambio catiónico efectivo de 14,9 meq/100 g, baja conductividad eléctrica (0,7 dS/m), alto contenido materia orgánica (18,57 %), bajo en nitrato (8,4 ppm), contenido medio de amonio (27 ppm) y alto en potasio (597 ppm) y fósforo (32 ppm) (Anexo D).

Se sembraron 160 plantas en cada ambiente; los contenedores fueron colocados sobre cuatro mesones metálicos, con dos hileras de plantas por mesón, a una distancia entre hileras de 0,35 m y 0,25 m entre plantas.

El riego se efectuó 3-4 veces por semana, suministrando manualmente a cada planta el volumen de agua requerido para restablecer una humedad volumétrica del 30-40 % correspondiente a la capacidad de campo del sustrato empleado (Watson et al. 2002). Se realizó fertirrigación con una solución nutritiva basada en Hoagland y Arnon (1950), preparada con fertilizantes comerciales. Las labores culturales consistieron en la poda de todas las inflorescencias que emergieron antes de la formación de las tres primeras coronas por planta, la poda de estolones recién formados y de hojas senescentes (Flórez y Mora, 2010). Una vez por semana se revisó la incidencia de problemas fitosanitarios y se aplicaron diferentes estrategias de manejo integrado de plagas y enfermedades, privilegiando el control biológico y el cultural frente al químico.

4.4.2 Variables micrometeorológicas

En cada área experimental se instaló una microestación meteorológica HOBO H21-USB (Onset Computer Corp., USA), con sensores de Ta, HRa y PAR a 50 cm por encima del dosel de las plantas, además de un pluviómetro en CA a la misma altura de las plantas; los registros se realizaron cada 15 min. La radiación UV, comprendida entre 290-390 nm, fue medida de manera manual, hacia el mediodía en días despejados, empleando el equipo UV light meter UV 340 A (Lutron Electronic, Taiwan); se efectuaron 30 registros en cada ambiente.

En el Anexo F se presenta el promedio diario de las variables microclimáticas medidas en cada ambiente de cultivo durante el periodo de ejecución del experimento (01/09/2017 al 30/08/2018). Las condiciones climáticas registradas en ambos ambientes se encuentran dentro de los rangos adecuados para fresa (Hancock, 2020). En CA la PAR promedio fue

$326 \pm 88,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y en INV fue 27 % inferior ($239 \pm 58,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). La diferencia en T_a fue de 2 °C, siendo en promedio $14,46 \pm 0,95$ °C para CA y $16,15 \pm 1,09$ °C para INV. La diferencia entre la T_a máxima y mínima diaria fue 19,94 °C bajo INV y 16,18 °C en CA. La HRA promedio fue de $81,31 \pm 4,92$ % en CA y de $74,46 \pm 4,51$ % en INV, encontrándose una diferencia del 7 %. La precipitación acumulada durante el periodo fue de 975 mm. La radiación UV promedio fue $1026,33 \mu\text{W cm}^{-2}$ bajo INV, que representó el 38,48 % de la que se midió en CA ($2667,33 \mu\text{W cm}^{-2}$).

4.4.3 Rendimiento del cultivo y calidad comercial

Durante los primeros seis meses de producción, con una frecuencia de 3 a 7 días, se recolectaron de 160 plantas de cada ambiente, todos los frutos con piel entre 90-100 % rojo brillante, correspondiente al grado de madurez 6 según la Norma Técnica Colombiana NTC 4103 (ICONTEC, 1997). Los frutos con el cáliz fueron pesados en balanza de precisión y contabilizados, para obtener el rendimiento total y el número de frutos por planta. Todos los frutos cosechados fueron clasificados en comercializables y no comercializables, considerando dentro de los primeros aquellos con tamaño superior a 8 g y adecuado estado físico y fitosanitario. La fruta comercializable fue clasificada en las categorías de calidad del mercado: Extra: ≥ 35 g, 1^{ra}: 34,9-28 g, 2^{da}: 27,9-21 g, 3^{ra}: 20,9-15 g, 4^{ta}: 14,9-8 g y 5^{ta}: $\leq 7,9$ g. Los frutos no comercializables fueron discriminados según la causa del daño.

4.4.4 Tiempo de desarrollo desde botón floral a cosecha del fruto

En cada ambiente de cultivo se seleccionaron 70 botones florales primarios en diferentes plantas. Esto se realizó en dos temporadas (diciembre/2017 y febrero/2018). Cada botón fue marcado desde su aparición en el fondo de la corona, realizando seguimiento cada tres días hasta alcanzar el punto de cosecha del fruto (90-100 % piel color rojo brillante). Se contabilizó el número de días calendario que tardó cada estructura floral marcada en llegar al punto de cosecha del fruto.

4.4.5 Épocas de cosecha y toma de muestras de frutos

Durante los primeros ocho meses desde el inicio de la producción, se recolectaron los frutos en cuatro momentos de cosecha (cada dos meses aproximadamente), para evaluar sus características fisicoquímicas, en cada condición de cultivo. La primera recolección de frutos (C1) fue del 29/01/18 al 8/02/2018, la segunda (C2) entre 12/04/2018 y 28/04/2018, la tercera (C3) del 14/06/2018 al 27/06/2018 y la cuarta (C4) entre 20/08/2018 y 07/09/2018.

Para determinar las variables micrometeorológicas durante cada temporada de cosecha, se tomaron los registros diarios de Ta y HRa (máxima, promedio y mínima), PAR promedio y precipitación total, para los 50 días previos a la recolección de los frutos. Este periodo se estableció con el fin de evaluar su efecto durante el desarrollo desde flor a fruto, ya que el tiempo desde el primer botón floral de la inflorescencia, en el fondo de la roseta, hasta la recolección del fruto maduro 90-100% color rojo brillante fue, en promedio, $45,33 \pm 4,26$ días ($n=39$) para INV y $48,39 \pm 4,36$ días ($n=46$) para CA. Se calcularon los promedios para Ta, HRa y PAR y el acumulado para la precipitación, para cada uno de los cuatro momentos de cosecha en cada condición de cultivo.

En cada temporada de cosecha se recolectaron 50 frutos con cáliz por ambiente, en adecuado estado físico y fitosanitario, con peso fresco individual entre 12-25 g y representatividad del 90-100 % de coloración rojo brillante en su superficie. Treinta frutos fueron utilizados para evaluar peso fresco, color, firmeza, contenido de agua y peso seco. Los frutos restantes sin despitonar fueron lavados, secados, envueltos en papel aluminio y preservados en congelador a -70 °C (Vilela de Resende et al., 2020), dentro de bolsas plásticas resellables hasta efectuar los análisis químicos.

4.4.6 Evaluación del peso fresco, color, firmeza, peso seco y contenido de agua

Se tomaron 30 frutos por ambiente en cada temporada de cosecha; inicialmente se obtuvo el peso fresco individual con cáliz, empleando balanza analítica (Ornelas-Paz et al., 2013; Agüero et al., 2015).

Posteriormente, se determinó el color mediante un espectrofotómetro portátil (MiniScan EZ Modelo 4000 L, HunterLab, USA). Sobre la superficie externa en la parte más ancha del

fruto, en los cuatro puntos cardinales se midió el color utilizando el espacio CIE L^* , a^* , b^* (CIE Laboratorios), donde L^* es la luminosidad (0 = negro y 100 = blanco), a^* la cromaticidad sobre un eje verde (-) a rojo (+) y b^* sobre un eje azul (-) a amarillo (+). El ángulo *hue* (h) que corresponde al matiz (0° = rojo, 90° = amarillo, 180° = verde y 270° = azul) y la saturación del color *Chroma* (C^*), fueron calculados como: $h = \tan^{-1}(b^*/a^*)$ y $C^* = (a^{*2} + b^{*2})^{1/2}$ (Ornelas-Paz et al., 2013; Agüero et al., 2015).

Cada fruto fue cortado longitudinalmente por la mitad y sobre la superficie externa en la región más ancha de cada mitad, se midió la firmeza empleando un penetrómetro digital portátil (FM-200, PCE Instruments, España), colocando el puntal de penetración de 6 mm de diámetro por 2 s hasta alcanzar la muesca del puntal. Se registró la máxima fuerza (N) de penetración alcanzada durante la ruptura del tejido (Pradas et al., 2015).

Posteriormente, cada fruto fue secado en horno a 60°C durante 96 h hasta obtener peso constante; se determinó en balanza analítica su peso seco. El contenido de agua (CH), expresado en porcentaje (%), fue determinado por el método gravimétrico (Ornelas-Paz et al., 2013), como la diferencia entre el peso fresco (Pf) y el peso seco (Ps), en relación al Pf : $CH = [(Pf - Ps) / Pf] * 100$.

4.4.7 Determinación de los sólidos solubles totales y la acidez total titulable

La medición se efectuó sobre diez de los frutos preservados a -70°C , que fueron descongelados media hora a temperatura ambiente ($16-18^\circ\text{C}$) antes del análisis. Cada fruto fue troceado y macerado manualmente en mortero hasta obtener un puré.

Para determinar los SST , una porción del puré fue exprimida manualmente sobre velo fino para extraer dos gotas de líquido, dispensarlas sobre el lector de un refractómetro digital portátil (HI 96801, Hanna Instruments, Rumania) y obtener el registro de $^\circ\text{Brix}$ (Agüero et al., 2015; Pradas et al., 2015). Se realizaron dos muestras por cada fruto.

Para determinar la ATT se tomaron 5 g de puré llevándolos a un volumen de 50 mL con agua destilada (Josuttis et al., 2010), mezclándose en licuadora para homogenizar y filtrándose con un tamiz fino. Posteriormente se efectuó la titulación de la mezcla con NaOH 0,1 N, registrando el volumen de la base requerido para alcanzar un pH de 8,2–8,3 (Ornelas-Paz et al., 2013; Agüero et al., 2015). Se tomaron dos muestras de cada fruto.

La *ATT* fue calculada como el peso (g) de ácido cítrico por cada 100 g de fruta mediante la ecuación (Hernández et al., 2010): $ATT = [100 * V_{NaOH} * N_{NaOH} * P_{eq/g}] / w$, donde, V_{NaOH} y N_{NaOH} son el volumen (mL) y la normalidad (0,1 eq/L) del NaOH, $P_{eq/g}$ el peso equivalente del ácido cítrico (0,064 g) y w el peso inicial de la muestra de fruta. Se tomaron dos muestras por cada fruto.

Se calculó el índice de madurez o de dulzor como el cociente entre SST/ATT (Akhatou y Fernández, 2014; Ornelas-Paz et al., 2013).

4.4.8 Extracción y cuantificación de ácido ascórbico

Se tomaron 3 de los frutos preservados a -70 °C y fueron descongelados a temperatura ambiente. Se retiró el cáliz, cada uno fue troceado y luego macerado manualmente en mortero hasta obtener un puré homogéneo. Una muestra de 5 g del puré fue mezclada con 10 mL de agua tipo I grado HPLC y centrifugada a 6000 rpm durante 10 min, recuperando el sobrenadante, procedimiento que fue repetido dos veces. Las suspensiones de fresa obtenidas por fruto se diluyeron con 30 mL de ácido sulfúrico (0,04 mM) para hacer el análisis del ácido ascórbico, realizando dos extracciones por muestra biológica. Los análisis se llevaron a cabo utilizando un sistema de HPLC Ultimate 3000 Thermo Scientific equipado con un sistema de procesamiento de datos Chromeleon 7.2, inyector automático con loop de 20 µL, una bomba cuaternaria y un detector de IR (RefractoMax 52, Thermo Scientific, USA). Los procedimientos de separación y determinación fueron modificados de Gündüz y Özdemir (2014) y Shui y Leong (2002). La cuantificación se llevó a cabo mediante una curva de calibración construida con seis diluciones del patrón de ácido ascórbico. Todas las muestras y los estándares fueron inyectados tres veces cada uno y los valores medios fueron calculados. El contenido de ácido ascórbico fue reportado en mg/100 g de fruta.

4.4.9 Extracción y cuantificación de compuestos fenólicos y antocianinas monoméricas totales y evaluación de la capacidad antioxidante

Los frutos conservados a -70 °C, fueron descongelados por 20 min a temperatura ambiente; cada uno fue troceado y macerado manualmente en mortero agregando nitrógeno líquido. El material obtenido fue liofilizado y conservado a -15 °C en empaque individual para su posterior análisis.

Para la extracción de los compuestos fenólicos, una muestra de 0,8 g del material liofilizado fue mezclada con 40 mL de una solución de etanol (96%) y agua destilada (5:1, v/v), acidificada con ácido fórmico (98%) al 1 % y luego fue sometida a sonicación. La solución fue filtrada, rotoevaporada y luego secada en horno a 40 °C durante 10 días para la obtención del extracto seco, que fue pesado y preservado a temperatura ambiente y en oscuridad hasta el momento de los análisis. Para la cuantificación de los compuestos fenólicos en los extractos se empleó el método colorimétrico de Folin-Ciocalteu (Josuttis et al., 2010; Ornelas-Paz et al., 2013; Günduz y Özdemir, 2014), utilizando un espectrofotómetro UV-Vis lector de microplacas (Varioskan LUX, Thermo Fischer Scientific, USA), haciendo uso del software SkanIt™ versión 4.1 (Thermo Fischer Scientific Inc., 2015). El contenido de compuestos fenólicos totales fue expresado como µg de equivalentes de ácido gálico (EAG)/g de fruta seca; previamente se ajustó una curva de calibración con ácido gálico. Se analizaron 5 extractos obtenidos de frutos individuales por cada ambiente de cultivo y cada temporada de cosecha, realizando 4 muestras técnicas por extracto.

Para la extracción de las antocianinas se tomó una muestra de 0,5 g del material liofilizado, se mezcló con 10 mL de una solución de etanol (96%) y agua destilada (1:1), acidificada con ácido fórmico (98 %) al 5 %. La solución fue dejada en oscuridad y agitación constante durante 12 horas; fue filtrada y preservada en ausencia de luz a -20 °C, hasta efectuar los análisis. La cuantificación de las antocianinas fue realizada con el método del pH diferencial (Lee et al., 2005; Josuttis et al., 2010; Ornelas-Paz et al., 2013; Günduz y Özdemir, 2014). Se utilizó un espectrofotómetro UV-Vis lector de microplacas (Varioskan LUX, Thermo Fischer Scientific, USA), mediante el software SkanIt™ versión 4.1 (Thermo Fischer Scientific Inc., 2015). El contenido de antocianinas monoméricas totales se expresó en mg de equivalentes de pelargonidina-3-glucósido (P-3-g)/100 g de fruta seca, por ser la antocianina predominante en las fresas (Josuttis et al., 2010; Ornelas-Paz et al., 2013; Günduz y Özdemir, 2014; Pradas et al., 2015; Choi et al., 2016). Se analizaron 5 extractos obtenidos de frutos individuales por cada ambiente de cultivo y cada temporada de cosecha, realizando 4 muestras técnicas por extracto.

La capacidad antioxidante de los extractos de los frutos de fresa se realizó a través de la detoxificación de los radicales de 2,2-Difenil-1-picrilhidrazilo (DPPH) (Panico et al., 2009; Jin et al., 2011). Se utilizó un espectrofotómetro UV-Vis lector de microplacas (Varioskan

LUX, Thermo Fischer Scientific, USA), mediante el software SkanIt™ versión 4.1 (Thermo Fischer Scientific Inc., 2015). Se analizaron los extractos de 5 frutos individuales por cada ambiente de cultivo y cada temporada de cosecha, realizando 4 muestras técnicas por extracto. Se calculó el porcentaje de inhibición para cada una de las diluciones de los extractos siguiendo los procedimientos de Panico et al., (2009) y Hangun-Balkir y McKenney (2012). La capacidad antioxidante de los extractos fue expresada como la concentración inhibitoria *IC50* (Jin et al., 2011; Hangun-Balkir y McKenney, 2012); para calcularla se utilizó el software GraphPad Prism™ versión 8.2.0 (GraphPad Software, Inc., 2019), siguiendo el procedimiento para las curvas dosis-respuesta de inhibición. La *IC50* fue reportada en μg del extracto/mL de solución (Hangun-Balkir y McKenney, 2012; Chaves et al., 2017).

4.4.10 Análisis de datos

La duración en días desde el botón floral hasta la cosecha del fruto se procesó mediante análisis de curvas de supervivencia (Herranz, 2015); se obtuvieron las medianas que fueron comparadas a través de una prueba de χ^2 con una confianza del 95 %.

El efecto del ambiente de cultivo (AMB: CA, campo abierto e INV, invernadero) y de las temporadas de cosecha (COS: C1, C2, C3 y C4), para cada atributo fisicoquímico de la fruta se determinó mediante análisis de varianza (ANOVA) de doble vía, verificando previamente supuestos distribucionales y homogeneidad de varianza; en caso de encontrar significancia estadística ($p < 0,05$) se establecieron las diferencias entre los tratamientos mediante una prueba de comparación múltiple de Tukey ($\alpha = 5\%$).

Se calcularon coeficientes de correlación de Pearson y Spearman y su significancia, para explorar las posibles relaciones entre las parejas de variables relacionadas con las características de los frutos y las variables micrometeorológicas (T_a , HR_a y PAR). Se ajustaron modelos de regresión lineal múltiple, verificando la no multicolinealidad, y supuestos distribucionales de los residuales; el signo de los valores estimados, el p-valor y la importancia de cada variable explicativa, así como el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia estadística de cada modelo, fueron tomados como indicadores de la relación variable de respuesta-covariable.

Para explorar las posibles relaciones entre variables de respuesta se calcularon coeficientes de correlación de Pearson y Spearman y su significancia.

Los análisis se llevaron a cabo usando el software R v. 4.0.0 (R Core Team, 2020).

4.5 Resultados

4.5.1 Rendimiento del cultivo y categorías comerciales de calidad

La cosecha inició a los 144 y 151 días después de la siembra (DDS) bajo INV y CA, respectivamente. El rendimiento acumulado durante este periodo fue 749,77 y 602,62 g/planta para CA e INV, respectivamente, siendo el primero 20 % superior. El total de frutos recolectados por planta fue 47,11 en CA y 50,43 en INV, con una diferencia del 7 % entre ambientes. El peso promedio por fruto fue 15,91 g para CA siendo 25 % superior al INV, con 11,95 g. Las curvas de producción obtenidas durante los primeros seis meses de cosecha se muestran en el Anexo G.

El 74,04 % de la producción total en CA cumplió con la calidad comercial, mientras que bajo INV fue ligeramente superior alcanzado 80,05 %. Las pérdidas de fruta ascendieron al 25,96 % en CA y al 19,15 % bajo INV. En ambas condiciones de cultivo entre 6,8-8,4 % de las pérdidas fueron por moho gris (*Botrytis cinerea*). En CA cerca del 10 % obedeció a pudriciones causadas por otros fitopatógenos, mientras que en INV no alcanzó el 0,1 %. Aproximadamente el 4 % correspondió a deformaciones por insuficiente polinización. En INV los frutos de tamaño pequeño ($\leq 7,9$ g), representaron 2,1 % de la producción, valor que duplicó lo encontrado en CA. En ambas condiciones cerca del 1 % resultó afectada por deshidratación, relacionada con estrés hídrico y térmico. En el Anexo H se presenta la distribución porcentual de las pérdidas de fruta para cada ambiente de cultivo según su causa, junto con un registro fotográfico.

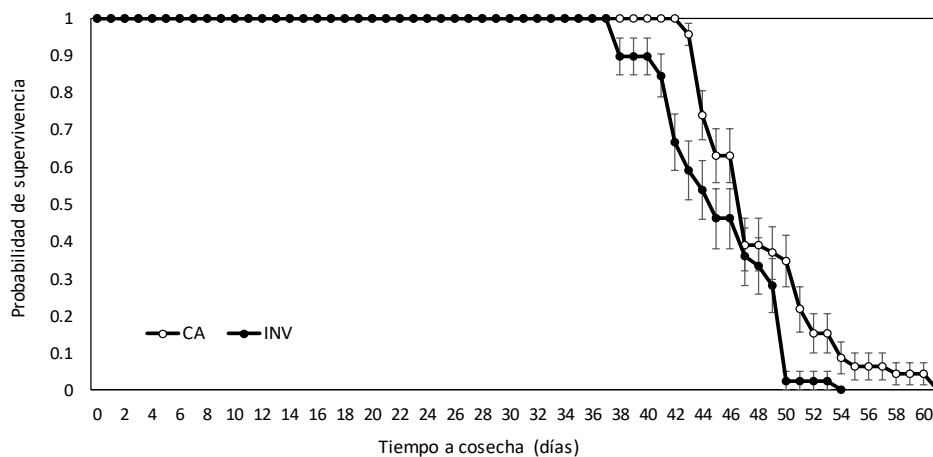
En CA, la cantidad de fruta de la mejor calidad (Extra), fue casi 6 veces superior a la obtenida bajo INV. El porcentaje de fruta de mayor tamaño (Extra, 1ra. y 2da.), ascendió al 43,5 % de la producción en CA, equivalente a 326 g/planta, mientras que, en INV alcanzó el 32,7 % con 197 g/planta, valor equivalente al 60 % de lo obtenido en CA. El 48,4 % del rendimiento total bajo INV (291 g/planta), correspondió a las categorías de menor tamaño (3ra., 4ta. y 5ta.), mientras que en CA fue del 31,4 % (235 g/planta). En el Anexo I se presenta el porcentaje de la fruta producida que fue clasificada en cada una de las categorías comerciales de calidad.

4.5.2 Tiempo de desarrollo desde botón floral a cosecha del fruto

El 50 % de las estructuras florales, partiendo de botones cerrados y visibles en el fondo de la corona, tardaron en alcanzar el punto de cosecha del fruto (90-100 % de la superficie de color rojo brillante), 47 días en CA (IC95 %: 47–51) y 45 días bajo INV (IC95 %: 43–49). A través de la prueba de χ^2 efectuada, se comprobó que el tiempo de duración del desarrollo fue estadísticamente diferente entre ambos ambientes de cultivo ($p=0,002$), siendo inferior para el cultivo protegido.

De acuerdo con la función de supervivencia (Figura 4-1), los frutos cultivados bajo INV fueron precoces en comparación al CA. Los primeros en alcanzar la madurez de recolección lo hicieron bajo INV a 38 días desde el botón floral, mientras que en CA iniciaron 5 días después. Entre los 47-49 días, las estructuras reproductivas en ambos ambientes tuvieron el mismo riesgo de alcanzar la madurez de cosecha. Sin embargo, la recolección de los frutos culminó primero bajo INV, cosechadas las últimas fresas hacia los 54 días, mientras que en CA tardaron hasta los 61 días.

Figura 4-1: Curva de supervivencia, que representa la probabilidad de que no se presente la cosecha del fruto (90-100 % de la superficie color rojo brillante) en función del tiempo transcurrido, en días calendario, desde el botón floral (primario, cerrado y en el fondo de la roseta), para la fresa ‘Monterey’ cultivada en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia).



Los valores presentados en las curvas corresponden a la probabilidad de supervivencia y las barras del error al error estándar, obtenidas con la prueba no paramétrica siguiendo el método de Kaplan-Meier.

4.5.3 Condiciones micrometeorológicas entre temporadas de cosecha

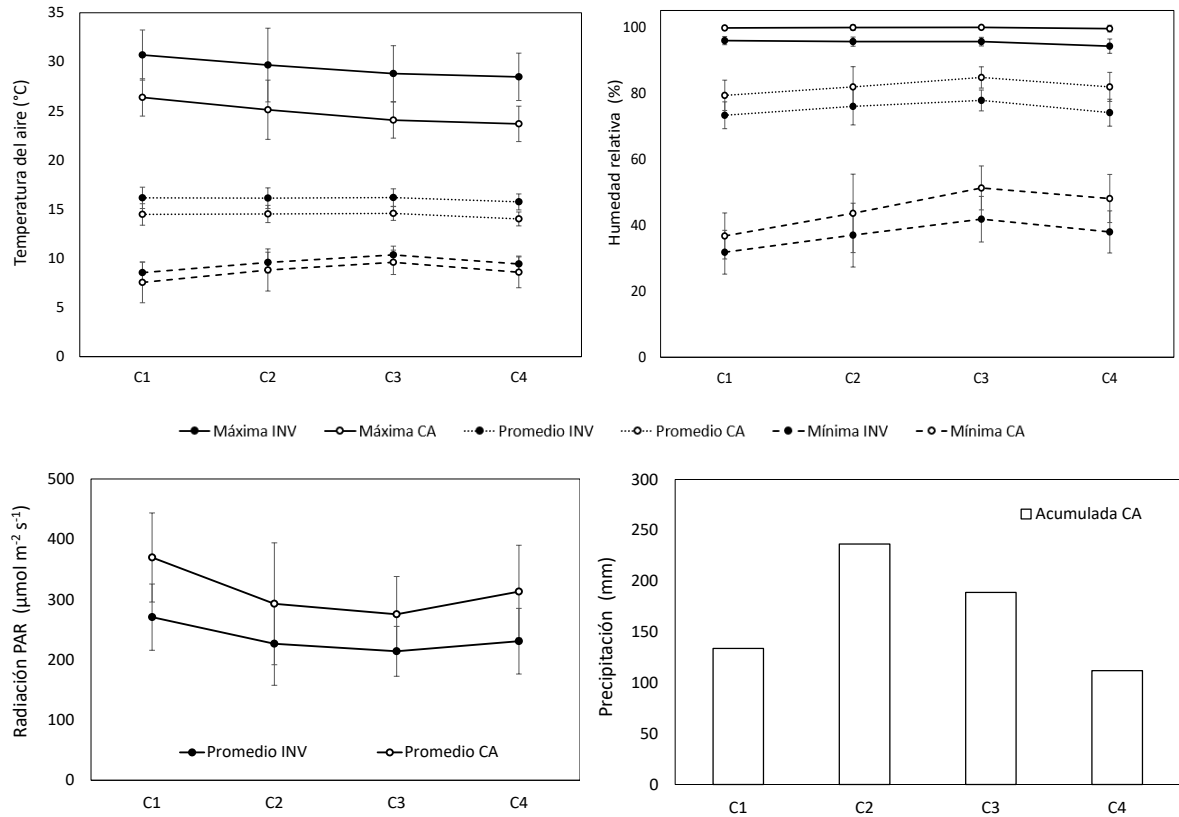
En la Figura 4-2 puede apreciarse la fluctuación de Ta, HRa, PAR y precipitación, durante las cuatro épocas evaluadas. En C1 se presentaron los mayores promedios de temperatura máxima (30,7 °C para INV y 26,4 °C para CA), así como las temperaturas mínimas más bajas (8,5 y 7,5 °C para INV y CA). Lo anterior, conllevó a los mayores diferenciales de temperatura diarios (22,1 °C en INV y 18,8 °C en CA). Esta época fue la más seca (31,8 y 37,3 % de HRa mínima en INV y CA) y la de mayor PAR promedio (270,7 y 367,7 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para INV y CA). La temporada más fría fue C4 (15,7 y 14 °C de Ta promedio para INV y CA). La temporada más húmeda fue C3 (77,8 y 84,7 % de HRa promedio en INV y CA), seguida de C2 (75,9 y 81,8 % de HRa promedio en INV y CA). Estas últimas fueron las más lluviosas, acumulándose en C2 236,6 mm y en C3 189 mm. La época más nublada y con la menor PAR promedio fue C3 (214,1 y 275,5 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en INV y CA).

4.5.4 Efecto del ambiente de cultivo y de la temporada de cosecha sobre las características fisicoquímicas de los frutos

Las fresas cosechadas en CA tuvieron un peso fresco 9 % superior que en INV, alcanzando en promedio 21,16 g frente a 19,41 g, siendo diferentes estadísticamente ($p < 0,001$). La temporada de cosecha influyó sobre dicha variable ($p < 0,001$), disminuyendo a través del ciclo de productivo; para C1, C2, C3 y C4, el peso promedio por fruto fue de 26,18 g, 21,28 g, 19,23 g y 14,45 g, respectivamente. Se presentó interacción significativa entre el ambiente de cultivo y la temporada de cosecha ($p < 0,05$), encontrando que el peso fresco fue similar entre ambos ambientes en C1 y C3, mientras que fue superior para CA en C2 y C4 (Figura 4-3).

También se encontraron diferencias estadísticas en el peso seco entre las condiciones de cultivo ($p < 0,001$) y la época de cosecha ($p < 0,001$), pero no hubo interacción entre éstas ($p > 0,1$). Las fresas producidas en CA acumularon 13,5 % más biomasa que en INV, alcanzando en promedio 2,02 g frente a 1,78 g (Figura 4-3). El peso seco disminuyó conforme avanzó el ciclo de producción, siendo superior en C1 con 2,44 g, similar en C2 y C3 con 1,86 y 1,83 g, e inferior en C4 con 1,47 g (Figura 4-3).

Figura 4-2: Temperatura del aire (máxima, promedio, mínima), humedad relativa (máxima, promedio, mínima), radiación PAR (promedio) y precipitación (total), registradas durante cuatro temporadas de cosecha (C1, C2, C3 y C4) *, en los cultivos de fresa ‘Monterey’ bajo invernadero (INV) y campo abierto (CA), en Cajicá (Colombia).



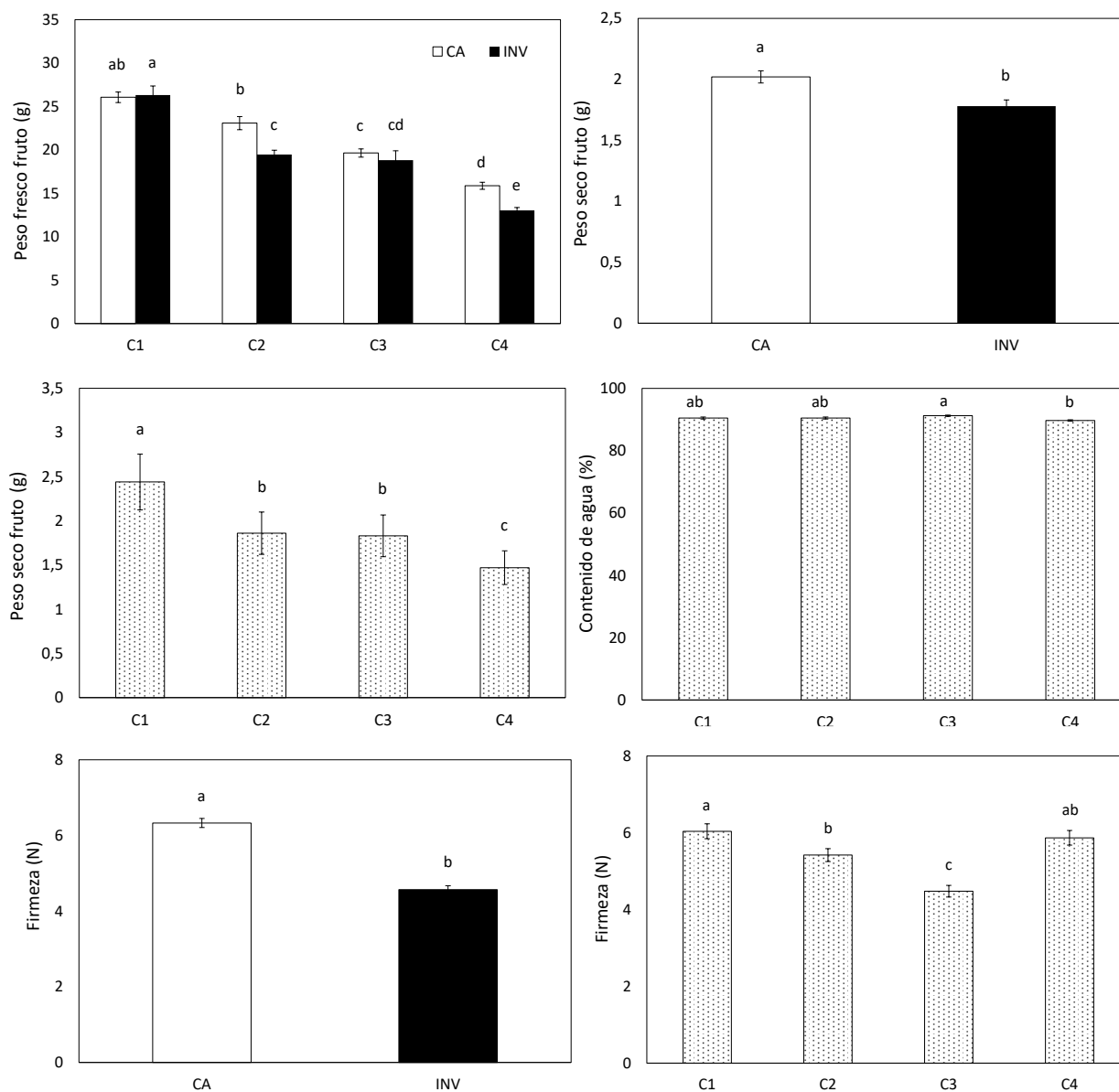
Los datos de temperatura, humedad y PAR corresponden al promedio y las barras del error a la desviación estándar; para la precipitación corresponden al acumulado. Los valores fueron calculados desde los 50 días antes de finalizar la recolección de frutos de cada cosecha. *C1: 29/01/18 al 8/02/2018; C2: 12/04/2018 al 28/04/2018; C3: 14/06/2018 al 27/06/2018; C4: 20/08/2018 al 07/09/2018.

El contenido de humedad no varió entre ambientes de cultivo ($p > 0,1$), alcanzando 90,28 % para las fresas en CA y 90,69 % bajo INV. Los frutos con mayor contenido de agua se presentaron durante C3 (91,23 %), siendo similar al encontrado en C1 y C2 (90,5 %), pero fue superior al presentado en C4 (89,71 %) (Figura 4-3). No se presentó relación entre el ambiente de cultivo y la época de cosecha ($p > 0,05$).

Los frutos cosechados en CA fueron más firmes que los de INV ($p < 0,001$), siendo la máxima fuerza de penetración aplicada para romper el tejido de 6,33 N para CA y de 4,57 N para INV (Figura 4-3). La firmeza varió entre temporadas de recolección ($p < 0,001$),

siendo más firmes en C1 y C4 (6,04 y 5,87 N), decreció en C2 (5,42 N) y la más baja fue en C3 (4,48 N) (Figura 4-3). No se presentó interacción entre el ambiente de cultivo y la época de cosecha ($p>0,05$).

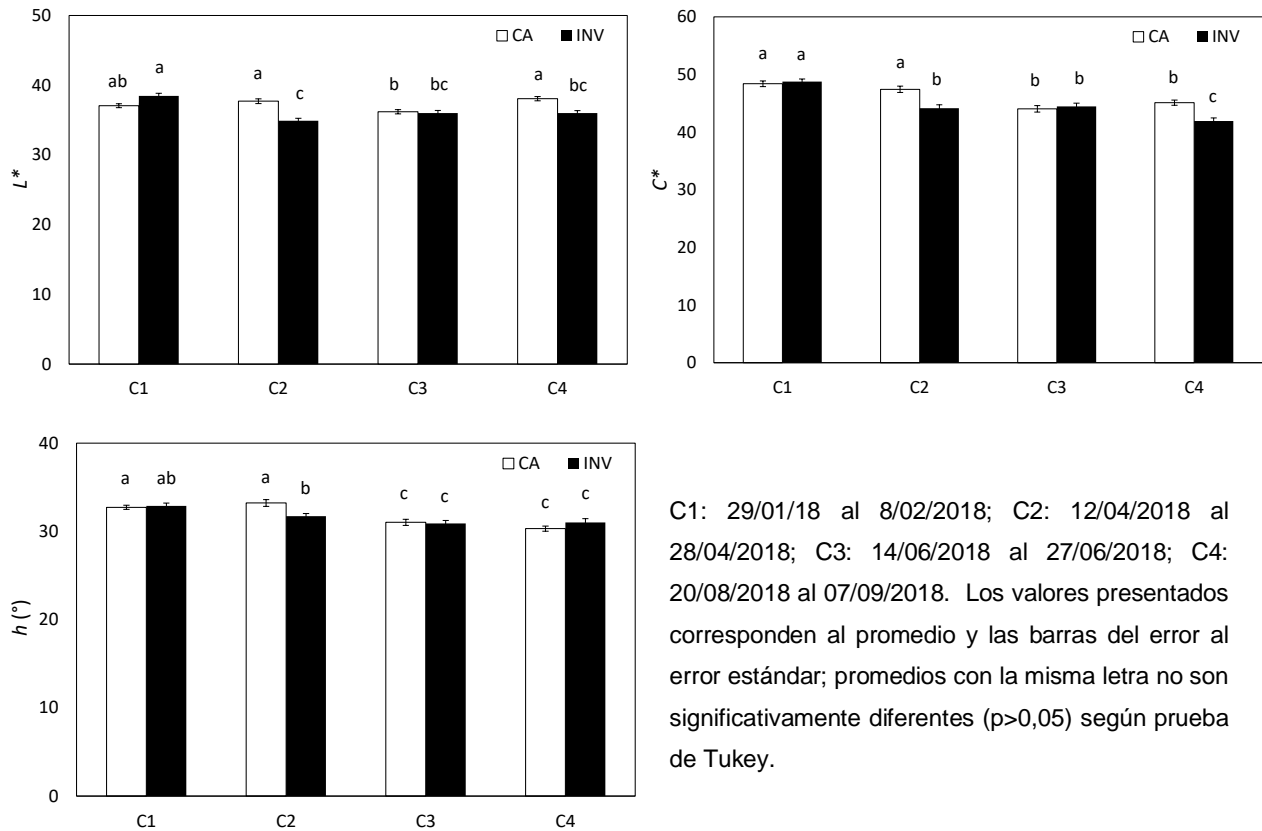
Figura 4-3: Peso fresco y seco individual de fresas 'Monterey' recolectadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).



C1: 29/01/18 al 8/02/2018; C2: 12/04/2018 al 28/04/2018; C3: 14/06/2018 al 27/06/2018; C4: 20/08/2018 al 07/09/2018. Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p>0,05$) según prueba de Tukey.

La luminosidad de la piel de los frutos (L^*) producidos en CA fue en promedio 37,26, siendo estadísticamente superior al INV ($p < 0,001$), con 36,36. La temporada de cosecha influyó sobre L^* ($p < 0,001$), encontrándose frutos más brillantes en C1 y C4 (37,77 y 37,04) y más opacos en C2 y C3 (36,32 y 36,11). Sin embargo, se presentó una interacción altamente significativa entre el ambiente y la época de recolección ($p < 0,001$), mostrando que el brillo de las fresas bajo INV disminuyó especialmente en C2 y C4, y en ambas condiciones de cultivo fue menor en C3 (Figura 4-4).

Figura 4-4: Luminosidad (L^*), saturación del color (C^*) y matiz ó ángulo hue (h) en la piel de fresas ‘Monterey’ cosechadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de recolección (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).



El color de la piel de las fresas producidas en CA fue más intenso ($p < 0,001$), encontrando un promedio de C^* de 46,24 frente a 44,83 bajo INV. La saturación del color disminuyó con el avance del ciclo de producción ($p < 0,001$), siendo en promedio 48,59, 45,80, 44,26 y 43,52 de C1 a C4. Se encontró interacción entre el ambiente de cultivo y la temporada de recolección ($p < 0,001$), siendo más intenso el color de las fresas en CA para C2 y C4,

mientras que no se encontraron diferencias entre ambos ambientes durante C1 y C3, siendo el color más vivo en la primera cosecha (Figura 4-4).

No se encontraron diferencias en la coloración roja de la piel de los frutos por efecto del ambiente de cultivo ($p > 0,05$), siendo h en promedio 31,82 para CA y 31,63 bajo INV. La tonalidad roja varió según la época de cosecha ($p < 0,001$) y se encontró una significativa interacción entre ésta y el ambiente ($p < 0,01$). Las fresas fueron más rojas en C3 y C4 para ambos ambientes en comparación a C1 y C2, siendo las producidas bajo INV más rojas que en CA para esta última temporada (Figura 4-4).

El contenido de SST fue similar en los frutos recolectados en ambos ambientes ($p > 0,05$), alcanzando en promedio 7,7 y 7,4 °Brix en CA e INV, respectivamente. La temporada de cosecha influyó en esta variable ($p < 0,001$), siendo superior en C1 (9,13 °Brix) frente a C2, C3 y C4 (7,06, 6,7 y 7,34 °Brix); la significativa interacción entre el ambiente y la época de colecta ($p < 0,019$), confirmó la anterior tendencia, sin embargo, para C2 las fresas en CA tuvieron mayores SST que bajo INV (Figura 4-5).

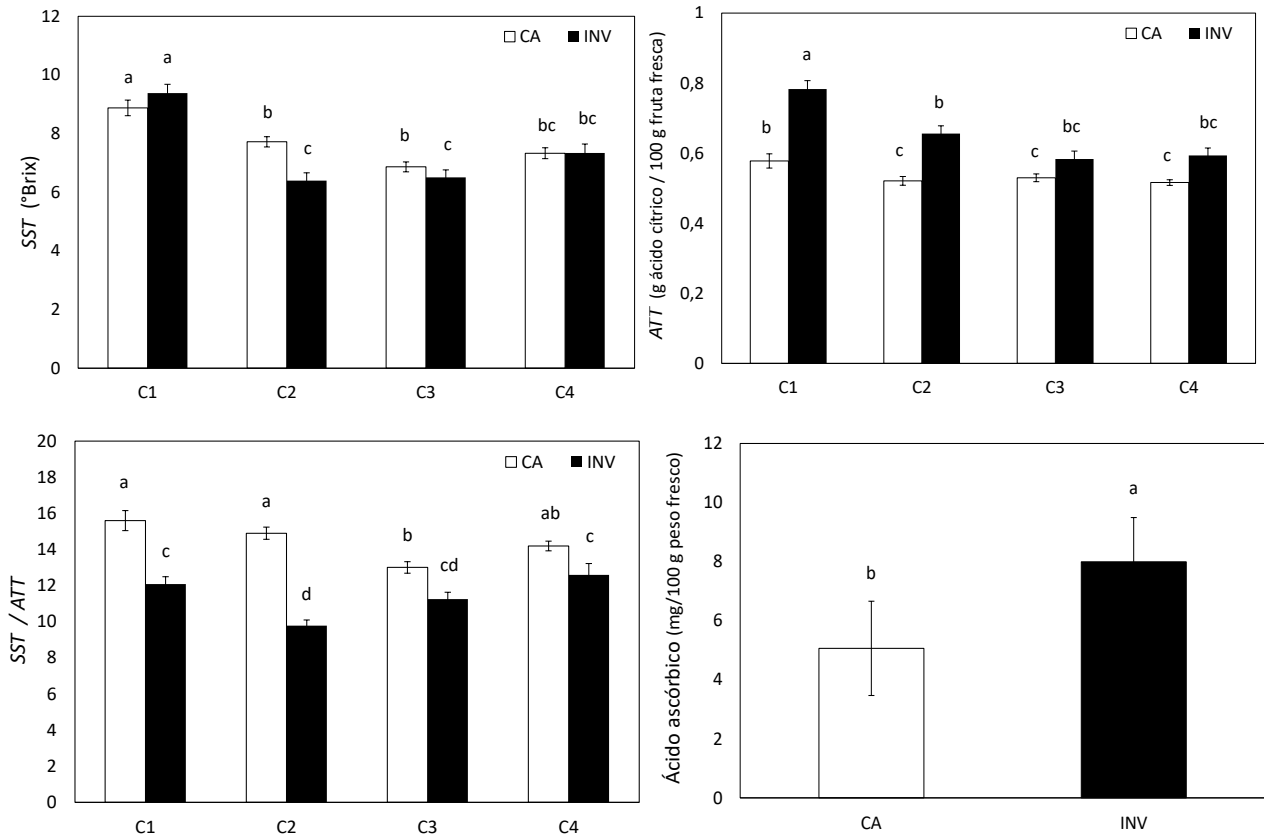
La ATT de las fresas varió según el ambiente de cultivo ($p < 0,001$) y la temporada de cosecha ($p < 0,001$), presentándose además interacción entre ambos factores ($p < 0,001$). Las frutas producidas en INV tuvieron mayor acidez que en CA, especialmente en C1 y C2 (Figura 4-5). La ATT de los frutos cultivados en CA se mantuvo constante durante la estación de producción (C1 a C4), mientras que, bajo INV, la mayor ATT se presentó en C1 (Figura 4-5).

La relación SST/ATT varió debido al ambiente de cultivo ($p < 0,001$), la época de recolección ($p < 0,001$), así como a la interacción entre ambos factores ($p < 0,001$). En general, las fresas producidas en CA presentaron un índice de dulzor superior con promedio de 14,43, frente a 11,43 bajo INV. Dicha superioridad se encontró durante la mayoría de las cosechas (C1, C2 y C4), exceptuando C3 en la que el índice fue más bajo, siendo similar para ambas condiciones de cultivo (Figura 4-5).

Se encontraron diferencias en la cantidad de ácido ascórbico en los frutos por efecto del ambiente de cultivo ($p < 0,05$); bajo INV tuvieron 58 % más de contenido con 7,99 frente a 5,62 mg/100 g de peso fresco que en CA (Figura 4-5). No se encontró efecto de la temporada de cosecha ni tampoco interacción entre ésta y el ambiente ($p > 0,05$). El

contenido de ácido ascórbico a través de la estación de cultivo fue en promedio de 5,82, 7,36, 7,05 y 5,88 mg/100 g de peso fresco, para las cosechas C1 a C4, respectivamente.

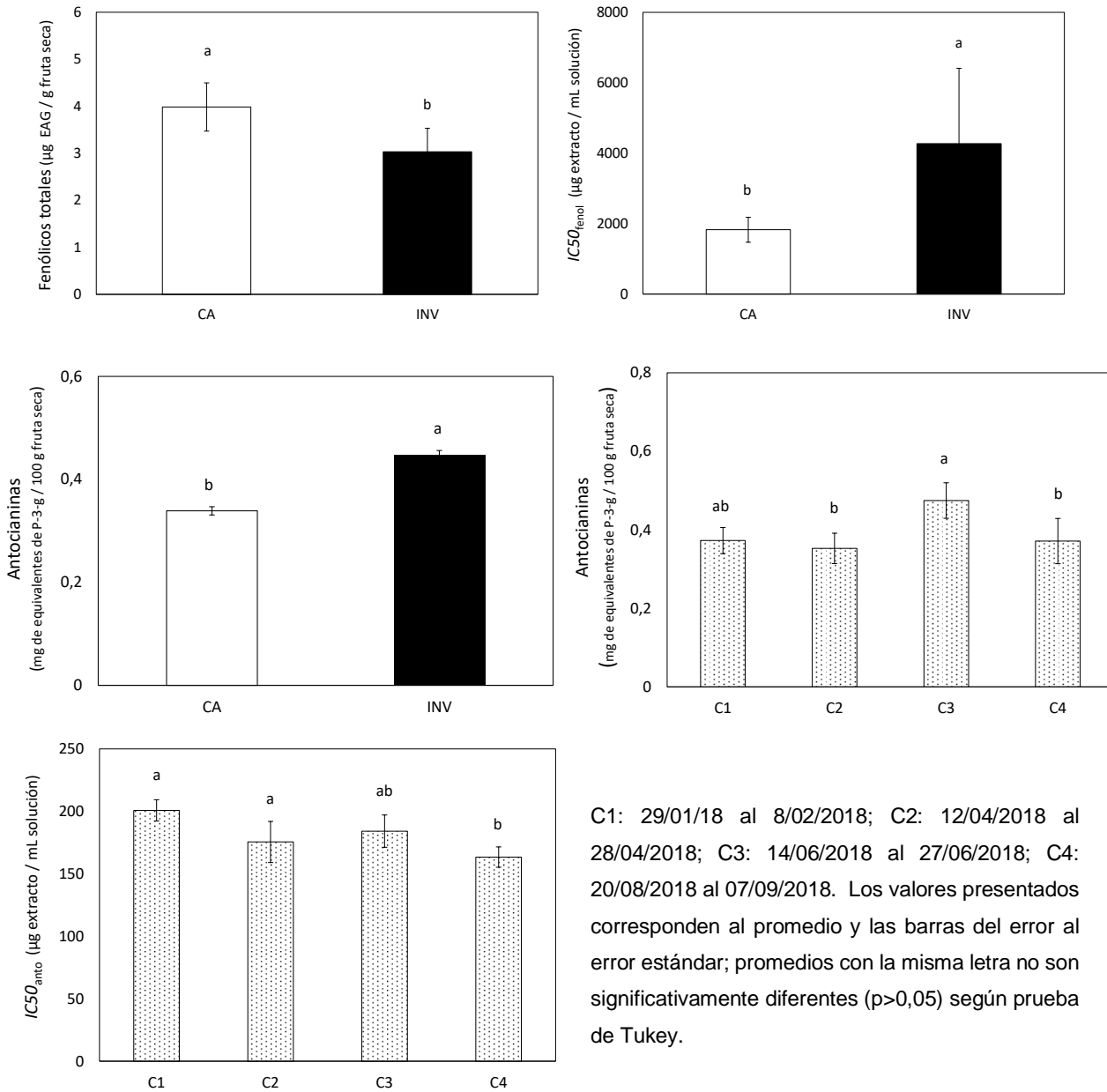
Figura 4-5: Contenido de sólidos solubles totales (SST), acidez total titulable (ATT), índice de madurez o dulzor (SST/ATT) y contenido de ácido ascórbico (mg/100 g de peso fresco) en fresas ‘Monterey’ recolectados en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).



C1: 29/01/18 al 8/02/2018; C2: 12/04/2018 al 28/04/2018; C3: 14/06/2018 al 27/06/2018; C4: 20/08/2018 al 07/09/2018. Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error al error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

El contenido de compuestos fenólicos totales resultó influenciado por la condición de cultivo ($p < 0,01$), siendo superior en las fresas del CA con 3,99 μg EAG/g fruta seca, promedio 31 % superior al INV con 3,04 μg EAG/g fruta seca (Figura 4-6). No se detectaron diferencias entre las temporadas de recolecta ($p > 0,05$), siendo en promedio 3,41, 3,49, 3,54 y 3,6 μg EAG/g fruta seca de C1 a C4. En el ANOVA se obtuvo interacción entre el ambiente y la época de cosecha ($p < 0,05$), sin embargo, dichas diferencias no fueron detectadas en la prueba de comparación múltiple de Tukey ($p > 0,05$).

Figura 4-6: Contenido de compuestos fenólicos totales (μg EAG/g fruta seca) y de antocianinas totales (mg de equivalentes de P-3-g/100 g fruta seca) y capacidad antioxidante (μg del extracto/mL de solución), evaluada sobre extractos fenólicos ($IC50_{\text{fenol}}$) y extractos antociánicos ($IC50_{\text{anto}}$), en fresas ‘Monterey’ recolectadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), en diferentes épocas de cosecha (C1, C2, C3, C4), en Cajicá (Colombia).



C1: 29/01/18 al 8/02/2018; C2: 12/04/2018 al 28/04/2018; C3: 14/06/2018 al 27/06/2018; C4: 20/08/2018 al 07/09/2018. Los valores presentados corresponden al promedio y las barras del error estándar; promedios con la misma letra no son significativamente diferentes ($p > 0,05$) según prueba de Tukey.

La capacidad antioxidante evaluada sobre los extractos de los compuestos fenólicos varió por efecto del sitio de cultivo ($p < 0,05$), siendo menor bajo INV, cuya $IC50_{fenol}$ fue 4269,3 μg del extracto/mL de solución, valor superior a los 1825,1 encontrados en CA (Figura 4-6). No se detectaron variaciones entre momentos de cosecha ni tampoco interacción entre los factores ($p > 0,05$). Los promedios de $IC50_{fenol}$ fueron 1901, 2622,1, 4734,1 y 2931,6 μg del extracto/mL de solución para cada cosecha (C1 a C4), respectivamente.

El contenido de antocianinas varió entre lugares de cultivo ($p < 0,01$) y temporadas de cosecha ($p < 0,05$), no encontrando interacción entre ambos ($p > 0,05$). Las fresas del INV tuvieron 32 % más de antocianinas alcanzando en promedio 0,45 mg de equivalentes de P-3-g/100 g fruta seca, frente a 0,34 cuantificados en CA. El mayor contenido se registró en C3 con 0,47, seguido en su orden de C1, C4 y C2 con 0,37, 0,35 y 0,37 mg de equivalentes de P-3-g/100 g fruta seca (Figura 4-6).

La capacidad antioxidante evaluada sobre los extractos antociánicos, no varió entre ambientes ($p > 0,05$), pero si entre épocas de recolección ($p < 0,05$), y no se encontró interacción entre ambos factores ($p > 0,05$). La $IC50_{anto}$ en C4 fue menor que en C1, mientras que ambas resultaron similares a C2 y C3 (Figura 4-6).

4.5.5 Influencia del microclima en las características fisicoquímicas de los frutos

Los análisis de correlación entre las variables fisicoquímicas de las fresas y cada factor micrometeorológico medido (Ta, HRa, PAR), se presentan en la Tabla 4-1. Los resultados de las regresiones lineales múltiples entre cada atributo evaluado en los frutos con las variables ambientales que en conjunto resultaron explicativas, se encuentran en la Tabla 4-2.

La radiación PAR fue el factor micrometeorológico que mostró correlación con el peso fresco y seco de los frutos ($r \approx 0,4^{***}$), indicando que el aumento en la irradiancia condujo a un incremento en el tamaño de las fresas (Tabla 4-1). Según los modelos de regresión lineal, entre 40–50 % del peso de los frutos puede ser explicado por el incremento, en conjunto, de Ta, PAR y HRa, teniendo los dos primeros la mayor influencia (Tabla 4-2).

El contenido de agua (CH) tuvo baja correlación con la elevación de Ta ($r \approx 0,2^{***}$) y el descenso en PAR ($r \approx -0,2^{***}$) (Tabla 4-1) y el modelo de regresión lineal múltiple obtenido,

mostró muy bajo coeficiente ($R^2 < 0,1^{***}$) (Tabla 4-2). La firmeza aumentó marcadamente con el descenso de T_a ($r \approx -0,7^{***}$) y con el incremento en PAR ($r \approx 0,7^{***}$), mientras que su relación con HRa fue moderada ($r \approx 0,4^{***}$) (Tabla 4-1). Los cambios en la firmeza fueron explicados en un 50 % ($R^2 = 0,5^{***}$) (Tabla 4-2), por las variaciones de los tres factores microclimáticos en conjunto, encontrando fresas más firmes ante el descenso en T_a y HRa y el aumento en PAR, teniendo el primero la mayor influencia.

La luminosidad (L^*) mostró una correlación baja con T_a y con PAR, tendiendo al aumento ante temperaturas más bajas ($r \approx -0,2^{***}$) y radiación alta ($r \approx 0,3^{***}$) (Tabla 4-1); el comportamiento de esta variable no fue explicado satisfactoriamente por los factores microclimáticos evaluados ($R^2 = 0,1^{***}$) (Tabla 4-2), pese a contar con significancia estadística, sugiriendo que la tendencia de la brillantez de las fresas es aumentar ante mayor exposición a la PAR y menor HRa. La PAR fue el factor que mayor correlación tuvo con la saturación del color (C^*) ($r \approx 0,4^{***}$) (Tabla 4-1), siendo más intenso ante mayor irradiancia; con T_a presentó baja correlación negativa ($r \approx -0,1$). Cerca del 30 % de la varianza en C^* fue explicado por el efecto conjunto de las tres variables microclimáticas ($R^2 = 0,27^{***}$) (Tabla 4-2), indicando que las fresas tuvieron un color más intenso en condiciones de aumento en los tres factores, aunque la respuesta fue debida principalmente a la PAR (100 % de importancia). La tonalidad roja de los frutos presentó bajas correlaciones con las variables ambientales; frutos menos rojos se presentaron ante mayor exposición a la PAR ($r \approx 0,2^{**}$) y menor HRa ($r \approx -0,1^*$) (Tabla 4-1); tan solo 10 % de los cambios en el color rojo fueron explicados por las variaciones del conjunto de condiciones micrometeorológicas ($R^2 = 0,1^{***}$; Tabla 4-2).

El contenido de SST tuvo baja correlación con T_a y con HRa ($r \approx -0,2^*$) (Tabla 4-1), disminuyendo ante el aumento de ambos, mientras que incrementó marcadamente con la PAR ($r \approx 0,4^{***}$). Según la regresión múltiple, la cantidad de azúcares totales fue explicado en un 34 % por los cambios tanto en HRa y PAR siendo esta última la más influyente (Tabla 4-2). El incremento en ATT estuvo relacionado con el aumento en T_a ($r \approx 0,5^{***}$), así como con la disminución en HRa ($r \approx -0,6^{***}$) y en PAR ($r \approx -0,3^{***}$) (Tabla 4-1); los resultados del análisis de regresión evidenciaron que las variaciones tanto en T_a como en PAR explicaron el 40 % de los cambios en la ATT (Tabla 4-2).

Tabla 4-1: Correlaciones de Pearson y de Spearman entre características fisicoquímicas de los frutos y variables micrometeorológicas, en fresas 'Monterey' establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

		Ta	HRa	PAR
Peso fresco	Pearson	-0,02	-0,01	0,38 ***
	Spearman	-0,01	-0,01	0,3 ***
Peso seco	Pearson	-0,11	0,04	0,43 ***
	Spearman	-0,07	0,05	0,33 ***
CH	Pearson	0,15*	0,01	-0,13 *
	Spearman	0,24 ***	-0,03	-0,19 ***
Firmeza	Pearson	-0,62 ***	0,33 ***	0,66 ***
	Spearman	-0,68 ***	0,36 ***	0,72 ***
L*	Pearson	-0,22 ***	0,06	0,31 ***
	Spearman	-0,22 ***	0,06	0,34 ***
C*	Pearson	-0,13 *	0,01	0,4 ***
	Spearman	-0,12	-0,03	0,36 ***
h	Pearson	0,02	-0,09	0,18 **
	Spearman	0	-0,14 *	0,15 *
SST	Pearson	-0,08	-0,19 *	0,42 ***
	Spearman	-0,16 *	-0,19 *	0,4 ***
ATT	Pearson	0,53 ***	-0,58 ***	-0,2 *
	Spearman	0,47 ***	-0,6 ***	-0,33 ***
SST/ATT	Pearson	-0,59 ***	0,37 ***	0,61 ***
	Spearman	-0,6 ***	0,41 ***	0,66 ***
Ac. Asc.	Pearson	0,52 **	-0,37	-0,5 *
	Spearman	0,61 ***	-0,47*	-0,62***
Fenólicos totales	Pearson	-0,4 *	0,4 *	0,27
	Spearman	-0,45 **	0,48 **	0,42 **
IC50_{fenol}	Pearson	0,34 *	-0,19	-0,39 *
	Spearman	0,34 *	-0,11	-0,34 *
Antocianinas	Pearson	0,53 ***	-0,29	-0,52 ***
	Spearman	0,59 ***	-0,3	-0,6 ***
IC50_{anto}	Pearson	0,05	-0,04	0,17
	Spearman	0,11	-0,11	0,16

Los valores presentados corresponden al r de cada prueba y a la probabilidad $p > 0,05$ (), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). CH: contenido de humedad; L*: luminosidad de la piel del fruto; C*: saturación del color de la piel del fruto; h: matiz de la piel del fruto; SST: sólidos solubles totales; ATT: acidez total titulable; Ac. asc: ácido ascórbico; IC50: concentración inhibitoria 50; Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa; PAR: radiación fotosintéticamente activa.

Tabla 4-2: Modelos de regresión lineal múltiple entre características fisicoquímicas de los frutos y variables micrometeorológicas, en fresas ‘Monterey’ establecidas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

Regresión		Estimado	Error estándar	p-valor ¹	R ² ajustado	Importancia (%)	p-valor modelo ¹
Peso fresco ~	Ta	10,85	0,98	***	0,46	55,3	***
	HRa	1,1	0,15	***		0	
	PAR	0,16	0,01	***		100	
Peso seco ~	Ta	0,86	0,1	***	0,4	45,6	***
	HRa	0,08	0,02	***		0	
	PAR	0,01	0,001	***		100	
CH ~	Ta	1,12	0,27	***	0,06	100	***
	HRa	0,21	0,06	***		99,2	
Firmeza ~	Ta	-1,29	0,24	***	0,5	100	***
	HRa	-0,15	0,04	***		48,1	
	PAR	0,008	0,003	**		0	
L* ~	HRa	-0,05	0,04		0,1	100	***
	PAR	0,02	0,003	***		93,9	
C* ~	Ta	3,60	0,71	***	0,27	41,1	***
	HRa	0,28	0,11	*		0	
	PAR	0,07	0,01	***		100	
h ~	Ta	1,01	0,24	***	0,1	54,9	***
	PAR	0,02	0,004	***		100	
SST ~	HRa	-0,18	0,03	***	0,34	19,9	***
	PAR	0,02	0,002	***		100	
ATT ~	Ta	0,13	0,01	***	0,4	100	***
	PAR	0,001	0	***		94,7	
SST/ATT ~	Ta	-1,56	0,56	**	0,4	100	***
	PAR	0,02	0,01	*		73	
Ac. asc. ~	Ta	17,89	6,31	**	0,23	100	***
Fenólicos ~	HRa	0,126	0,05	*	0,14	100	**
IC50 _{enol} ~	PAR	-28,4	11	*	0,13	100	**
Antocianinas ~	Ta	0,11	0,03	***	0,31	100	***
IC50 _{anto} ~	Ta	35,4	15,6	*	0,09	68,8	
	HRa	3,56	2,42			0	
	PAR	0,46	0,17	*		100	

¹ p>0,05 (), p<0,05 (*), p<0,01 (**), y p<0,001(***)

CH: contenido de humedad; L*: luminosidad de la piel del fruto; C*: saturación del color de la piel del fruto; h: matiz de la piel del fruto; SST: sólidos solubles totales; ATT: acidez total titulable; Ac. asc: ácido ascórbico; IC50: concentración inhibitoria 50; Ta: temperatura del aire; HRa: humedad relativa; PAR: radiación fotosintéticamente activa.

El índice de dulzor (SST/ATT) fue mayor ante el descenso en T_a ($r \approx -0,6^{***}$), y el incremento en HRa ($r \approx 0,4^{***}$) y en PAR ($r \approx 0,7^{***}$) (Tabla 4-1) y el efecto combinado de T_a y PAR explicó cerca del 40 % de las variaciones en este índice ($R^2 \approx 0,4^{***}$) (Tabla 4-2). El ácido ascórbico incrementó a mayor T_a ($r \approx 0,6^{***}$), y menor HRa ($r \approx -0,5^*$) y PAR ($r \approx -0,6^{***}$) (Tabla 4-1), sin embargo, los factores físicos del ambiente operando en conjunto, explicaron tan solo el 20% de las variaciones en este ácido orgánico ($R^2 = 0,2^{***}$), siendo T_a el factor más importante (Tabla 4-2).

El contenido de compuestos fenólicos totales respondió de manera positiva al descenso en T_a ($r \approx -0,4^{**}$) y al incremento en PAR ($r \approx 0,4^{**}$) (Tabla 4-1); el análisis de regresión mostró un bajo efecto conjunto de los factores microclimáticos medidos ($R^2 = 0,14^{**}$) (Tabla 4-2). La $IC50_{\text{fenol}}$ tuvo mayor valor, que demuestra menor capacidad antioxidante, en los frutos producidos en alta temperatura ($r \approx 0,3^*$) y baja PAR ($r \approx -0,4^*$) (Tabla 4-2), sin embargo, los factores microclimáticos aunados, no explicaron suficientemente dicha capacidad ($R^2 = 0,13^{**}$) (Tabla 4-2).

Los pigmentos antociánicos aumentaron bajo alta temperatura ($r \approx 0,6^{***}$) y disminuyeron ante mayor PAR ($r \approx -0,6^{***}$) (Tabla 4-1). El efecto de T_a sobre el contenido de antocianinas explicó cerca del 30 % de su variación ($R^2 = 0,31^{***}$) (Tabla 4-2). No se encontró correlación alguna de la capacidad antioxidante medida sobre los extractos antociánicos ($IC50_{\text{anto}}$) con los factores micrometeorológicos medidos (Tablas 4-1 y 4-2).

4.5.6 Relaciones entre las características fisicoquímicas de los frutos

En las Tablas 4-3 y 4-4 se presentan los coeficientes de correlación de Pearson y de Spearman y la significancia de los modelos, obtenidos al comparar las parejas de variables correspondientes a los atributos fisicoquímicos de las fresas. Algunas relaciones presentaron altos coeficientes de correlación ($r \geq 0,7$) y significancia estadística ($p \leq 0,05$).

El peso fresco y seco de los frutos tuvieron estrecha correspondencia y ambos mostraron correlaciones positivas con el contenido de azúcares totales (SST), con la intensidad del color (C^*) y con la tonalidad menos rojiza de la piel (h). Para el contenido de agua (CH) no se evidenciaron correlaciones con las demás variables.

Tabla 4-3: Correlaciones de Pearson entre características fisicoquímicas de las fresas 'Monterey' cosechadas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

	PF	PS	CH	N	L*	C*	h	SST	ATT	SST/ ATT	Ac. asc.	FT	IC50 fenol	AMT
PF	-													
PS	1 ***	-												
CH	0,3	0,2	-											
N	0,3	0,4	-0,6	-										
L*	0,4	0,4	-0,2	0,6	-									
C*	0,9 ***	0,9 ***	0,1	0,5	0,7 *	-								
h	0,8 ***	0,8 ***	-0,1	0,3	0,4	0,8 *	-							
SST	0,7 *	0,8 *	-0,3	0,5	0,7 *	0,8 *	0,7	-						
ATT	0,4	0,3	0,4	-0,4	0,1	0,3	0,4	0,5	-					
SST/ ATT	0,3	0,4	-0,6	0,9 **	0,6	0,5	0,3	0,5	-0,5	-				
Ac. asc.	-0,2	-0,3	0,3	-0,8 **	-0,8 *	-0,5	0	-0,4	0,4	-0,8 *	-			
FT	0	0	0	0,5	0,2	0	-0,2	0	-0,3	0,3	-0,6	-		
IC50 fenol	-0,4	-0,4	0	-0,8 *	-0,6	-0,5	-0,4	-0,5	0	-0,6	0,6	-0,7 *	-	
AMT	-0,2	-0,3	0,6	-0,9 **	-0,5	-0,4	-0,4	-0,4	0,3	-0,7	0,7	-0,6	0,9 **	-
IC50 anto	0,8 *	0,8 *	0,3	0,1	0,6	0,8 *	0,6	0,7	0,4	0,3	-0,3	-0,3	-0,1	0

Los valores presentados corresponden al coeficiente de correlación r y a la probabilidad del modelo $p > 0,05$ (\emptyset), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). PF: peso fresco; PS: peso seco; CH: contenido de humedad; N: firmeza; L*: luminosidad de la piel; C*: saturación del color de la piel; h: matiz de la piel del fruto; SST: sólidos solubles totales; ATT: acidez total titulable; SST/ATT: índice de dulzor o de madurez; Ac. asc.: ácido ascórbico; FT: compuestos fenólicos totales; IC50: concentración inhibitoria 50 determinada sobre los extractos fenólicos (IC50_{fenol}) y antocianínicos (IC50_{anto}); AMT: antocianinas monoméricas totales.

Tabla 4-4: Correlaciones de Spearman entre características fisicoquímicas de fresas ‘Monterey’ cosechadas en campo abierto y bajo invernadero en Cajicá, Colombia.

	PF	PS	CH	N	L*	C*	H	SST	ATT	SST/ ATT	Ac. asc.	FT	IC50 fenol	AMT
PF	-													
PS	0,9 ***	-												
CH	0,3	0,3	-											
N	0,4	0,4	-0,5	-										
L*	0,5	0,5	-0,2	0,6	-									
C*	0,8 *	0,8 *	0	0,5	0,8 *	-								
h	0,8 **	0,7	0	0,2	0,3	0,6	-							
SST	0,6	0,6	-0,4	0,6	0,8 *	0,7	0,6	-						
ATT	0,2	0	0,2	-0,6	-0,3	0	0,2	0	-					
SST/ ATT	0,3	0,4	-0,5	0,9 ***	0,5	0,4	0,2	0,6	-0,7 *	-				
Ac. asc.	-0,3	-0,4	0,3	-0,9 **	-0,7 *	-0,5	0	-0,4	0,8 *	-0,9 **	-			
FT	0,1	0	0	0,5	0,1	-0,1	0	-0,2	-0,5	0,3	-0,4	-		
IC50 fenol	-0,4	-0,4	0,4	-0,9 ***	-0,8	-0,6	-0,2	-0,5	0,6	-0,8 *	0,9 **	-0,6	-	
AMT	-0,3	-0,3	0,4	-0,7 *	-0,5	-0,5	-0,4	-0,3	0,5	-0,6	0,6	-0,5	0,9 **	-
IC50 anto	0,7	0,7 *	0,3	0,2	0,6	0,7 *	0,5	0,6	0	0,2	-0,3	-0,4	-0,2	-0,1

Los valores presentados corresponden al coeficiente de correlación r y a la probabilidad del modelo $p > 0,05$ (\emptyset), $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) y $p < 0,001$ (***). PF: peso fresco; PS: peso seco; CH: contenido de humedad; N: firmeza; L*: luminosidad de la piel; C*: saturación del color de la piel; h: matiz de la piel del fruto; SST: sólidos solubles totales; ATT: acidez total titulable; SST/ATT: índice de dulzor o de madurez; Ac. asc.: ácido ascórbico; FT: compuestos fenólicos totales; IC50: concentración inhibitoria 50 determinada sobre los extractos fenólicos (IC50_{fenol}) y antocianicos (IC50_{anto}); AMT: antocianinas monoméricas totales.

Las fresas que mostraron una coloración más intensa en su piel (C^*), fueron también las más brillantes (L^*) y con menor tonalidad roja, representada por mayores valores de h . Las variables L^* y C^* mostraron concordancia con el aumento en los SST .

La firmeza de las fresas aumentó con el incremento en la capacidad antioxidante derivada de los compuestos fenólicos ($IC50_{fenol}$). Mostró una relación positiva con el índice de dulzor (SST/ATT) y negativa con el contenido de ácido ascórbico y de antocianinas. Se encontró una correspondencia positiva entre la acidez de los frutos (ATT) y el contenido de ácido ascórbico, mientras que el índice de dulzor (SST/ATT) decreció ante el aumento de ambos.

Los compuestos fenólicos totales estuvieron correlacionados con la capacidad antioxidante derivada de los extractos fenólicos ($IC50_{fenol}$), ya que, a mayor cantidad de este tipo de sustancias la $IC50_{fenol}$ fue menor, indicando un aumento en su capacidad antioxidante. No se encontró relación entre el contenido de fenólicos totales y las antocianinas, ni entre éstas con su respectiva capacidad antioxidante ($IC50_{anto}$), pero si con la $IC50_{fenol}$, siendo positiva; no hubo relación entre la capacidad antioxidante medida sobre los extractos fenólicos y los antociánicos. No se evidenció correspondencia entre la coloración roja de los frutos (h) o la intensidad del color (C^*) con el contenido de antocianinas. Aunque no se encontró correlación entre el tamaño de los frutos y la cantidad de antocianinas, los frutos de mayor peso tendieron a menor capacidad antioxidante ($IC50_{anto}$) derivada de éstas. Los frutos que presentaron mayor contenido de ácido ascórbico tuvieron menor concentración de compuestos fenólicos y consecuentemente, su correlación con la capacidad antioxidante derivada de este tipo de compuestos ($IC50_{fenol}$) fue negativa.

4.6 Discusión

Los resultados obtenidos en esta investigación confirman que la fresa es un cultivo susceptible a las variaciones microclimáticas y que su respuesta ecofisiológica y agronómica está influenciada por las condiciones de cultivo. Dichas condiciones, así como la temporada de cosecha dentro de la estación de producción, influyeron sobre la mayoría de los atributos fisicoquímicos estudiados. Pese a que en el trópico la variación microclimática no es tan extrema durante el año y a que la diferencia entre el interior y

exterior del invernadero utilizado redujo en 27 % la PAR, aumentó en 2 °C la Ta y disminuyó la HRa en 7 %, la calidad de las fresas resultó influenciada por estos factores.

Algunas características mostraron mayor correlación con cada una de las variables micrometeorológicas medidas, siendo Ta y PAR las más influyentes. Así mismo, los cambios en varios atributos fueron parcialmente explicados por los factores microclimáticos operando en conjunto, condiciones que estuvieron asociadas a temporadas de cosecha particulares o a un ambiente de cultivo determinado.

4.6.1 Fenología

La temperatura es reconocida como el principal factor que influye en la variación de la fenología (Parra-Coronado et al., 2014). El aumento de 2 °C en la Ta media diaria bajo INV probablemente aceleró el desarrollo fenológico de las fresas 'Monterey', resultando 2 días más corto en comparación a CA desde el botón floral hasta la cosecha del fruto maduro, según el seguimiento de estructuras reproductivas marcadas. La precocidad bajo INV también se evidenció en el adelanto de 5-7 días en el inicio de la cosecha del cultivo. Estos resultados coinciden con Krüger et al. (2012), quienes encontraron que el decrecimiento de 2 °C en Ta, que se presentó entre localidades ubicadas en diferentes latitudes, ocasionó que el periodo desde antesis hasta cosecha de la fresa se alargara 5,2 días en las zonas más frías. Igualmente, Le Mière et al. (1998) encontraron que un aumento en 1 °C aceleraba en 3 días la primera cosecha en plantas de fresa 'Elsanta'. Fan et al. (2017) también reportaron para fresa bajo cubierta plástica una aceleración de la producción de fruta de 8-10 días, en comparación a cultivos sin cubierta. La precocidad en fresa, que ha sido atribuida al efecto de la temperatura, ha sido estudiada bajo condiciones controladas, encontrando que el aumento de los regímenes de temperatura diurna/nocturna disminuyen el número de días desde antesis hasta maduración de los frutos (Ledesma et al., 2008). Igualmente, Krüger et al. (2012), encontraron que la duración del desarrollo de las fresas correlacionó negativamente con la temperatura media de localidades distribuidas en diferentes latitudes. En el mismo sentido, Palencia et al. (2013) obtuvieron una alta correlación directa de la temperatura del aire en diferentes zonas de cultivo con la producción de fresa tanto temprana como total.

El menor tiempo para alcanzar la cosecha de los frutos producidos bajo invernadero pudo deberse a una aceleración en el desarrollo del color de la epidermis por el aumento en la

temperatura diurna bajo el ambiente protegido. El principal criterio para determinar la madurez de cosecha de las fresas es el grado de coloración roja de la piel (ICONTEC, 1997), que resulta de la acumulación de antocianinas, que usualmente ocurre primero en los aquenios, seguido de la epidermis del fruto y finalmente en la pulpa (Kim et al., 2015). Se ha encontrado que el aumento en la temperatura incrementa la cantidad de antocianinas en los frutos, como lo reportaron Wang y Zheng (2001) en fresas mantenidas en cámaras de crecimiento con diferente régimen de temperatura diurna/nocturna entre 18-30 °C. Sin embargo, bajo regímenes de 35/20 °C, Ikeda et al. (2009) obtuvieron un decrecimiento en la cantidad de pigmentos antociánicos, mientras que Sun et al. (2012) no encontraron diferencias entre las fresas provenientes de plantas mantenidas entre 20-25 °C.

Por otra parte, se ha comprobado que el estrés hídrico y el déficit de irrigación conducen a la maduración precoz de las fresas y afecta la productividad (Grant et al., 2010; Li et al., 2010; Martínez-Ferri et al., 2016). El estrés hídrico puede darse bajo cubierta cuando las altas temperaturas que incrementan la capacidad del aire para absorber vapor de agua generan una alta demanda de evapotranspiración que puede disminuir las reservas del suelo o sustrato, limitando la absorción por las raíces de las plantas (Palencia et al., 2013). En el presente estudio, bajo invernadero pudieron presentarse situaciones temporales de déficit hídrico, que se soportan en una menor humedad volumétrica del sustrato de cultivo medida antes de efectuar los riegos, mayor evapotranspiración acumulada, menor contenido relativo de agua en las hojas y menor potencial hídrico foliar especialmente al medio día, resultados que son tratados con detalle en el siguiente capítulo sobre relaciones hídricas. Estas condiciones pudieron influir en la precocidad observada en la maduración de las fresas cultivadas bajo invernadero.

4.6.2 Rendimiento y tamaño de los frutos

El rendimiento en las plantas de CA resultó 20 % superior al de INV, coincidiendo con otros reportes de mayor productividad de la fresa a libre exposición (Tongtraibhop et al., 2009; Josuttis et al., 2010) y contrastando con otras investigaciones que han encontrado mayor producción por planta en fresas cultivadas bajo estructuras protegidas (Kadir et al., 2006a; Salame et al., 2008; Kumar et al. 2011; Grijalba et al., 2015; Fan et al., 2017). Otros autores

señalan que el rendimiento ha dependido de las condiciones climáticas de las épocas de siembra, siendo superior a libre exposición en las temporadas cálidas y bajo túneles en las estaciones lluviosas (Singh et al., 2012).

El rendimiento en fresa depende de varios caracteres como el número de flores, de inflorescencias, de flores/inflorescencia, de frutos y de su tamaño (Hancock, 1999). Estudios han señalado que el mayor rendimiento de la fresa ha tenido correlación positiva con el peso promedio del fruto (Kadir et al., 2006a; Salame et al., 2008), con el número de flores y/o de frutos (Kadir et al., 2006a; Singh et al., 2012) o con el número de frutos de mayor tamaño (Kumar et al., 2011; Grijalba et al., 2015). No se encontraron mayores diferencias en el número de frutos cosechados en ambos ambientes de cultivo, lo que coincide con Grijalba et al. (2015) quienes también evaluaron 'Monterey' en la misma zona geográfica que este estudio. Así, el incremento en el rendimiento obtenido en CA puede relacionarse con el mayor tamaño individual de los frutos, que fue 25 % superior según el seguimiento de la producción de 160 plantas por ambiente que se realizó durante 6 meses, además la cantidad de fruta que fue clasificada en la categoría comercial Extra fue 6 veces superior a la obtenida bajo invernadero. El peso fresco y seco de los frutos que fueron muestreados durante las cuatro temporadas de cosecha fue 9 y 13,5 % superior en CA. El mayor peso de las fresas en este último ambiente se debió al aumento en biomasa, ya que el contenido de humedad fue similar en ambas condiciones de cultivo.

Según el análisis de regresión múltiple, en las condiciones del experimento el peso fresco y seco de los frutos fue explicado, en un 50 %, por el aumento simultáneo en T_a y PAR, teniendo esta última la mayor importancia. Las diferencias encontradas en el peso de los frutos entre las épocas de cosecha pudieron deberse al efecto de dichos factores micrometeorológicos, ya que en la temporada de mayor PAR y T_a (C1: finales de enero a principios de febrero), se cosecharon los frutos de mayor tamaño en ambos escenarios de cultivo.

Esto coincide parcialmente con Palencia et al. (2013), quienes, en una zona subtropical, obtuvieron relaciones cuadráticas con T_a y con PAR, estimulando la producción de fresa al inicio de la temporada de cosecha y disminuyéndola al entrar el verano. En contraste, Hoppula y Karhu (2005), en zona templada y Agüero et al. (2015) en el subtrópico, encontraron que el porcentaje de masa seca y el peso fresco de las fresas estuvieron correlacionados negativamente con la temperatura.

Una mayor exposición de las plantas a la PAR en CA pudo favorecer el aumento del tamaño de los frutos. En este ambiente las plantas 'Monterey' tuvieron mayor tasa de fotosíntesis neta (A_n) que bajo INV, que correlacionó positivamente con la PAR (Capítulo 2). Ante similar área foliar en la etapa de fructificación y el mismo número de frutos por planta que se presentó en los dos ambientes, el mayor tamaño de las fresas cosechadas en CA pudo deberse a una mayor producción de fotoasimilados que potencialmente pudieron ser translocados hacia los frutos en desarrollo (Le Mière et al., 1998). Con ello, las fresas en CA acumularon mayor biomasa y mayor contenido de azúcares (SST), características que tuvieron correlación directa entre sí. Kruger et al. (2012) también encontraron correlación positiva entre la materia seca de las fresas y los SST con la radiación PAR.

El incremento en el tamaño de los frutos en CA también pudo estar influenciado por su mayor tiempo de desarrollo. Una tasa de crecimiento y maduración del fruto más baja debido a un ambiente con temperatura más moderada pudo facilitar un mayor periodo para la producción y transporte de asimilados que condujeron al mejor llenado de los frutos (Le Mière et al., 1998; Josuttis et al., 2012; Grijalba et al., 2015).

Hancock (2020) señala que la alta temperatura afecta negativamente el tamaño de la fresa, especialmente porque tiene alta tasa de respiración, alta relación superficie/volumen y cutícula delgada. En la respiración aeróbica de los productos vegetales frescos se produce la oxidación de los azúcares y los ácidos orgánicos a moléculas más simples como el CO₂ y el agua y dicho proceso causa senescencia, pérdida de la firmeza y disminución de la biomasa, además de la pérdida de agua por transpiración (Jalali et al., 2020). En fresa se ha evidenciado que la pérdida de la biomasa debida a la respiración de los frutos, minimizando la transpiración, fue del 4,6 %, medida a 10 °C y 60 % de HRa (Jalali et al., 2020). Barrios et al. (2014), encontraron que la temperatura tuvo mayor impacto en la tasa de respiración de las fresas que la concentración de O₂ y CO₂ en la atmósfera circundante a los frutos, con una disminución entre 72–82 % en dicha tasa cuando la temperatura disminuyó de 23 a 10 °C. Considerando lo anterior, es probable que las menores temperaturas diurnas que se presentaron durante el día en CA, cuya diferencia fue hasta de 4 °C con el interior del INV, hubiesen conducido a menores tasas de respiración, que pudieron influir sobre la mayor biomasa de las fresas en este ambiente.

Dentro de los componentes del rendimiento en fresa, el número de frutos cosechados tiene relación directa con el número de flores (Grijalba et al., 2015). El número acumulado de flores producidas por planta de 'Monterey' desde el trasplante hasta los 315 DDS fue similar siendo $132,7 \pm 20,83$ en CA y $142,6 \pm 17,14$ bajo INV. La diferencia de 2 °C en la temperatura promedio y de 4 °C en la máxima entre INV y CA, con promedios de 16,1 y 14,5 °C, al parecer no tuvieron un efecto sobre la inducción floral. Numerosas investigaciones han reportado para diversos cultivares de fresa mantenidos en cámaras controladas de crecimiento, que el número de flores y de frutos disminuye conforme incrementa la temperatura del aire, especialmente por encima de 25–30 °C (Kadir et al., 2006a; Sønsteby y Heide, 2006; Ledesma et al., 2008; Sun et al., 2012).

Varios estudios realizados sobre diferentes cultivares sometidos en cámaras de crecimiento a diferentes niveles de temperatura controlada y constante, en un rango entre 15-35 °C, coinciden en afirmar que un aumento hasta 20-25 °C incrementa el número de plantas que florecen y el número de flores y de frutos, pero alrededor de 30 °C disminuye la inducción floral, aumenta la mortalidad de las flores y disminuye el número y el peso de frutos (Wang y Camp, 2000; Kadir et al., 2006b; Ikeda et al., 2009; MacKenzie et al., 2011; Sun et al., 2012). Las afectaciones de las altas temperaturas sobre la formación de los frutos de fresa han sido atribuidas al menor porcentaje de aquenios cuajados, debido a una menor germinación del polen, con la consecuente reducción en la elongación de las células del receptáculo floral ante la menor producción de auxinas, que reduce el tamaño de los frutos (Ledesma et al., 2008; Ledesma y Kawabata, 2016). Esta situación pudo haber influido en los resultados sobre el menor tamaño de las fresas bajo INV obtenido en esta investigación.

Respecto al efecto de las temporadas de cosecha sobre el tamaño de los frutos se observó, en ambos ambientes de cultivo, una disminución en el peso fresco y seco conforme avanzó la estación de producción. El aumento progresivo en el número de estructuras vegetativas y reproductivas en formación a medida que aumenta la edad de la planta genera mayor competencia entre los vertederos (Kadir et al. 2006b), disminuyendo el tamaño de los frutos, a pesar de que éstos sean los más competitivos, acumulando entre el 20-40 % del peso seco total de la planta (Hancock, 1999). Al respecto, Agüero et al. (2015), encontraron una correlación negativa entre la relación vertedero/fuente, determinada por el cociente número de frutos/número de hojas, señalando que la competencia entre los

frutos causa en la disminución de su tamaño. Al respecto, en los sistemas de producción anual de fresa es típico que los frutos más grandes y de la mayor calidad comercial provengan de las primeras flores que se forman y que se presenten al inicio de la estación de producción (Gude et al., 2018).

El rendimiento y el peso fresco de los frutos de 'Monterey' obtenidos en el presente estudio, se encuentran dentro de los rangos mencionados en la literatura para la variedad. La producción por planta durante los seis primeros meses de producción fue 749,77 y 602,62 g/planta, con tamaños promedio de fruto de 15,91 y 11,95 g, para CA e INV, respectivamente. Otros trabajos han reportado para 'Monterey' durante 4-5 meses de producción una cosecha de 0,3–0,4 kg/planta con un tamaño de fruto comercializable entre 7,5-10,5 g (Gude et al., 2018), así como rendimientos hasta $1147,8 \pm 205,7$ g/0,5 m⁻² (Chaves et al., 2017). Por su parte, Grijalba et al. (2015) mencionan un peso promedio de 6,83 g/fruto, con rendimiento acumulado durante 54 semanas de cosecha de 2859,63 g/planta.

4.6.3 Firmeza

El color y la firmeza son los principales atributos relacionados con la apariencia visual de las fresas para su aceptación por los consumidores (Velickova et al., 2013). La pérdida de la firmeza en los frutos de fresa durante su maduración es el principal factor que determina su calidad y vida en poscosecha (Parvez y Wani, 2018). La firmeza responde a la composición de los carbohidratos estructurales de las paredes celulares, que en fresa están compuestas en un 60 % por pectinas y homogalacturonanos (Langer et al., 2018), y a las propiedades físicas de los tejidos, cuyas células, en esta especie, continúan incrementando en volumen durante la maduración (Parvez y Wani, 2018). En general, la pérdida de la firmeza en las fresas incrementa debido a la degradación de los componentes de las paredes celulares, principalmente de la lámina media de las células del parénquima cortical (Velickova et al., 2013), cambios que están asociados al aumento en la respiración y al estado de madurez de los frutos, mediante la acción coordinada de enzimas involucradas en la depolimerización y solubilización de las pectinas como poligalacturonasas, pectato liasas, β -galactosidasas y arabinofuranosidasas (Pradas et al. 2015; Langer et al., 2018).

En esta investigación las fresas 'Monterey' del CA presentaron mayor firmeza, similar a lo reportado por Hoppula y Karhu (2006), y contrastante con Fan et al. (2017) quienes encontraron fresas más firmes bajo cubierta plástica. Estos resultados pueden ser explicados parcialmente por el efecto conjunto de los factores micrometeorológicos. Ante la disminución en Ta y HRa y el incremento en PAR, los frutos fueron más firmes, siendo la temperatura el factor más influyente.

La disminución en la firmeza de las fresas en las condiciones de mayor temperatura también fue encontrada por Hopula y Karhu (2006), a través de correlaciones negativas con la temperatura media de las 2-3 semanas antes de la cosecha. Pyrotis et al. (2012), también evidenciaron una fuerte correlación negativa, donde un incremento de 1 °C disminuyó la firmeza de las frutas entre 0,5–0,7 N. Ikeda et al. (2009) en cámaras de polietileno bajo dos regímenes de temperatura diurna/nocturna (25/20 y 35/20 °C), demostraron que la firmeza de las frutas fue menor bajo el tratamiento de mayor temperatura.

La temperatura puede modificar la composición y la estructura de los polímeros de la pared celular en las fresas, lo que conduce a cambios texturales en los frutos, debidos a variaciones en la expresión de genes relacionados con el reforzamiento de la pared celular que regulan la actividad de enzimas como la pectin-metilesterasa y xiloglucano endo-transglicosilada y con el desensamblaje de las pectinas y el ablandamiento de las fresas (Langer et al., 2018).

Durante esta investigación, la menor firmeza de las fresas se observó para ambos ambientes de cultivo en la temporada C3, época fría, nublada y húmeda. Al respecto, se ha asociado que los excesos en la disponibilidad de agua en el sustrato de cultivo, así como de agua libre sobre la superficie de las frutas, causa su ablandamiento. Para autores como Agüero et al. (2015), la firmeza estuvo inversamente correlacionada con las lluvias y con la temperatura de 3 días antes de la cosecha. Así mismo, Pradas et al. (2015), resaltan que la mayor firmeza se obtuvo en el año más cálido y menos lluvioso. En contraste, para Pyrotis et al. (2012) un aumento en HRa por encima del 75 %, a causa del aumento en la precipitación durante las épocas más cálidas, puede aumentar la firmeza de las fresas y disminuir el ablandamiento causado por las altas temperaturas.

La firmeza de la fresa 'Monterey' correlacionó con una mayor capacidad antioxidante y esta última con un mayor contenido de compuestos fenólicos totales. Resultados similares fueron obtenidos para fresa por Hoppula y Karhu (2006) y Fan et al. (2017), quienes sugieren que una mayor capacidad antioxidante, derivada del contenido de compuestos fenólicos, puede ocasionar un menor deterioro de las paredes celulares, ya que algunas sustancias antioxidantes reducen la acción de fitopatógenos que causan deterioros durante la precosecha y poscosecha, lo que conduce a frutos más firmes. La mayor firmeza de las fresas de CA también podría relacionarse con la abundancia de ciertos compuestos fenólicos que se encontrarían asociados a los componentes de las paredes celulares de la piel; en ciertos cultivares de uva cuya piel presenta paredes celulares engrosadas y frutos firmes, se han encontrado altas cantidades de compuestos fenólicos representados por oligómeros de proantocianidinas enlazados covalentemente con polisacáridos de la pared celular (Apolinar-Valiente et al., 2015).

Por otra parte, Ordidge et al. (2011) y Tsormpatsidis et al. (2011) al evaluar el efecto de cubiertas de polietileno con diferente grado de bloqueo de la radiación UV, señalan que la firmeza de las fresas aumentó bajo aquellas con la mayor transmisión. El UV acelera los cambios de color del fruto, por lo cual, aquellos producidos bajo la cubierta transparente a ésta, alcanzaron el punto de cosecha comercial más pronto que aquellos bajo la cubierta opaca, por lo cual, resultaron más firmes. En esta investigación los frutos producidos en CA fueron más firmes y tuvieron 62 % más de exposición al UV, sin embargo, no fueron precoces, pero si mostraron mayor contenido de compuestos fenólicos; en relación con ello, se ha demostrado que la radiación UV-B incrementa los compuestos fenólicos glicosidados, principalmente flavonoles y ácidos fenólicos (Randriamanana et al., 2015).

4.6.4 Color

La coloración de las fresas hace parte de los criterios de compra de los consumidores, quienes las prefieren de tonalidad completamente roja y color intenso (Velickova et al., 2013) y brillante (Wang et al., 2017).

Las fresas 'Monterey' producidas en CA presentaron mayor brillo (L^*), resultado que contrasta con Hoppula y Karhu (2006), donde los frutos cosechados bajo cubierta fueron más luminosos que aquellos a libre exposición. Sin embargo, pocos trabajos han

comparado el efecto de estos ambientes de cultivo sobre la coloración de los frutos. Aunque en esta investigación se presentó una baja correlación de L^* con los factores micrometeorológicos, fueron significativas sus relaciones, aumentando ante menor T_a y mayor PAR, condiciones predominantes en CA. Así mismo, en las épocas donde se limitó la irradiancia y aumentó la nubosidad, que correspondieron a C2 y C4, especialmente bajo invernadero, y C3 en ambos ambientes de cultivo, se presentaron los frutos más oscuros. En concordancia, Krüger et al. (2012) obtuvieron una correlación negativa de L^* con la máxima temperatura del aire y positiva con PAR, medidas entre 1-2 semanas antes de cosechar. Wang y Camp (2000) señalan que una disminución en la brillantez de las fresas puede deberse a una mayor fluctuación entre la temperatura diurna/nocturna, como lo ocurrido en este estudio bajo INV. Hoppula y Karhu (2006), encontraron una correlación negativa entre L^* y la cantidad de agua de riego suministrada durante 2 semanas previas a la cosecha, lo que sugiere que la opacidad de las fresas bajo INV pudo estar relacionada con condiciones temporales exposición a altas temperaturas y a limitación en la irrigación, que pudieron afectar su nivel de hidratación, no obstante, en el presente estudio no se encontró correlación entre L^* y CH .

Respecto al matiz rojo (h), en esta investigación no se encontraron diferencias entre las condiciones de cultivo, mientras que Hoppula y Karhu (2006) hallaron menores valores de h , es decir, frutos más rojos, bajo la cubierta de polietileno que a libre exposición. El color rojo varió entre temporadas, obteniendo frutos más rojos en C3 y C4 para ambos ambientes y en C2 bajo INV. Aunque h tuvo baja correlación con los factores microclimáticos, se observó una tendencia de aumento de la tonalidad rojiza ante el descenso de PAR y T_a y el aumento en HRa, condiciones microclimáticas de las temporadas mencionadas. Similares hallazgos reportan Krüger et al. (2012) con una correlación positiva entre PAR y h y Pradas et al. (2015) entre T_a y h . Kadir et al. (2006) comprobaron en cámaras de crecimiento con regímenes de 20/15 hasta 40/35 °C, que el aumento en T_a disminuye la tonalidad rojiza de los frutos. Sin embargo, estos resultados contrastan con otros trabajos que obtuvieron fresas más rojas en situaciones de aumento en T_a y en el diferencial entre la temperatura diurna/nocturna (Wang y Camp, 2000; Wang y Zheng, 2001; Hoppula y Karhu, 2006; Krüger et al., 2012), mientras que la tonalidad rojiza de las fresas disminuyó con el incremento en las lluvias (Agüero et al., 2015).

El color rojo en la piel de las fresas se debe a la acumulación de antocianinas (Kim et al., 2015). Sin embargo, en esta investigación no se encontró correlación entre h y la cantidad de estos compuestos, coincidiendo con Ordidge et al. (2011). Las fresas 'Monterey' producidas bajo INV tuvieron mayor contenido de antocianinas, así como coloración más oscura, concordando con Pradas et al. (2015) donde el cultivar de piel más oscura tuvo la mayor concentración P-3-g.

La ausencia de correlación entre la coloración roja y el contenido de antocianinas pudo estar influenciado por los métodos experimentales empleados y por las variaciones en el tamaño de los frutos por efecto de los tratamientos. Las mediciones de h fueron efectuadas sobre la piel de los frutos, mientras que la cantidad total de antocianinas fue determinada sobre extractos obtenidos de frutos totalmente macerados, incluyendo piel, aquenios y pulpa. La mayor concentración de las diversas antocianinas se presenta en la piel de las fresas en comparación a la pulpa (Josuttis et al., 2010), así que, en los frutos de mayor tamaño, que presentan una baja relación superficie/volumen, pudo presentarse un efecto de dilución de sustancias.

La abundancia de P-3-g, antocianina de color rojo, comúnmente se ha relacionado con la coloración de las fresas, cuya intensidad varía, entre los cultivares, desde un rosado suave hasta un profundo color cereza (Hong et al., 2019). Sin embargo, se ha planteado que los cambios en la coloración de las fresas también pueden estar asociados a los efectos de la acidez sobre el color de las antocianinas, ya que según Pradas et al. (2015), un bajo pH vacuolar promueve una coloración naranja-rojiza en este tipo de compuestos. Por otra parte, Hong et al. (2019) señalan que los cambios en la coloración de los frutos de fresa pueden obedecer a variaciones en los perfiles de antocianinas, ya que mientras P-3-g es el principal componente del receptáculo, con cerca del 94 %, la cianidina 3-glucósido, que es de color púrpura, constituye aproximadamente el 90 % del contenido de antocianinas en los aquenios que se encuentran sobre la superficie del fruto.

Las fresas cultivadas en CA mostraron un color más intenso (C^*), que disminuyó con el avance de la estación de cosecha. Otros estudios han encontrado que C^* no se ha visto afectado por el ambiente de cultivo, ya sea bajo cubierta o a libre exposición, pero si por la variedad y por la época de recolección del fruto (Hoppula y Karhu, 2006). El 30 % de la variabilidad observada en C^* estuvo relacionada positivamente con el incremento

simultáneo en Ta, HRa y PAR, siendo esta última el factor más influyente. El efecto positivo de la temperatura sobre la intensidad del color ha sido mencionado por Krüger et al. (2012), quienes señalan que C^* en las fresas crecidas en latitudes más bajas fue más alto que en el norte. Pradas et al. (2015) también mencionan que la fresas con mayor C^* fueron cosechadas en el año más cálido y Wang y Camp (2000) en obtuvieron mayor tonalidad roja en los frutos de plantas sometidas a las mayores diferencias entre la temperatura diurna/nocturna.

Las fresas cosechadas en CA presentaron un color más brillante (L^*) e intenso (C^*) relacionado directamente con el incremento en la PAR, aunque su tono de rojo (h) fue similar a las provenientes de INV. Las condiciones de CA en la zona altoandina donde se realizó el estudio generaron mayor exposición a la PAR y al UV. Respecto al posible efecto de la radiación UV en el color de los frutos, Tsormpatsidis et al. (2011) y Ordidge et al. (2011) para fresas cultivadas bajo cubiertas de polietileno con diversos grados de bloqueo del UV, encontraron mayores valores de C^* , a^* , b^* , h y L^* ante el bajo bloqueo UV, que relacionaron con el incremento en el contenido de antocianinas, flavonoides y compuestos fenólicos.

4.6.5 SST, ATT, relación SST/ATT y ácido ascórbico

Para un buen sabor se requiere un balance entre el dulzor proveniente de los azúcares y la acidez de los ácidos orgánicos, siendo las fresas menos dulces y más ácidas las menos palatables y aceptadas por los consumidores (Velickova et al., 2013; Fotirić et al., 2019). López-Valencia et al. (2018) catalogan a 'Monterey' como una variedad con alto contenido de SST y alta relación de madurez (SST/ATT), que le dan mejor sabor y mayor potencial de uso para consumo en fresco y para la industria alimenticia.

Los principales azúcares presentes en los frutos de fresa son glucosa, fructosa y sacarosa (Fotirić et al., 2019), y se ha demostrado su relación directa con el contenido de SST. Este contenido resultó similar en las fresas 'Monterey' producidas en INV y CA. Algunas investigaciones han encontrado más azúcares en frutos provenientes de condiciones protegidas, como macrotúneles, microtúneles e invernaderos, (Kadir et al., 2006a; Voća et al., 2007; Kumar et al., 2011; Güdüz y Ozdemir, 2014; Fan et al., 2017), mientras otros

señalan mayores *SST* en las fresas cultivadas a libre exposición (Hoppula y Karhu, 2006; Josuttis et al., 2010).

Los *SST* variaron entre temporadas dentro del periodo de cosecha, siendo superiores en los frutos de las primeras recolecciones (C1 y C2), que fueron la de mayor PAR, factor micrometeorológico que resultó ser el más influyente. La alta radiación ha estado relacionada positivamente con un alto contenido de azúcares en las fresas (Hoppula y Karhu, 2006; Akhatou y Fernández-Recamales, 2014b) y se ha evidenciado que las plantas cultivadas bajo sombra presentan una reducción significativa sobre las concentraciones de azúcares (Watson et al., 2002; Tabatabaei et al., 2008). La tasa de fotosíntesis neta (A_n) de las plantas de fresa 'Monterey' correlacionó positivamente con la radiación PAR (Capítulo 1), lo que ocasionaría una mayor producción de fotoasimilados que estarían disponibles para ser translocados hacia los frutos, conduciendo al mayor contenido de azúcares (*SST*) en las temporadas de mayor radiación. La sacarosa que es transportada por el floema desde los órganos fuente hasta los frutos, puede ser hidrolizada en el citosol por reacciones enzimáticas en glucosa y fructosa o puede ser almacenada en la vacuola (Akhatou et al., 2016), de ahí que la glucosa, fructosa y sacarosa sean los azúcares predominantes (96-98 %) reportados en fresa (Fotirić et al., 2019).

Por otra parte, en las primeras etapas de la estación de producción se presentó menor carga de frutos por planta, lo que quizás disminuyó la competencia entre los vertederos, favoreciendo mayor acumulación de azúcares en las fresas de las primeras cosechas (Hancock, 1999). Se ha reportado en fresa que los *SST* disminuyen cuando aumenta el número de frutos con relación al número de hojas por planta (Agüero et al., 2015), aunque los *SST* también puede llegar a aumentar cuando el incremento en la carga de fruta conduce a una reducción en su tamaño que conlleva a la concentración de los azúcares (Hoppula y Karhu, 2006).

Los *SST* correlacionaron inversamente con la temperatura del aire previa a la cosecha, resultado que coincide con otros autores como Hoppula y Karhu (2006) y Krüger et al. (2012). Se ha encontrado que los *SST* y la concentración de sacarosa, glucosa y fructosa disminuyen en los frutos de fresa a medida que aumenta el régimen de temperatura de cultivo, en rangos diurnos/nocturnos entre 18/12-30/22 °C (Wang y Camp, 2000), 25/20-

35/20 °C (Ikeda et al., 2009) y diarios entre 15-22 °C (MacKenzie et al., 2011), mientras que se han mantenido invariables entre 20/15-25/20 °C (Sun et al., 2012).

El incremento en la temperatura diurna bajo el invernadero posiblemente generó un aumento en la respiración de los frutos y, en consecuencia, una disminución en los SST. Se ha observado que la disminución en la tasa de respiración de los frutos de fresa conduce a un retardo en su maduración, lo que se refleja en mayor firmeza, mayor intensidad del color, menor *ATT*, mayor contenido de SST, así como un aplazamiento en la producción de azúcares reductores (glucosa y fructosa) (Velickova et al., 2013). Por otra parte, las altas temperaturas en los frutos de fresa pueden inhibir enzimas como la sacarosa sintasa, que interviene en la producción de sacarosa (Watson et al., 2002).

El contenido de SST en los frutos de 'Monterey' mostró una relación inversa con la humedad relativa, aumentando en las temporadas más secas y disminuyendo en las más húmedas. En contraste, Samykanno et al. (2013) y Agüero et al. (2015), no encontraron variaciones en el contenido de azúcares por efecto de la humedad ambiental o de las lluvias, mientras que las fresas evaluadas por Pradas et al. (2015) presentaron más SST en las temporadas de verano menos cálidas y con mayor lluvia.

El ácido cítrico es el principal ácido orgánico encontrado en las fresas, representando cerca del 88 % de los ácidos orgánicos totales, seguido del ácido málico (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014); ambos están positivamente correlacionados con la *ATT* (Taghavi et al., 2019). Los frutos del invernadero mostraron mayor *ATT*, especialmente en las dos primeras cosechas. Voča et al. (2007) y Fan et al. (2017) también reportaron un incremento en la acidez de las fresas producidas bajo cubierta comparadas con aquellas libremente expuestas, no obstante, para Akhatou y Fernández-Recamales (2014), las fresas de campo abierto presentaron mayor *ATT* debido al aumento del ácido cítrico, mientras que el málico se encontró en mayor cantidad en los frutos bajo cubierta. Para Hoppula y Karhu (2006), Kumar et al. (2011) y Gündüz y Ozdemir (2014), la acidez de las fresas no varió los cultivos protegidos y el campo abierto.

La *ATT* de los frutos tuvo correlación, de manera independiente, con el incremento en T_a y el descenso en HR_a y en PAR , condiciones típicas del ambiente bajo cubierta. Fresas más ácidas han sido cosechadas en las épocas de mayor temperatura en los campos de

cultivo (Agüero et al., 2015), coincidiendo con lo observado para otros frutales como uva, donde las altas temperaturas del mes previo a la cosecha conducen a un bajo pH (Gutiérrez-Gamboa et al., 2019). No obstante, bajo condiciones controladas, ante el aumento en la temperatura, dentro un rango diurno/nocturno constante entre 18/12-30/22 °C (Wang y Camp, 2000) y 25/20-35/20 °C (Ikeda et al., 2009), la acidez de las fresas disminuye a causa del descenso en el ácido cítrico, mientras ocurre un aumento del málico (Wang y Campo, 2000). La reducción en la PAR ocasionó un incremento en *ATT*, situación previamente documentada en fresa a través de correlaciones positivas entre el pH y este factor (Samykanno et al., 2013), así como del aumento en la acidez de los frutos en plantas expuestas al sombrío del 57 % (Awang y Atherton, 1995), no obstante, en otros trabajos no se han detectado variaciones en el contenido de ácido cítrico en fresas bajo sombra del 50 % (Tabatabaei et al., 2008). La correlación negativa que se obtuvo con *HRa*, difiere de otros hallazgos donde el pH ha disminuido con el incremento en la humedad del aire (Samykanno et al., 2013), o la acidez no ha resultado afectada por el aumento en la precipitación (Agüero et al., 2015).

Los ácidos cítrico y málico son producidos principalmente en la mitocondria mediante el ciclo de los ácidos tricarboxílicos (TCA) o ciclo de Krebs, donde el primero juega un papel fundamental tanto en la producción de energía como en la biosíntesis de otros compuestos (Wang et al., 2017). La mayor *ATT* de las fresas bajo invernadero, pudo deberse a la mayor abundancia de ácido cítrico, sugiriendo que el ambiente protegido promovió en mayor medida el ciclo TCA, asociado quizás con una mayor tasa de respiración de los frutos por el aumento en la temperatura del aire (Barrios et al., 2014). Por otra parte, las condiciones de cultivo bajo cubierta pueden generar aumento en la evapotranspiración, conduciendo a un aumento en la conductividad eléctrica en el sustrato y disminución de su humedad volumétrica, encontrando que ambas situaciones ocasionan el aumento del ácido cítrico en las fresas (Akhatou et al., 2016; Grant et al., 2010).

El índice de madurez o de dulzor (*SST/ATT*), fue superior en las fresas cosechadas en CA, situación explicada por la menor acidez (*ATT*), indicando un mejor sabor. En contraste, Kumar et al. (2011), obtuvieron un índice más alto en las fresas sembradas bajo túneles

de polietileno, mientras que Voča et al. (2007) hallaron similar relación entre azúcares totales/ácidos totales al comparar frutos producidos bajo cubierta y a libre exposición.

La relación *SST/ATT* resultó favorecida por la disminución en T_a y el aumento en la PAR, condiciones predominantes en CA. Esto coincide con Pradas et al. (2015) donde los menores índices en fresa se presentaron en el año más cálido debido al aumento en la *ATT* y con Awang y Atherton (1995), Samykanno et al. (2013) y Watson et al. (2002) para quienes la relación *SST/ATT* estuvo negativamente correlacionada con el aumento en la precipitación y la nubosidad, así como con la intensificación del sombrero.

La fresa es considerada uno de los frutos con mayor contenido de ácido ascórbico o vitamina C, reconocido por sus propiedades antioxidantes (Skrovankova et al. 2015), que juega un papel fundamental en la fisiología del estrés en las plantas (Arrigoni y De Tullio, 2002). La tendencia del ácido ascórbico fue similar a la *ATT*, encontrando correlación positiva entre ambos, siendo superior en las fresas producidas bajo invernadero, lo que coincide con Voča et al. (2007) y Singh et al. (2012) evaluando túneles de polietileno en comparación al campo abierto. Sin embargo, en otros trabajos no se han detectado diferencias en el contenido de este ácido por efecto de estos ambientes de cultivo (Josuttis et al., 2010).

El ácido ascórbico respondió, de manera independiente, al incremento en T_a , la disminución en HRa y la reducción en PAR, microclima propio del ambiente bajo invernadero, siendo T_a el factor más influyente. En fresa se han observado mayores niveles en frutas producidas en temperaturas bajas (Wang y Camp, 2000; Josuttis et al., 2012; Pineli et al., 2012), o similar contenido en frutos cosechados en invierno o verano indistintamente (Ferreira et al., 2007). Sin embargo, resultados obtenidos con otras especies coinciden al reportar mayor contenido de este ácido en cerezas (*Prunus avium*) en años cálidos y secos con menor precipitación, que supone condiciones de estrés hídrico durante la formación de los frutos (Correia et al., 2020). Al respecto, Perin et al. (2019a) encontraron un aumento en el ácido ascórbico en fresas sometidas a estrés hídrico moderado, como consecuencia de la sobre expresión de genes relacionados con enzimas involucradas con la ruta de síntesis del ascorbato. Algunas situaciones de limitaciones hídricas temporales pueden presentarse en las plantas de fresa cultivadas bajo cubierta (Martínez-Ferri et al., 2016), sumadas al aumento en T_a y la disminución en HRa que se

presentan con frecuencia en este ambiente, podría estimular la síntesis del ácido ascórbico en los frutos, mostrando mayor cantidad en las frutas bajo INV.

El nivel de ácido ascórbico en las fresas 'Monterey' disminuyó ante una mayor exposición a la PAR, al respecto, Bian et al. (2015) destacan que este ácido está influenciado por la calidad de la luz y que depende de la especie de planta y de las condiciones experimentales, reportando para hortalizas de hoja que su contenido decrece con el incremento de la intensidad lumínica. En contraposición, Josuttis et al. (2012) y Singh et al. (2012) señalan que el sombreamiento afectó negativamente el contenido de este ácido siendo inferior en fresas cosechadas bajo cubierta comparadas con el campo abierto. Acerca de la exposición de los frutos a la radiación UV, Bian et al. (2015), evidencian que esta tiene efectos negativos sobre la biosíntesis y acumulación del ácido ascórbico, mientras que Arrigoni y De Tullio (2002) han encontrado que el nivel de ascorbato incrementa en respuesta a una mayor exposición al UV en ciertas plantas que crecen en campo abierto, por su papel en la fotoprotección.

4.6.6 Compuestos fenólicos, antocianinas y capacidad antioxidante

El contenido de compuestos fenólicos totales fue mayor en las fresas producidas en CA, encontrando mayor capacidad antioxidante, reflejada en una menor $IC50_{fenol}$, con alta correlación entre ellos. Aunque el contenido de antocianinas fue mayor en las fresas bajo INV, no se encontró correlación con su capacidad antioxidante ($IC50_{anto}$). El mayor potencial antioxidante de las fresas del CA puede ser atribuido, además de las antocianinas presentes, a otro tipo de compuestos fenólicos. Al respecto, Josuttis et al. (2012), también hallaron que las fresas cultivadas en climas fríos presentaron menos antocianinas, pero tuvieron una alta capacidad antioxidante, efecto que relacionaron con el contenido de compuestos como taninos, elagitaninos, p-cumaril glucosa, quercetin 3-glucurónido y otros dos desconocidos.

Las antocianinas en la fresa representan cuantitativamente entre 48-50 % del total de los fenólicos, predominando la P-3-g, pelargonidina-3-rutinósido y la cianidina-3-glucósido (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014; Fan et al. 2017); la sumatoria de sus contenidos individuales ha correlacionado muy bien con los análisis de AMT (Chaves et al., 2017).

Además de las antocianinas en fresa se encuentran otras categorías de compuestos fenólicos, como ácidos hidroxicinámicos (25 %), kaempferol, flavonoles, ácido elágico y ácidos benzóicos (Fan et al., 2017). Akhatou y Fernández-Recamales (2014) identificaron y cuantificaron 25 compuestos fenólicos diferentes, donde los flavan-3-oles constituyeron cuantitativamente el 37 % de los fenólicos totales, siendo los principales la procianidina B1, catequina y procianidina B2, seguidos del ácido elágico y sus derivados (50 % de los ácidos fenólicos) y en menor cantidad flavonoles y flavonas con 2,5 y 0,9 %, respectivamente. El aumento en la cantidad de fenólicos totales en los frutos del CA, aparte de las antocianinas, sugiere que en este ambiente se promovió preferencialmente la síntesis de compuestos no flavonoides, mientras que el ambiente bajo INV promovió la síntesis de antocianinas y antocianidinas.

El efecto del ambiente protegido sobre los compuestos fenólicos en frutos de fresa ha sido variable; Fan et al. (2017) encontraron mayor contenido de fenólicos totales y antocianinas, así como superior capacidad antioxidante, en las fresas cultivadas bajo cubierta, mientras que para Gündüz y Özdemir (2014), evaluando la respuesta de 13 genotipos, fue menor bajo un invernadero de vidrio climatizado frente al campo abierto y al macrotúnel. Josuttis et al. (2010) hallaron similar el contenido de fenólicos totales y la actividad antioxidante, pero encontraron variaciones en compuestos específicos como cianidina 3-glucósido y los flavonoles quercetin 3-glucurónido y kaempferol 3-glucósido, que decrecieron en los frutos bajo macrotúneles de polietileno con bloqueo UVB en comparación al campo abierto, mientras que el p-cumaril glucosa aumentó.

La respuesta de las antocianinas totales también ha sido variable, encontrado desde cantidades similares entre ambos ambientes de cultivo (Josuttis et al., 2010; Gündüz y Özdemir, 2014), hasta superiores en las fresas bajo túneles de polietileno (Singh et al., 2012). Resultados similares a la presente investigación fueron reportados por Akhatou y Fernández-Recamales (2014), con un contenido de antocianinas más alto en las fresas bajo macrotúnel, mientras que otros fenólicos como flavan-3-oles, flavonoles, ácido elágico y sus derivados y ácido cinámico, fueron más altos en el cultivo no protegido.

Tanto los compuestos fenólicos totales como su capacidad antioxidante correlacionaron entre sí y también de manera independiente, con el incremento en la PAR y el descenso en T_a , microclima predominante en CA. Randianamanana et al. (2015), señalan que el

aumento en la temperatura decrece los fenólicos mientras que la mayor exposición a la radiación UV los incrementa, situación que coincide con estos resultados, considerando que el campo abierto, además de mayor PAR, ofreció un ambiente más enriquecido en UV. El UV es el tipo de luz más efectivo para optimizar la concentración de compuestos fenólicos, por la gran capacidad que tienen para absorber este tipo de radiación, reduciendo su penetración y sus efectos nocivos sobre los distintos componentes celulares (Bian et al., 2015). Tsormpatsidis et al. (2011), señalan que una mayor exposición de las fresas a la radiación UV promovió mayor contenido de compuestos fenólicos totales, flavonoides y antocianinas. Por otra parte, mayor cantidad de fenólicos bajo condiciones de temperatura moderada y mayor humedad, también ha sido encontrada en otras investigaciones en fresa (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014), y en cereza (*P. avium*) (Correira et al., 2020), mientras que otros trabajos los han obtenido en las fresas cosechadas durante las temporadas más cálidas (Pradas et al., 2015).

En contraposición a lo observado con los compuestos fenólicos totales, las antocianinas fueron más abundantes ante el aumento en T_a y la disminución en la PAR, condiciones propias del invernadero, donde el primero explicó mayoritariamente su comportamiento. Similares resultados en fresa fueron encontrados por Josuttis et al. (2012), donde la PAR contribuyó en menor medida a la formación de pelargonidina y sus derivados en comparación con la temperatura. El contenido de antocianinas en las fresas ha tenido relación directa con el aumento en la temperatura de los días anteriores a la cosecha (Pineli et al., 2011) y correlación negativa con el incremento en la altitud de las zonas de cultivo y la disminución de la temperatura (Guerrero-Chaves et al., 2015). Su síntesis es estimulada por el aumento en el régimen de temperatura diurna/nocturna entre 18/12-30/22 °C (Wang y Zheng, 2001), sin embargo, temperaturas mayores a 30 °C afectan negativamente su producción (Ikeda et al., 2009; Perin et al., 2019b).

El factor de transcripción FaMYB10 ha sido identificado en la fresa cultivada como un regulador primario de la biosíntesis de las antocianinas, perteneciendo a los R2R3 MYB que regulan la producción de los flavonoides en varias especies de frutales (Zoratti et al., 2014). Se ha reportado que los cambios en la concentración de las antocianinas en fresa obedecen a la sobre expresión o a la supresión de FaMYB10, el cual regula otros genes involucrados con enzimas que participan en la ruta de los fenilpropanoides (Perin et al.,

2019b), y se ha comprobado que la temperatura afecta su expresión (Matsushita et al., 2016). Aunque en esta investigación el efecto del aumento de T_a sobre la mayor producción de antocianinas preponderó frente al de la reducción de la PAR, es de señalar que el sombreado en fresa reduce el contenido de este tipo de compuestos en los frutos (Antonnen et al., 2006), ya que la integral de luz PAR también regula la expresión del gen FaMYB10 aumentando el contenido de P-3-g y cianidina 3-glucósido durante la maduración de las fresas (Kadomura-Ishiwaka et al., 2014).

El mayor contenido de antocianinas en las fresas 'Monterey' bajo INV también pudo estar relacionado con situaciones temporales de limitaciones hídricas que experimentaron las plantas sembradas en contenedores en este ambiente. El estrés hídrico moderado ocasiona un incremento en los niveles del ABA y en la expresión de varios genes involucrados en la síntesis de esta hormona del estrés (Perin et al., 2019a). El aumento en el ABA y sus derivados (ácido faséico y dihidrofaséico), está estrechamente correlacionado con los fenilpropanoides y los niveles de transcritos asociados con esa ruta biosintética en fresa (Kim et al., 2019), promoviendo la expresión del gen FaMYB10 y el contenido de antocianinas (Kadomura-Ishiwaka et al., 2014). Weber et al. (2016) y Perin et al. (2019a) confirmaron que en fresas bajo estrés hídrico aumenta la expresión de los genes relacionados con la fenil alanina amonio liasa (PAL), enzima clave en la ruta de síntesis de los compuestos fenólicos, incrementando las antocianinas y la actividad antioxidante.

No se encontró correlación entre el contenido de antocianinas y su capacidad antioxidante ($IC50_{\text{anto}}$), ni con el contenido de compuestos fenólicos totales, ni tampoco correspondencia entre la capacidad antioxidante evaluada sobre los dos extractos ($IC50_{\text{fenol}}$ y $IC50_{\text{anto}}$). Estos resultados sugieren que además de las antocianinas, en las fresas 'Monterey' existen otros fenólicos responsables de la actividad antioxidante y que no todos los compuestos de este tipo presentes en la fruta fueron necesariamente antocianinas. Nowicka et al. (2019), al evaluar la capacidad antioxidante de 90 variedades de fresa, encontraron que los taninos tuvieron la mayor relación con la actividad antioxidante, especialmente los elagitaninos, así como los polifenoles totales y las procianidinas. Pineli et al. (2012), encontraron que el ácido elágico, quercentina, catequina y los compuestos fenólicos totales, mostraron una correlación alta y significativa con la capacidad antioxidante de las fresas, mientras que no hubo correlación de dicha actividad con la P-3-g ni con las antocianinas totales. Varios autores han estudiado las relaciones entre la estructura química de los polifenoles y su

actividad como antioxidantes, de modo que la ausencia o el reemplazo de los grupos hidroxilo sobre los carbonos de los diferentes anillos, influyen sobre la capacidad de absorber radicales libres. En este sentido, la P-3-g, a pesar de ser la antocianina mayoritaria en los frutos de fresa, no cuenta con varias de las características químicas que si tienen otros fenólicos debido a su estructura química para tener una alta capacidad antioxidante, además, la glicosilación de dichos compuestos reduce su actividad en comparación a las formas agliconadas (Pineli et al., 2012), así como su nivel de biodisponibilidad (Akhatou y Fernández-Recamales, 2014).

Por otra parte, el método de evaluación de la capacidad antioxidante influye sobre las posibles correlaciones con los contenidos de compuestos fenólicos totales y de antocianinas totales (Chaves et al., 2017). Estos autores señalan para fresa 'Monterey', que el método *Fast Blue BB* tuvo una alta correlación con el contenido de fenólicos mientras que el método empleando DPPH mostró la mayor correlación con el contenido de antocianinas. Nowicka et al. (2019), hallaron baja correlación entre las pruebas realizadas con DPPH y los compuestos fenólicos y valoran el método ABTS como el más apropiado para expresar la capacidad antioxidante en los frutos de fresa y su relación con los compuestos mayoritarios, sin embargo, resaltan la correlación moderada que existe entre las pruebas ABTS y DPPH, al presentar similares mecanismos de transferencia de electrones.

No se evidenció correlación entre el contenido de AMT ni con la tonalidad rojiza de la piel de los frutos (h) ni con la saturación del color (C^*), similar a lo reportado por otros estudios (Ordidge et al., 2011). La determinación de los componentes del color se realizó sobre la superficie de los frutos y la mayoría de las antocianinas en fresa son sintetizadas en la epidermis (Jossuttis et al., 2012), sin embargo, para la obtención de las muestras sobre las que se determinó el contenido de los compuestos fenólicos y antociánicos, se procedió a realizar la maceración de la totalidad del fruto incluyendo la piel y la pulpa, lo cual pudo generar un efecto de dilución de las sustancias (Sun et al., 2012), que quizás influyó sobre los resultados de la correlación.

Se encontró una correlación negativa entre el contenido de ácido ascórbico y de compuestos fenólicos totales. La mayor cantidad de ácido ascórbico y de antocianinas se

presentaron en las fresas producidas bajo invernadero, mientras que en las del campo abierto fueron más abundantes los fenólicos totales. Esto sugiere que el ambiente de cultivo tuvo efecto sobre el sistema antioxidante en los frutos de fresa 'Monterey'. Las condiciones temporales de limitaciones hídricas y de aumento en el potencial osmótico del sustrato, que manera moderada pueden presentarse en los cultivos bajo cubierta, pueden conducir en fresa a un incremento en el contenido de ABA y sus derivados que está correlacionado con el aumento en el metabolismo de los fenilpropanoides y del ascorbato (Perin et al., 2019a).

4.7 Conclusiones

En esta investigación, los ambientes de cultivo bajo invernadero no climatizado con cubierta de polietileno y el campo abierto, influyeron sobre el rendimiento y la duración del desarrollo de los frutos, y junto con la temporada de cosecha dentro de la estación de producción, tuvieron efecto sobre la mayoría de los atributos fisicoquímicos estudiados en los frutos de fresa, relacionados con su calidad comercial, organoléptica y funcional.

Las condiciones del invernadero aceleraron el desarrollo de los frutos y la precocidad de la cosecha, siendo la mediana de la duración desde el botón floral hasta la cosecha del fruto menor para INV con 45 días frente a 47 en CA, así mismo, el inicio de la cosecha se presentó 7 días antes bajo el ambiente protegido.

El rendimiento acumulado en los seis primeros meses de producción fue 20 % superior en CA, ocasionado por el incremento del 25 % en el peso fresco de los frutos, mientras que la diferencia en el número de frutos entre ambos ambientes tan solo fue del 7%.

En el cultivo de fresa bajo invernadero se redujeron las pérdidas de la fruta, ya que la producción que no cumplió con las características comerciales resultó superior en el campo abierto principalmente por pudriciones, que fueron casi 10 veces superiores a lo ocurrido bajo invernadero, mientras que bajo cubierta las pérdidas de fruta a causa del tamaño pequeño, inferior a los 8 g, duplicó lo encontrado en el campo abierto.

Los frutos de fresa producidos en el campo abierto acumularon 13,5 % más de biomasa que los de invernadero y el porcentaje de la producción que fue clasificada en las

categorías comerciales de mayor tamaño de fruto, correspondientes a Extra, 1ra. y 2da., resultó un 40 % superior a lo obtenido bajo el ambiente protegido.

El color de las fresas cultivadas en CA fue más brillante (L^*) e intenso (C^*), pero de similar tono rojo (h) a las de INV. Presentaron igual contenido de sólidos solubles totales (SST), mientras que la acidez total titulable (ATT) fue superior en los frutos bajo invernadero, por tanto, su índice de dulzor (SST/ATT) fue más bajo. Las fresas producidas bajo INV tuvieron 58 % más de ácido ascórbico.

El contenido de compuestos fenólicos totales fue 31 % superior en las fresas cultivadas en campo abierto, correlacionando con la mayor capacidad antioxidante derivada de este tipo de compuestos ($IC50_{fenol}$), mientras que el contenido de antocianinas fue 32 % mayor en invernadero, pero no condujo a una mayor capacidad antioxidante ($IC50_{anto}$).

La variación del microclima entre ambos ambientes de cultivo, ubicados en una zona altoandina, mostró que bajo invernadero aumentó la temperatura promedio y máxima del aire en 2 y 4 °C, respectivamente, se redujo en 27 % la radiación PAR y en 62 % la radiación UV (230-390 nm) y disminuyó en 7 % la humedad relativa del aire promedio. Algunas características de los frutos mostraron mayor correlación con los factores micrometeorológicos que otras, siendo en general la temperatura del aire y la radiación PAR los más influyentes.

En las condiciones de esta investigación en la zona geográfica del estudio, el aumento tanto en la temperatura del aire como en la radiación PAR, desde 50 días antes de la cosecha, incrementaron el peso fresco y la biomasa seca de los frutos. Fresas más firmes y con mayor índice de dulzor (SST/ATT) se cosecharon en condiciones de disminución de la temperatura del aire y aumento de la PAR. La radiación PAR estimuló el aumento en el contenido de SST y en la intensidad del color (C^*). La ATT y el contenido de ácido ascórbico correlacionaron positivamente con el aumento en la temperatura del aire y negativamente con la PAR. Los compuestos fenólicos totales respondieron positivamente al descenso en la temperatura ambiental y al incremento en la radiación PAR, mientras que el aumento en las antocianinas obedeció al incremento en la temperatura del aire.

Las condiciones de cultivo en campo abierto permitieron la mayor producción de fresas 'Monterey' con mayor calidad organoléptica y funcional, siendo superiores en color, firmeza, peso fresco, biomasa e índice de dulzor, con mayor cantidad de compuestos fenólicos totales y capacidad antioxidante derivada de éstos, mientras que bajo invernadero se produjeron fresas con mayor contenido de antocianinas y de ácido ascórbico.

A partir del conocimiento de la influencia de las condiciones de cultivo en la región del trópico altoandino estudiada y de los factores micrometeorológicos analizados sobre la calidad de la fresa, se recomienda implementar mejoras en las técnicas para el manejo del clima dentro de los ambientes protegidos que se utilizan en la zona, conducentes a aumentar la radiación PAR y el paso de la radiación UV, así como prevenir posibles situaciones temporales de limitación hídrica a través del control cuidadoso de la irrigación, moderar la temperatura máxima y aumentar la humedad relativa mínima.

4.8 Bibliografía

Agüero, J., Salazar, S.M., Kirschbaum D.S., Jerez, E.F., 2015. Factors affecting fruit quality in strawberries grown in a subtropical environment. *International Journal of Fruit Science* 15, 223-234. <http://dx.doi.org/10.1080/15538362.2015.1017427>.

Agronet, 2018. Producción nacional por producto, Fresa 2007-2018. Evaluaciones agropecuarias del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Colombia. <https://www.agronet.gov.co/Paginas/ProduccionNacionalProducto.aspx#> (consultada 10 febrero 2020).

Akhatou, I., Fernández, A., 2014. Influence of cultivar and culture on nutritional and organoleptic quality of strawberry. *J Sci Food Agric* 94, 866–875. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6313>.

Akhatou, I., Fernández-Recamales, A., 2014. Nutritional and nutraceutical quality of strawberries in relation to harvest time and crop conditions. *J. Agric. Food Chem.* 62, 5749–5760. <http://dx.doi.org/10.1021/jf500769x>.

Akhatou, I., González-Domínguez, R., Fernández-Recamales, A., 2016. Investigation of the effect of genotype and agronomic conditions on metabolomic profiles of selected

strawberry cultivars with different sensitivity to environmental stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 101,14-22. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.01.016>.

Anttonen, M.J., Hoppola, K.I., Nestby, R., Verheul, M.J., Karjalainen, R.O., 2006. Influence of fertilization, mulch color, early forcing, fruit order, planting date, shading, growing environment and genotype on the contents of selected phenolics in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) fruits. *J. Agric. Food Chem.* 54,2614–2620. <https://doi.org/10.1021/jf052947w>.

Apolinar-Valiente, R., Romero-Cascales, I., Gómez-Plaza, E., López-Roca, J.M., Ros-García, J.M., 2015. Cell wall compounds of red grapes skins and their grape marcs from three different winemaking techniques. *Food Chemistry* 187, 89–97. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.04.042>.

Arrigoni, O., De Tullio, M.C., 2002. Ascorbic acid: much more than just an antioxidant. *Biochimica et Biophysica Acta* 1569, 1-9.

Atkinson, C.J., Dodds, P.A.A., Ford, Y.Y., Le Mière, J., Taylor, J.M., Blake, P.S., Paul, N., 2006. Effects of cultivar, fruit number and reflected photosynthetically active radiation on *Fragaria x ananassa* productivity and fruit ellagic acid and ascorbic acid concentrations. *Annals of Botany* 97, 429–441. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj046>.

Awang, Y.B., Atherton, J.G., 1995. Growth and fruiting responses of strawberry plants grown on rockwool to shading and salinity. *Scientia Horticulturae* 62(1-2), 25–31. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(95\)00770-T](https://doi.org/10.1016/0304-4238(95)00770-T).

Barrios, S., Lema, P., Lareo, C., 2014. Modeling respiration rate of strawberry (cv. San Andreas) for modified atmosphere packaging design. *International Journal of Food Properties* 17, 2039–205. <https://doi.org/10.1080/10942912.2013.784328>.

Bian, Z.H., Yang, Q.C., Liu, W.K., 2015. Effects of light quality on the accumulation of phytochemicals in vegetables produced in controlled environments: a review. *J Sci Food Agric* 95, 869–877. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6789>.

Bruce, A.B., Maynard, E.T., Farmer, J.R., 2019. Farmers' perspectives on challenges and opportunities associated with using high tunnels for specialty crops. *HortTechnology*, 04258-18. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH04258-18>.

Carvajal, L.M., Yahia, E. H., Cartagena, R., Peláez, C., Gaviria, C.A., Rojano, B.A., 2012. Capacidad antioxidante de dos variedades de *Fragaria x ananassa* (Weston Duchesne (fresa) sometidas a variaciones en la nutrición vegetal. Revista Cubana de Plantas Medicinales 17(1), 37-53.

Casal, C., Vílchez, C., Forján, E., De La Morena, B.A., 2009. The absence of UV-radiation delays the strawberry ripening but increases the final productivity, not altering the main fruit nutritional properties. Acta Horticulturae 842, 159–162.

Chaves, V.C., Calvete, E., Reginatto, F.H., 2017. Quality properties and antioxidant activity of seven strawberry (*Fragaria x ananassa* duch) cultivars. Scientia Horticulturae 225, 293–298. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2017.07.013>.

Choi, H.G., Moon, B.Y., Kang, N.J., 2016. Correlation between strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) productivity and photosynthesis-related parameters under various growth conditions. Frontiers in Plant Science 7, 1607. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01607>.

Conti, S., Villari, G., Faugno, S., Melchionna, G., Somma, S., Caruso, G., 2014. Effects of organic vs. conventional farming system on yield and quality of strawberry grown as an annual or biennial crop in southern Italy. Scientia Horticulturae 180, 63–71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.015>.

Corrêa, L.E., Peres, N.A., 2013. Strawberry production in Brazil and South America. International Journal of Fruit Science 13 (1-2), 156-161. <https://doi.org/10.1080/15538362.2012.698147>.

Correia, S., Aires, A., Queirós, F., Carvalho, R., Schouten, R., Silva, A.P., Gonçalves, B., 2020. Climate conditions and spray treatments induce shifts in health promoting compounds in cherry (*Prunus avium* L.) fruits. Scientia Horticulturae 263, 109147. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109147>.

Dávalos-González, P.A., Narro-Sánchez, J., Jofre-Garfias, A.E., Razo, A.R.H., Vázquez-Sánchez, M.N., 2009. Influence of the genotype, type of plant and population density on strawberry productivity and fruit quality under macrotunnel. Acta Horticulturae 842, 91–94.

Demchak, K., 2009. Small fruit production in high tunnels. HortTechnology 19(1), 44-49.

Fan, L., Dubé, C., Khanizadeh, S., 2017. Chapter 7: The effect of production systems on strawberry quality, in: Soto-Hernández, M. (Ed.), Phenolic Compounds - Natural Sources, importance and applications. IntechOpen, p.p. 197-213. <http://dx.doi.org/10.5772/67233>.

FAO STAT, 2018. Producción de fresa. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (consultada 14 septiembre 2020).

Ferreyra, R.M., Vin, S.Z., Mugridge, A., Chaves, A.R., 2007. Growth and ripening season effects on antioxidant capacity of strawberry cultivar Selva. *Scientia Horticulturae* 112, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.12.001>.

Flórez, R., Mora, R., 2010. Fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) producción y manejo poscosecha. Corredor Tecnológico Agroindustrial, Cámara de Comercio de Bogotá, Editorial Produmedios, Bogotá. 114 p.

Fotirić, M., Tosti, T., Sredojević, M., Milivojević, J., Meland, M., Natić, M., 2019. Comparison of sugar profile between leaves and fruits of blueberry and strawberry cultivars grown in organic and integrated production system. *Plants* 8, 205. <https://doi.org/10.3390/plants8070205>.

García-Tejero, I.F., López-Borrallo, D., Miranda, L., Medina, J.J., Arriaga, J., Muriel-Fernández, J.L., Martínez-Ferri, E., 2018. Estimating strawberry crop coefficients under plastic tunnels in Southern Spain by using drainage lysimeters. *Scientia Horticulturae* 231, 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.020>.

Gavilán, P., Ruiz, N., Lozano, D., 2015. Daily forecasting of reference and strawberry crop evapotranspiration in greenhouses in a Mediterranean climate based on solar radiation estimates. *Agricultural Water Management* 159, 307–317. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.06.012>.

Giampieri, F., Alvarez-Suarez, J.M., Battino, M., 2014. Strawberry and human health: effects beyond antioxidant activity. *J. Agric. Food Chem.* 62 (18), 3867-3876. <https://doi.org/10.1021/jf405455n>.

Grant, O.M., Johnson, A.W., Davies, M.J., James, C.M., Simpson, D.W., 2010. Physiological and morphological diversity of cultivated strawberry (*Fragaria x ananassa*) in

response to water deficit. *Environmental and Experimental Botany* 68, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.008>.

Grijalba, C.M., Pérez-Trujillo, M.M., Ruíz, D., Ferrucho, A.M., 2015. Strawberry yields with high-tunnel and open-field cultivations and the relationship with vegetative and reproductive plant characteristics. *Agronomía Colombiana* 33(2), 147-154. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v33n2.52000>.

Gude, K., Rivard, C.L., Gragg, S.E., Oxley, K., Xanthopoulos, P., Pliakoni, E.D., 2018. Day-neutral strawberries for high tunnel production in the Central United States. *HortTechnology* 28 (2), 154-165.

Guerrero-Chavez, G., Scampicchio, M., Andreotti, C., 2015. Influence of the site altitude on strawberry phenolic composition and quality. *Scientia Horticulturae* 192, 21–28. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.05.017>.

Gündüz, K., Özdemir, E., 2014. The effects of genotype and growing conditions on antioxidant capacity, phenolic compounds, organic acid and individual sugars of strawberry. *Food Chemistry* 155, 298–303. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.01.064>.

Gutiérrez-Gamboa, G., Verdugo-Vásquez, N., Díaz-Gálvez, I., 2019. Influence of type of management and climatic conditions of productive behavior, oenological potential, and soil characteristics of a 'Cabernet Sauvignon' vineyard. *Agronomy* 9 (2), 64. <https://doi.org/10.3390/agronomy9020064>.

Hancock, J.F., 1999. *Strawberries. Crop Production Science in Horticulture* 11, CABI Publishing, Eastbourne, UK.

Hangun-Balkir, Y., McKenney, M.L. 2012. Determination of antioxidant activities of berries and resveratrol. *Green Chemistry Letters and Reviews* 5 (2), 147-153. <https://doi.org/10.1080/17518253.2011.603756>.

Hernández, M.S., Barrera, J., Melgarejo, L.M., 2010. IX. Fisiología Poscosecha, in: Melgarejo, L.M. (Ed.), *Experimentos en Fisiología Vegetal*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, pp. 167-186.

Herranz, J., 2015. *Introducción al análisis de supervivencia con R*. Instituto IMDEA Alimentación, Universidad Autónoma de Madrid, 25 p.

Hidaka, K., Dan, K., Miyoshi, Y., Mamura, H., Takayama, T., Kitano, M., Sameshima, K., Okimura, M., 2016. Twofold increase in strawberry productivity by integration of environmental control and movable beds in a large-scale greenhouse. *Environ. Control Biol.* 54 (2), 79-92. <https://doi.org/10.2525/ecb.54.79>.

Hoagland, D.R., Arnon, D.I., 1950. The water-culture method for growing plants without soil - Circular 347. The College of Agriculture, University of California, Berkeley.

Hong, H. T., Chen, A., Netzel, M.E., O'Hare, T.J., 2019. Differences in the anthocyanin profile of different tissues of the strawberry fruit. *Proceedings* 36 (1), 74. <https://doi.org/10.3390/proceedings2019036074>.

Hoppula, K.B., Karhu, S.T., 2006. Strawberry fruit quality responses to the production environment. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 4 (1), 166-170.

Ikeda, T., Yamazaki, K., Kumakura, H., Hamamoto, H., 2009. Effect of high temperature on fruit quality of pot-grown strawberry plants. *Acta Hort.* 842, 679-682.

Instituto Colombiano de Normas Técnicas y Certificación – ICONTEC, 1997. Norma Técnica Colombiana NTC 4103 – Frutas frescas, Fresa variedad Chandler, Especificaciones. ICONTEC, MADR, CENICAFÉ, Bogotá. 14 p.

Jalali, A., Linke, M., Geyer, M., Mahajan, P.V., 2020. Shelf life prediction model for strawberry based on respiration and transpiration processes. *Food Packaging and Shelf Life* 25, 100525. <https://doi.org/10.1016/j.fpsl.2020.100525>.

Jin, P., Wang, S.Y., Wang, C.Y., Zheng, Y., 2011. Effect of cultural system and storage temperature on antioxidant capacity and phenolic compounds in strawberries. *Food Chemistry* 124, 262–270. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.06.029>.

Josuttis, M., Dietrich, H., Treutter, D., Will, F., Linnemannstöns, L., Krüger, E., 2010. Solar UVB response of bioactives in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch. L.): a comparison of protected and open-field cultivation. *J Agric Food Chem.* 58(24), 12692-702. <https://doi.org/10.1021/jf102937e>.

Josuttis, M., Carlen, B., Crespo, P., Nestby, R., Toldam-Andersend, T.B., Dietriche, H., Krüger, E., 2012. A comparison of bioactive compounds of strawberry fruit from Europe

affected by genotype and latitude. *Journal of Berry Research* 2, 73–95. <https://doi.org/10.3233/JBR-2012-029>.

Kadomura-Ishikawa, Y., Takahashi, A., Noji, S., Miyawaki, K., Masuda, T., 2015. Light and abscisic acid independently regulated FaMYB10 in *Fragaria x ananassa* fruit. *Planta* 241, 953–965. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2228-6>.

Kadir, S., Carey, E., Ennahli, S., 2006a. Influence of high tunnel and field conditions on strawberry growth and development. *HortScience* 41(2), 329–335.

Kadir, S., Sidhu, G., Al-Khatib, K., 2006b. Strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. *HortScience* 41 (6), 1423-1430.

Kim, J., Lee, J.G., Hong, Y., Lee, E.J., 2019. Analysis of eight phytohormone concentrations, expression levels of ABA biosynthesis genes, and ripening-related transcription factors during fruit development in strawberry. *Journal of Plant Physiology* 239, 52-60. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2019.05.013>.

Kim, S.K., Kim, D.S., Kim, D.Y., Chun, C., 2015. Variation of bioactive compounds content of 14 oriental strawberry cultivars. *Food Chemistry* 184, 196-202. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.03.060>.

Krüger, E., Josuttis, M., Nestby, R., Toldam-Andersen, T.B., Carlen, C., Mezzetti, B., 2012. Influence of growing conditions at different latitudes of Europe on strawberry growth performance, yield and quality. *Journal of Berry Research* 2, 143–157. <https://doi.org/10.3233/JBR-2012-036>.

Kumar, A., Avasthe, R.K., Rameash, K., Pandey, B., Borah, T.R., Denzongpa, R., Rahman, H., 2011. Influence of growth conditions on yield, quality and diseases of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) var Ofra and Chandler under mid hills of Sikkim Himalaya. *Scientia Horticulturae* 130 (1), 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.05.034>.

Lamont Jr., W.J., 2009. Overview of the use of high tunnels worldwide. *HortTechnology* 19 (1), 25–29.

Langer, S.E., Oviedo, N.C., Marina, M., Burgos, J.L., Martínez, G.A., Civello, P.M., Villarreal, N.M., 2018. Effects of heat treatment on enzyme activity and expression of key

genes controlling cell wall remodeling in strawberry fruit. *Plant Physiology and Biochemistry* 130, 334–344. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.015>.

Le Mière, P., Hadley, P., Darby, J., Battey, N.H., 1998. The effect of thermal environment, planting date and crown size on growth, development, and yield of *Fragaria x ananassa* Duch. cv. Elsanta. *The Journal Horticultural Science and Biotechnology* 73 (6), 786–795. <https://doi.org/10.1080/14620316.1998.11511049>.

Ledesma, N.A., Kawabata, S., 2016. Responses of two strawberry cultivars to severe high temperature stress at different flower development stages. *Scientia Horticulturae* 211, 319–327. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.007>.

Ledesma, N.A., Nakata, M., Sugiyama, N., 2008. Effect of high temperature stress on the reproductive growth of strawberry cvs. 'Nyoho' and 'Toyonoka'. *Scientia Horticulturae* 116, 186–193. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.12.010>.

Lee, J., Durst, R.W., Wrolstad, R.E., 2005. Determination of total monomeric anthocyanin pigment content of fruit juices, beverages, natural colorants, and wines by the pH differential method: Collaborative study. *Journal of AOAC International* 88 (5), 1269-1278.

Li, H., Li, T., Gordon, R.J., Asiedu, S.K., Hu, K., 2010. Strawberry plant fruiting efficiency and its correlation with solar irradiance, temperature and reflectance water index variation. *Environmental and Experimental Botany* 68, 165-174. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.12.001>.

López-Valencia, D., Sánchez-Gómez, M., Acuña-Caita, J.F., Fischer, G., 2018. Propiedades fisicoquímicas de siete variedades destacadas de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) cultivadas en Cundinamarca (Colombia), durante su maduración. *Corpoica Cienc. Tecnol. Agropecu.* 19 (1), 528. http://dx.doi.org/10.21930/rcta.vol19_num1_art:528.

Lozano, D., Ruiz, N., Gavilán, P., 2016. Consumptive water use and irrigation performance of strawberries. *Agricultural Water Management* 169, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.02.011>.

Martínez-Ferri, E., Soria, C., Ariza, M.T., Medina, J.J., Miranda, L., Domínguez, P., Muriel, J.L., 2016. Water relations, growth and physiological response of seven strawberry cultivars

(*Fragaria x ananassa* Duch.) to different water availability. *Agricultural Water Management* 164, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.08.014>.

MacKenzie, S.J., Chandler, C.K., Hasing, T., Whitaker, V.M., 2011. The role of temperature in the late-season decline in soluble solids content of strawberry fruit in a subtropical production system. *HortScience* 46 (11), 1562–1566.

Matsushita, K., Sakayori, T., Ikeda, T. 2016. The effect of high air temperature on anthocyanin concentration and the expressions of its biosynthetic genes in strawberry 'Sachinoka'. *Environ. Control Biol.* 54 (2), 101-107. <https://doi.org/10.2525/ecb.54.101>.

Merchante, C., Vallarino, J.G., Osorio, S., Aragüez, I., Villarreal, N., Martínez, G.A., Medina-Escobar, N., Civello, M.P., Fernie, A.R., Ariza, M.T., Botella, M.A., Valpuesta, V., 2013. Ethylene is involved in strawberry fruit ripening in an organ-specific manner. *Journal of Experimental Botany* 64 (1), 4421–4439. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert257>.

Nile, S.H., Park, S.W., 2014. Edible berries: Bioactive components and their effect on human health. *Review. Nutrition* 30, 134–144. <http://dx.doi.org/10.1016/j.nut.2013.04.007>.

Nowicka, A., Kucharska, A.Z., Sokół-Łętowska, A., Fecka, I., 2019. Comparison of polyphenol content and antioxidant capacity of strawberry fruit from 90 cultivars of *Fragaria x ananassa* Duch. *Food Chemistry* 270, 32–46. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.07.015>.

Ordidge, M., García-Macías, P., Battey, N.H., Gordon, M.H., John, P., Lovegrove, J.A., Vysini, E., Wagstaffea, A., Hadley, P., 2012. Development of colour and firmness in strawberry crops is UV light sensitive, but colour is not a good predictor of several quality parameters. *J Sci Food Agric* 92, 1597–1604. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4744>.

Ornelas-Paz, J., Yahia, E.M., Ramírez-Bustamante, N., Pérez-Martínez, J.D., Escalante-Minakata, M., Ibarra-Junquera, V., Acosta-Muñiz, C., Guerrero-Prieto, V., Ochoa-Reyes, E., 2013. Physical attributes and chemical composition of organic strawberry fruit (*Fragaria x ananassa* Duch, Cv. Albion) at six stages of ripening. *Food Chemistry* 138, 372–381. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.11.006>.

Palencia, P., Martínez, F., Medina, J.J., Medina, J.L., 2013. Strawberry yield efficiency and its correlation with temperature and solar radiation. *Horticultura Brasileira* 31, 93-99.

Panico, A.M., Garufi, F., Nitto, S., Di Mauro, R., Longhitano, R.C., Magrì, C., Catalfo, A., Serrentino, M. E., De Guidi, G., 2009. Antioxidant activity and phenolic content of strawberry genotypes from *Fragaria x ananassa*. *Pharmaceutical Biology* 47 (3), 203-208. <https://doi.org/10.1080/13880200802462337>.

Parra-Coronado, A., Fischer, G., Chaves-Cordoba, B., 2014. Tiempo térmico para estados fenológicos reproductivos de la feijoa (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret). *Acta biol. Colomb.* 20 (1), 163-173. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n1.43390>.

Parvez, S., Wani, I. A., 2018. Postharvest biology and technology of strawberry, in: Mir, S.A. (Eds.), *Postharvest biology and technology of temperate fruits*. Springer, pp. 331-348. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76843-4_14.

Perin, E.C., Messias, R. da S., Borowski, J.M., Crizel, R.L., Schott, I.B., Carvalho, I.R., Rombaldi, C.V., Galli, V., 2019a. ABA-dependent salt and drought stress improve strawberry fruit quality. *Food Chemistry* 271, 516-526. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.07.213>.

Perin, E.C., Messias, R. da S., Galli, V., Borowski, J.M., de Souza, E.R., de Avila, L.O., Bamberg, A.L., Rombaldi, C. V., 2019b. Mineral content and antioxidant compounds in strawberry fruit submitted to drought stress. *Food Sci. Technol, Campinas*, 39 (Suppl. 1), 245-254. <https://doi.org/10.1590/fst.09717>.

Pineli, L. de L., Moretti, C.L., Rodrigues, J.S.Q., Ferreira, D.B., Chiarello, M.D., 2011. Variations in antioxidant properties of strawberries grown in Brazilian savannah and harvested in different seasons. *Sci Food Agric* 92, 831–838. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4654>.

Pradas, I., Medina, J.J., Ortiz, V., Moreno-Rojas, J.M., 2015. 'Fuentepina' and 'Amiga', two new strawberry cultivars: Evaluation of genotype, ripening and seasonal effects on quality characteristics and health-promoting compound. *Journal of Berry Research* 5, 157–171. <https://doi.org/10.3233/JBR-150099>.

Pyrotis, S., Abayomia, L., Rees, D., Orchard, J., 2012. Effect of temperature and humidity on strawberry firmness at two different sites in the Huelva region of Spain. *Acta Hort.* 926, 567-570.

R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (consultado 1 julio 2020).

Randriamanana, T.R., Lavola, A., Julkunen-Tiitto, R., 2015. Interactive effects of supplemental UV-B and temperature in European aspen seedlings: Implications for growth, leaf traits, phenolic defense and associated organisms. *Plant Physiology and Biochemistry* 93, 84-93. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.03.001>.

Rubio, S., Alfonso, A., Grijalba, C.M., Pérez, M.M., 2014. Determinación de los costos de producción de la fresa cultivada a campo abierto y bajo macrotúnel. *Rev. Colomb. Cienc. Hortic.* 8(1), 67–79. <https://doi.org/10.17584/rcch.2014v8i1.2801>.

Salame, T.P., Santos, B.M., Chandler, C.K., Sargent, S.A., 2008. Horticultural potential of producing Florida strawberry cultivars under high tunnels. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 121, 201–203.

Samykanno, K., Pang, E., Marriott, P.J., 2013. Genotypic and environmental effects on flavor attributes of ‘Albion’ and ‘Juliette’ strawberry fruits. *Scientia Horticulturae* 164, 633–642. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2013.09.001>.

Shui, G., Leong, L.P., 2002. Separation and determination of organic acids and phenolic compounds in fruit juices and drinks by high-performance liquid chromatography. *Journal of Chromatography A* 977(1), 89–96. [https://doi.org/10.1016/s0021-9673\(02\)01345-6](https://doi.org/10.1016/s0021-9673(02)01345-6).

Simpson, D., 2018. The economic importance of strawberry crops, in: Hytönen, T., Graham, J., Harrison, R. (Eds.), *The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham, pp.1-7. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76020-9_1

Singh, A., Syndor, A., Deka, B.C., Singh, R.K., Patel, R.K., 2012. The effect of microclimate inside low tunnels on off-season production of strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *Scientia Horticulturae* 144, 36–41. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.025>.

Skrovankova, S., Sumczynski, D., Mlcek, J., Jurikova, T., Sochor, J., 2015. Bioactive compounds and antioxidant activity in different types of berries. *Int. J. Mol. Sci.* 16, 24673-24706. <https://doi.org/10.3390/ijms161024673>.

Sønsteby, A., Heide, O. M., 2006. Dormancy relations and flowering of the strawberry cultivars Korona and Elsanta as influenced by photoperiod and temperature. *Scientia Horticulturae* 110, 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.06.012>.

Sun, P., Mantri, N., Lou, H., Hu, Y., Sun, D., Zhu, Y., Dong, T., Lu, H., 2012. Effects of elevated CO₂ and temperature on yield and fruit quality of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) at two levels of nitrogen application. *PLoS ONE* 7 (7), e41000. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041000>.

Tabatabaei, S.J., Yusefi, M., Hajiloo, J., 2008. Effects of shading and NO₃:NH₄ ratio on the yield, quality and N metabolism in strawberry. *Scientia Horticulturae* 116 (3), 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.12.008>.

Taghavi, T., Siddiqui, R., Rutto, L.K., 2019. The effect of preharvest factors on fruit and nutritional quality in strawberry, en: Asao, T., Asaduzzaman, M. (Eds.), *Strawberry - Pre- and Post-Harvest Management Techniques for Higher Fruit Quality*. IntechOpen. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.84619>.

Tongtraibhop, P., Thongthieng, T., Nuengchaknin, C., Pitakpittaya, C. 2009. Yield and quality of strawberry under a low-cost plastic house in tropical climate. *Acta Horticulturae* 842, 103–106.

Tsormpatsidis, E., Ordidge, M., Henbest, R.G.C., Wagstaffe, A., Battey, N.H., Hadley, P., 2011. Harvesting fruit of equivalent chronological age and fruit position shows individual effects of UV radiation on aspects of the strawberry ripening process. *Environmental and Experimental Botany* 74(1), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.05.017>.

Velickova, E., Winkelhausen, E., Kuzmanova, S., Alves, V.D., Moldão-Martins, M., 2013. Impact of chitosan-beeswax edible coatings on the quality of fresh strawberries. *LWT - Food Science and Technology* 52, 80-92. <http://dx.doi.org/10.1016/j.lwt.2013.02.004>.

Vilela de Resende, J.T., Silvia, T., Novelo, D., Vilela Resende, N.C., Souza Santos, L., 2020. Caracterização química de morangos orgânicos congelados e embalados em alumínio. *Research, Society and Development* 9 (5), e73953115. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v9i5.3115>.

- Voća, S., Dobričević, N., Skendrović Babojelić, M., Družić, J., Duralija, B., Levačić, J., 2007. Differences in fruit quality of strawberry cv. Elsanta depending on cultivation system and harvest time. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 72 (4), 285-288.
- Weber, N., Zupanc, V., Jakopic, J., Veberic, R., Mikulic-Petkovsek, M., Stampar, F., 2017. Influence of deficit irrigation on strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) fruit quality. *J Sci Food Agric* 97, 849–857. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7806>.
- Wang, J., Yue, C., Gallardo, K., McCracken, V., Luby, J., McFerson, J., 2017. What consumers are looking for in strawberries: Implications from market segmentation analysis. *Agribusiness* 33 (1), 56–69. <https://doi.org/10.1002/agr.21473>.
- Wang, L., Cui, D., Zhao, X., He, M., 2017. The important role of the citric acid cycle in plants. *Genomics and Applied Biology* 8 (4), 25-29. <https://doi.org/10.5376/gab.2017.08.0004>.
- Wang, S.Y., Camp, M.I., 2000. Temperatures after bloom affect plant growth and fruit quality of strawberry. *Scientia Horticulturae* 85 (3), 183–199. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(99\)00143-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(99)00143-0).
- Wang, S.Y., Zheng, W., 2001. Effect of plant growth temperature on antioxidant capacity in strawberry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49 (10), 4977–4982. <https://doi.org/10.1021/jf0106244>.
- Watson, R., Wright, C.J., McBurney, T., Taylor, A.J., Linforth, R.S.T., 2002. Influence of harvest date and light integral on the development of strawberry flavour compounds. *Journal of Experimental Botany* 53 (377), 2121-2129. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf088>.
- Zoratti, L., Karppinen, K., Luengo, A., Häggman, H., Jaakola, L., 2014. Light-controlled flavonoid biosynthesis in fruits. *Frontiers in Plant Science* 5, 534. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00534>.

5. Consideraciones finales y conclusiones

La comparación de la respuesta fisiológica de la fresa 'Monterey' cultivada en condiciones protegidas bajo un invernadero convencional de la Sabana de Bogotá (Colombia) con cubierta de polietileno y en campo abierto en un área a libre exposición, se realizó considerando el desempeño fotosintético, el intercambio gaseoso, el comportamiento hídrico y su relación con el crecimiento y el rendimiento de la planta. Así mismo, se evaluaron atributos fisicoquímicos de los frutos cosechados que determinan su calidad organoléptica y funcional. También se abordó la relación de las respuestas fisiológicas con factores micrometeorológicos de los dos ambientes de cultivo, entre ellos la temperatura, la humedad relativa y el déficit de presión de vapor del aire, la radiación PAR y la humedad volumétrica del sustrato de cultivo.

La variación del microclima entre ambos ambientes de cultivo mostró que bajo invernadero aumentó la temperatura promedio del aire en 2 °C y el DPV promedio del aire fue 40 % superior. Se redujo en 30 % la radiación PAR promedio y en 62 % la radiación UV (230-390 nm). Disminuyó en 7 % el promedio de la humedad relativa y en 22 % la humedad volumétrica del sustrato.

De acuerdo con la respuesta fisiológica de la fresa 'Monterey' en la zona geográfica en la cual se realizó el estudio y bajo los escenarios de cultivo evaluados, se concluye que las plantas mostraron plasticidad fisiológica para aclimatarse en ambos ambientes, cuyas condiciones no resultaron estresantes para el desempeño fotosintético, no evidenciando daños a nivel del PSII, presentando un adecuado rendimiento fotoquímico potencial (F_v/F_m) durante el desarrollo del cultivo, que estuvo alrededor de 0,83.

Sin embargo, el desempeño fotosintético las plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en el campo abierto fue superior. A nivel fotoquímico, presentaron mayor eficiencia, representada en una mayor porción de la energía absorbida por la clorofila asociada al

PSII que fue utilizada en los procesos fotoquímicos (Φ_{PSII}), así como mayor tasa de transporte de electrones (J) y mayor porción de centros de reacción del PSII abiertos u oxidados (qP), especialmente en la etapa reproductiva.

La respuesta fotosintética de las plantas de fresa en campo abierto ante el CO_2 , determinada a partir de las curvas A_n/C_i , fue semejante a las plantas bajo invernadero, tanto en la etapa vegetativa como reproductiva. No se encontraron diferencias en la carboxilación, que fue evaluada a través de la estimación de la velocidad máxima de carboxilación (V_{cmax}) y de la máxima regeneración del RuBP controlada por el transporte de electrones (J_{max}), calculadas aplicando el modelo de Farquhar-von Caemmerer-Berry.

La capacidad para la fijación del CO_2 fue mayor en las plantas de fresa establecidas en el campo abierto. Durante las etapas de desarrollo vegetativo, floración y fructificación, presentaron mayor tasa de fotosíntesis neta máxima (A_{max}), que fue calculada a partir de las curvas de respuesta a la luz ($A_n/PPFD$), siguiendo el modelo de Michaelis-Menten. De igual manera, la tasa de fotosíntesis neta (A_n), medida entre 10:00 – 12:00 am durante la plena floración y la aparición de los primeros frutos rojos, así como la tasa de fotosíntesis neta promedio (A_n) que se presentó entre 8:00 am a 5:00 pm en plantas establecidas de 43 semanas de edad y en plena producción, fueron superiores en las condiciones de campo abierto.

Las plantas de fresa 'Monterey' crecidas bajo invernadero demostraron aclimatación a un ambiente con menor radiación, presentando mayor saturación de los procesos fotoquímicos por la luz, evidenciado en un qP más bajo, así como en una mayor y más pronta activación de los procesos de protección de la hoja a través de la disipación de la energía absorbida en forma de calor, que fue comprobado por el mayor quenching no fotoquímico (NPQ) que se presentó desde $400 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Así mismo, presentaron mayor área foliar específica (SLA), menor relación, particularmente en el estado vegetativo, en el contenido de clorofilas a y b (chl_a/chl_b) y más bajo contenido de carotenoides (c_{x+c}), menor rendimiento fotoquímico operacional del PSII (Φ_{PSII}) y tasa de transporte de electrones (J), junto con menor tasa de fotosíntesis neta (A_n).

Con relación al comportamiento fotosintético de las plantas durante su desarrollo, en ambos ambientes de cultivo, entre la plena floración y la formación de los aquenios, correspondiente a los estados 65 a 73 según escala BBCH, las plantas de 'Monterey' presentaron un alto contenido de pigmentos fotosintéticos, así como la más alta tasa de fotosíntesis neta máxima (A_{max}), una alta eficiencia cuántica aparente de la fotosíntesis (Φ) y los mayores requerimientos de luz por su elevado punto de saturación lumínico (PSL).

Independiente del ambiente de cultivo, se encontró que la tasa de fotosíntesis neta en fresa 'Monterey' incrementó en respuesta al aumento en la radiación PAR y en la temperatura del aire (T_a) y al descenso en el déficit de presión de vapor (DPV), factores que en conjunto explicaron de manera altamente significativa el 59 % de las variaciones en A_n . Esto sugiere que la implementación de prácticas de cultivo dirigidas al aumento de la radiación bajo el invernadero, así como a la reducción en el DPV del aire, podrían favorecer la tasa fotosintética de las plantas bajo el ambiente de cultivo protegido.

Respecto al intercambio gaseoso, se encontró que la conductancia estomática (g_s) fue superior en las plantas de campo abierto durante la etapa vegetativa y la floración, mientras que, en la fructificación durante la aparición de los primeros frutos rojos, fue similar a la registrada en el invernadero e incluso resultó ser inferior en las plantas en plena producción. Pese a esta última situación, mantuvieron mayores tasas de fotosíntesis neta (A_n) en comparación a las de invernadero, junto con menor relación entre el contenido de CO_2 intercelular y el atmosférico (C/C_a), lo que sugiere que no se presentaron limitaciones de tipo estomático para la fotosíntesis.

En las situaciones de cultivo donde se presentó mayor humedad volumétrica del sustrato (Θ_{vol}), menor DPV en el aire y un aumento en la temperatura de éste (T_a), se encontró un incremento en la conductancia estomática (g_s), cuya varianza fue explicada en un 49 % y de manera altamente significativa, por dichos factores micrometeorológicos en conjunto. Una mayor exposición a la radiación PAR también estimuló la conductancia estomática (g_s) en las plantas en plena etapa de producción, donde este factor, pese al descenso en la humedad relativa del aire (HRa), explicó el 45 % de su varianza de manera altamente significativa.

En este sentido, en el campo abierto se presentó un gradiente hídrico más favorable entre el sustrato, la planta y la atmósfera, que, junto con un incremento en la PAR, permitieron que las plantas, durante su desarrollo vegetativo y hasta la floración, presentaran una conductancia estomática (g_s) mayor, con menor evapotranspiración y conservando un potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) menos negativo.

Bajo el invernadero, las condiciones de mayor DPV del aire y menor humedad volumétrica del sustrato (Θ_{vol}), sumadas a la reducción en la radiación PAR, condujeron a una menor conductancia estomática (g_s) en las plantas de fresa 'Monterey', que les permitió mantener el intercambio gaseoso. Si bien su tasa de fotosíntesis neta fue menor, las plantas bajo invernadero mantuvieron un potencial hídrico foliar (Ψ_{wfol}) similar a las de campo abierto en los momentos del día más cálidos y secos, así como también conservaron un nivel de turgencia de los tejidos de la hoja (CRA) durante el día semejante al que presentaron las plantas a libre exposición.

El mejor desempeño fotosintético que presentaron las fresas 'Monterey' cuando fueron cultivadas en el campo abierto, condujo a una mayor tasa de crecimiento relativo (RGR) y de asimilación neta (NAR) y a un 22,54 % más de biomasa total acumulada por planta desde el trasplante hasta la culminación de la primera cosecha. En cuanto a la partición de la biomasa, no se encontraron variaciones en el índice de cosecha (HI), manteniéndose en ambos ambientes alrededor del 20 %.

Desde el punto de vista hídrico, las plantas de fresa 'Monterey' sembradas en el campo abierto fueron más eficientes en el intercambio gaseoso, presentaron un mayor uso eficiente del agua tanto intrínseco (WUE_{int}) como extrínseco (WUE_{ext}), obtenidos a partir de la relación entre la tasa de fotosíntesis neta (A_n) con la conductancia estomática (g_s) para el primero, y con la tasa de evapotranspiración (E) para el segundo. Así mismo, mostraron un mayor uso eficiente del agua tanto productivo (WUE_p) como del cultivo (WUE_c), ya que presentaron mayor acumulación de biomasa total para el primero y mayor rendimiento de fruta en fresco para el segundo, con respecto al volumen acumulado de agua evapotranspirada por planta, desde el trasplante hasta la primera cosecha (EVT_{acum}). Esta última resultó ser 15 % inferior en las plantas en el campo abierto.

El rendimiento acumulado en los seis primeros meses de producción fue un 20 % superior en las plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en el campo abierto, en razón al incremento del 25 % en el peso fresco de los frutos, mientras que el número de frutos fue similar, según los resultados de uno de los experimentos o varió ligeramente con respecto al invernadero en otro de ellos, con una diferencia máxima del 7%. El porcentaje de la producción que fue clasificada en las categorías comerciales de mayor tamaño de fruto, correspondientes a Extra, 1^{ra} y 2^{da}, resultó 40 % superior a lo obtenido bajo el ambiente protegido del invernadero. Además, los frutos de fresa producidos en el campo abierto acumularon 13,5 % más de biomasa seca que los de invernadero.

En el cultivo de fresa bajo invernadero se redujeron las pérdidas de la fruta, ya que la producción que no cumplió con las características comerciales resultó superior en el campo abierto principalmente por pudriciones, que fueron casi 10 veces mayores a lo ocurrido bajo invernadero. Bajo este último ambiente, las pérdidas de fruta a causa del tamaño pequeño, inferior a los 8 g, duplicó lo encontrado en el campo abierto.

El color de las fresas cultivadas a libre exposición fue más brillante (L^*) e intenso (C^*), pero de similar tonalidad rojiza (h) a las de invernadero. Presentaron igual contenido de sólidos solubles totales (SST), mientras que la acidez total titulable (ATT) fue superior en los frutos bajo invernadero, por tanto, su índice de dulzor (SST/ATT) fue más bajo. Es de resaltar que las fresas producidas bajo cubierta tuvieron 58 % más de contenido de ácido ascórbico.

El contenido de compuestos fenólicos totales fue 31 % superior en las fresas cosechadas a libre exposición, correlacionando con la mayor capacidad antioxidante derivada de este tipo de compuestos ($IC50_{\text{fenol}}$), mientras que el contenido de antocianinas fue 32 % mayor en invernadero, pero no condujo a una mayor capacidad antioxidante ($IC50_{\text{anto}}$).

Algunas características de los frutos mostraron mayor correlación con los factores micrometeorológicos que otras, siendo en general la temperatura del aire (T_a) y la radiación PAR los más influyentes. En las condiciones de esta investigación en la zona geográfica del estudio, se observó la tendencia que el aumento tanto en la temperatura del aire (T_a) como en la radiación PAR, desde los 50 días antes de la cosecha, incrementaron el peso fresco y la biomasa seca de los frutos. Fresas más firmes y con mayor índice de

dulzor (*SST/ATT*) se cosecharon en condiciones de disminución de la temperatura del aire (*Ta*) y aumento de la PAR. La radiación PAR estimuló el aumento en el contenido de *STT* y en la intensidad del color (*C**). La *ATT* y el contenido de ácido ascórbico correlacionaron positivamente con el aumento en la temperatura del aire (*Ta*) y negativamente con la PAR. Los compuestos fenólicos totales respondieron positivamente al descenso en la temperatura del aire (*Ta*) y al incremento en la radiación PAR, mientras que el aumento en las antocianinas obedeció al incremento en la temperatura del aire (*Ta*).

A partir del conocimiento de la influencia de las condiciones de cultivo estudiadas y de los factores micrometeorológicos analizados sobre la respuesta ecofisiológica de la fresa y sobre la calidad organoléptica y funcional de los frutos, se recomienda considerar técnicas para el manejo del clima dentro de los ambientes protegidos bajo invernadero, conducentes a aumentar la radiación PAR y el paso de la radiación UV, así como prevenir posibles situaciones temporales de limitaciones hídricas en el sustrato de cultivo a través de la irrigación, moderar la temperatura a través de la aireación o con el aumento en la humedad relativa del aire, buscando además disminuir el DPV.

A. Anexo: Áreas experimentales establecidas en cada ambiente de cultivo.



(Fotografías: M.M.Pérez, 2018)

A: Área experimental en campo abierto; B: Área experimental bajo invernadero.

B. Anexo: Ficha técnica de la lámina de polietileno AgrocLEAR® (PQA) empleada para la cubierta del invernadero

AGROCLEAR

Lámina coextruida estabilizada con Hals y antioxidante, desarrollada para cubiertas de invernaderos. La naturaleza especial de los inhibidores UV que contiene, le confieren alta resistencia a la degradación por efecto de la radiación solar. Con una capacidad de difusión de luz elevada, elimina sombras dentro del invernadero y permite un reparto lumínico más homogéneo por toda la planta, que se traduce en mayores rendimientos. Ideal para cultivos de ciclos cortos, y sin tratamientos de químicos fuertes dentro del invernadero.

Sus excelentes propiedades mecánicas hacen que esta lámina presente un óptimo comportamiento en la instalación y ante otros agentes externos como lluvia, etc.

Recomendada para cultivos de Claveles, Pompón, Gerberas y Fillers.

Generalidades

ESTABILIZADOR	Hals	
INHIBIDOR	Benzofenona	12 meses 5% de Transmisión entre 290 nm - 340 nm
TONALIDAD	Transparente	
COEXTRUSION	Tres y Cinco capas	
ANCHO	Desde 60 centímetros hasta 12 Metros	
RENDIMIENTO	0.0235 x espesor mil. De pulgada ± 10%	Ej. 0.0235 x 7 = 0.1645 ± 10%

Propiedades ópticas y térmicas

	ESPECIFICACIÓN	NORMA
TERMICIDAD	55 % - 10	CPT-1-3
TRANSMISION DE LUZ TOTAL	85 % +/- 5	ASTM D 1003
DIFUSION DE LUZ TOTAL	55 % +/- 5	ASTM D 1003
BLOQUEO UV 290NM-340NM (%TRANSMISION)	2 %	CPT-2-6
TRANSMISION DE LUZ UV A 340 nm	1.5 %	CPT-2-6

Propiedades mecánicas

	ESPECIFICACIÓN	NORMA
RESISTENCIA AL IMPACTO	300 g min	ASTM D 1709
RESISTENCIA AL RASGADO		ASTM D 1922
DIRECCIÓN MAQUINA	750 gf min	
DIRECCIÓN TRANSVERSAL	900 gf min	
PORCENTAJE DE ELONGACIÓN A LA ROTURA		ASTM D 882
DIRECCIÓN MAQUINA	750% min	
DIRECCIÓN TRANSVERSAL	1000% min	
CARGA A LA ROTURA		ASTM D 882
DIRECCIÓN MAQUINA	18.0 Mpa min	
DIRECCIÓN TRANSVERSAL	18.0 Mpa min	

Nota: Datos obtenidos para una película espesor 6 Milésimas de pulgada / 150 µ / 600 galgas.
El uso de la información sobre productos y aplicaciones para otros casos es responsabilidad del cliente



C. Anexo: Análisis fisicoquímico del sustrato empleado



CERTIFICADO DE ANALISIS
FERTILIDAD DEL SUELO



Propietario: Sr(a) MARIA MERCEDES PEREZ

Remitente: Sra. MARIA MERCEDES PEREZ			
Número de Certificado:	ASU 168788		Fecha Ingreso
Cultivo / Variedad	FRESA / NO ESPECIFICADO		24/07/2017
Municipio / Departamento / Finca	CUNDINAMARCA / CAJICA / UMNG		Fecha Emisión
Identificación	SUSTRATO		04/08/2017
Parámetro	Valor	Calificación	Extracción / Método analítico / Referencia
pH	5,73	M	Pasta Saturación/Potenciométrico/Método Interno
C E (dS/m)	0,70	B	Extracto Saturación/Conductímetro/Método Interno
% Saturación media	85,70	E	Con base en el peso húmedo
% Carbono Orgánico	10,78	A	Walkley-Black / Colorimétrico / Método Interno
% Materia Orgánica	18,57	A	Cálculo
FRANCO-LIMOSO			
Boyucos			
Textura	% Arena	% Limo	% Arcilla
	14	68	18

Resultados Obtenidos				
Parámetro	meq/100g	mg/Kg (p.p.m)	Calificación	Extracción / Método analítico / Referencia
Potasio intercambiable	1,53	597	A	Ac. NH ₄ / Absorción Atómica / Método Interno
Calcio intercambiable	10,0	2000	A	Ac. NH ₄ / Absorción Atómica / Método Interno
Magnesio intercambiable	2,97	356	M	Ac. NH ₄ / Absorción Atómica / Método Interno
Sodio intercambiable	0,25	57,5	M	Ac. NH ₄ / Absorción Atómica / Método Interno
Acidez intercambiable	N.A	N.A	N.A	KCl / Volumétrica / Método Interno
Hierro		17,0	B	Mezcla ácida / Absorción Atómica / Método Interno
Manganeso		20	M	Mezcla ácida / Absorción Atómica / Método Interno
Cobre		2,2	M	Mezcla ácida / Absorción Atómica / Método Interno
Zinc		15,0	A	Mezcla ácida / Absorción Atómica / Método Interno
Boro		0,93	B	Ca(OH)P2O ₄ / Colorimétrico / Método Interno
Fósforo		32	M	Sr. Bray II / Colorimétrico / Método Interno
Azufre		264	E	Ca(OH)P2O ₄ / Turbidimétrico / Método Interno
Amonio		27	M	NaCl / Colorimétrico / Método Interno
Nitratos		8,4	D	Ac. Na / Colorimétrico / Método Interno

Este documento registra fielmente el resultado de las mediciones realizadas. Los resultados contenidos en el presente, hacen referencia a la(s) muestra(s) analizadas en las fechas indicadas. El laboratorio no presta el servicio de muestreo en campo, en consecuencia no se responsabiliza de los perjuicios derivados de dicho proceso, así como de errores en la interpretación de los resultados. La fecha de ejecución de los ensayos, corresponde al periodo comprendido entre la fecha de ingreso y la fecha de emisión. Los valores de referencia están tomados de bases de datos internas de Agrilab S.A.S. y de las referencias: "Fertilización de cultivos en clima frío (1998). Fertilización de cultivos en clima medio (1995) y Fertilización de cultivos en clima cálido, editados por Guerrero R. y publicados por Monómeros Colombo Venezolanos S.A."

Cálculos			Todos los valores con calificación
% Saturación	Magnesio	19,9	Calificación según cultivo: D: Deficiente B: Bajo M: Medio A: Alto E: Excelente Referente al servicio solicitado: M.I.: Muestra Insuficiente N.A.: No Analizado Referente al informe: Fecha de ingreso se refiere a la fecha en que el laboratorio recibe la muestra. Todos los valores con calificación E han sido verificados
	Sodio	1,68	
	Aluminio	N.A	
	Potasio	10,3	
	Calcio	67,1	
Relaciones	C.I.C.E. (meq/100g)	14,9	
	Ca/Mg	3,37	
	Ca/K	6,54	
	Mg/K	1,94	
	(Ca+Mg)/K	8,48	

Myriam Benéck Lugo
MYRIAM BENÉCK LUGO
Química Director Técnico PQ-1168

Página 1 de 1 - Fin del informe

Adriana Navarro Urdaneta
ADRIANA NAVARRO URDANETA
Lic. Química Coordinadora de Área

CIENCIA Y TECNOLOGÍA AL SERVICIO DEL SECTOR AGRÍCOLA

Calle 79 B No. 70 - 16 Bogotá, D.C. PBX: 223 1999 - Fax: 223 4087
Para quejas y reclamos comuníquese al E-mail: servicioalcliente@agrilab.com.co
www.agrilab.com.co

D. Anexo: Unidades experimentales utilizadas en el estudio



(Fotografías: M.M.Pérez, 2017)

A: Estolón de fresa 'Monterey' enraizado; B: Trasplante del estolón en el contenedor; C: Recubrimiento del contenedor con lámina de polietileno negro para acolchado; D: Orificio de 6 cm de diámetro para el desarrollo de la planta sobre la lámina del acolchado.

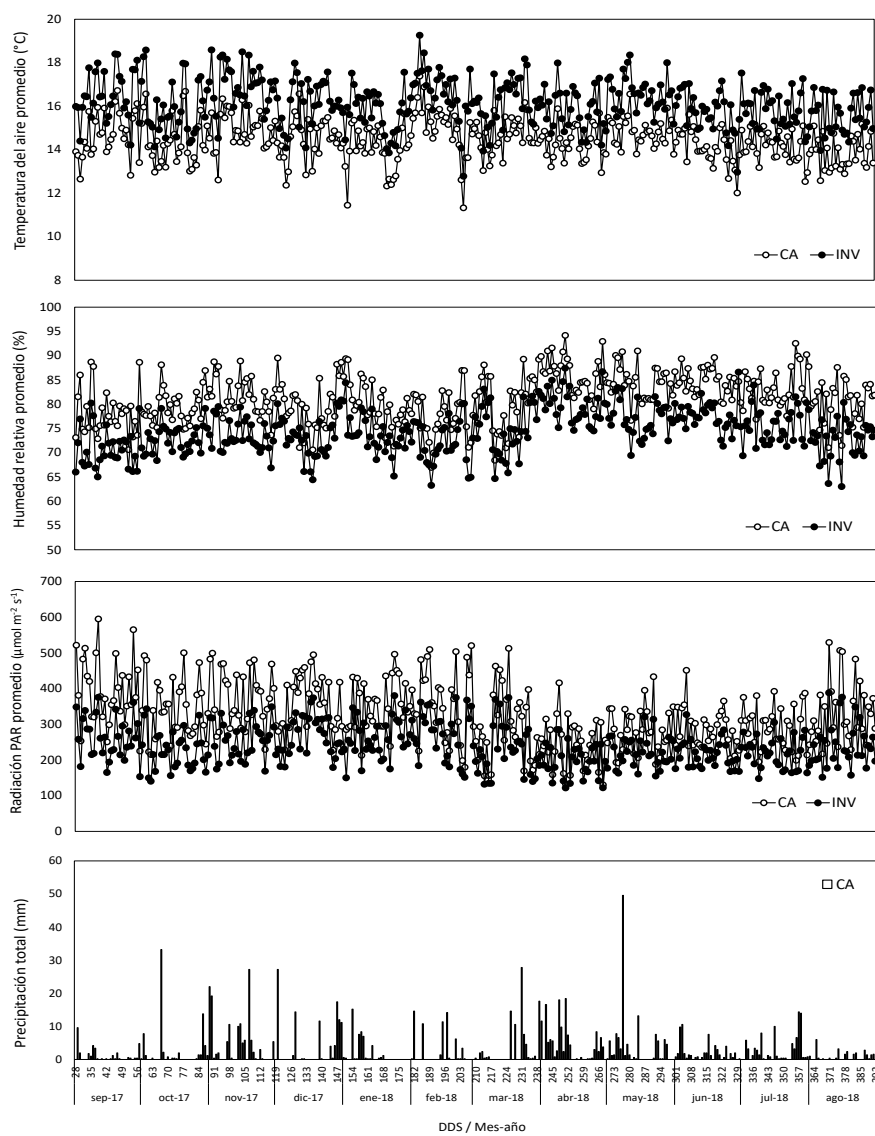
E. Anexo: Estados fenológicos de las plantas de fresa 'Monterey' evaluados durante el estudio



(Fotografías: M.M. Pérez, 2017 y 2018)

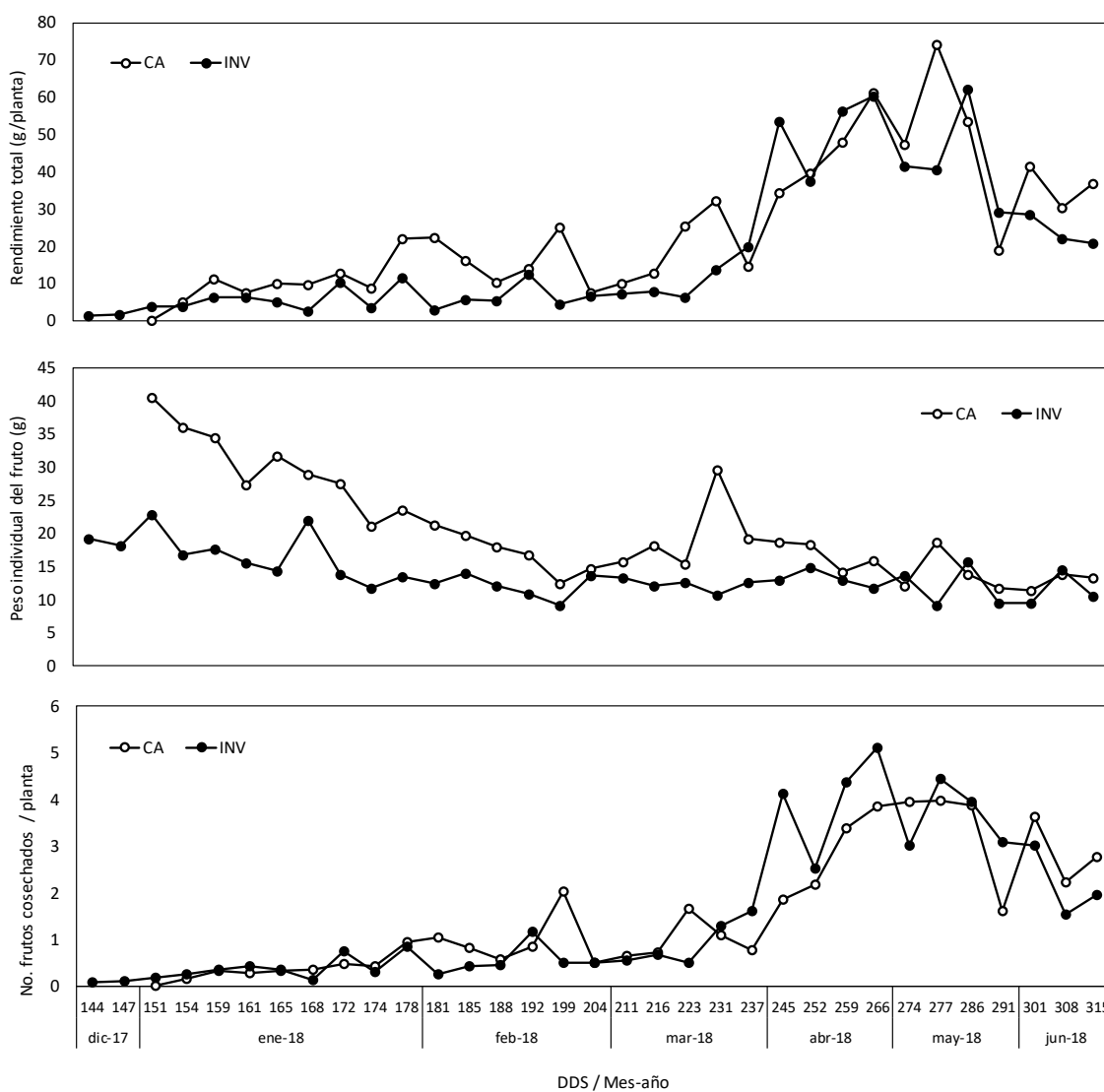
A: Vegetativo I (código 15: 5 hojas expandidas); B: Vegetativo II (código 19: 9 o más hojas expandidas, para el estudio entre 15 y 20 hojas); C: Floración (código 65-73: plena floración y achenios visibles sobre el receptáculo); D: Fructificación (código 85: primeros frutos de color rojo). Códigos según escala BBCH para fresa (Enz y Dachler, 1997). En todas las fotografías, las plantas a la izquierda corresponden al campo abierto y a la derecha al invernadero.

F. Anexo: Microclima diario en cada ambiente de cultivo



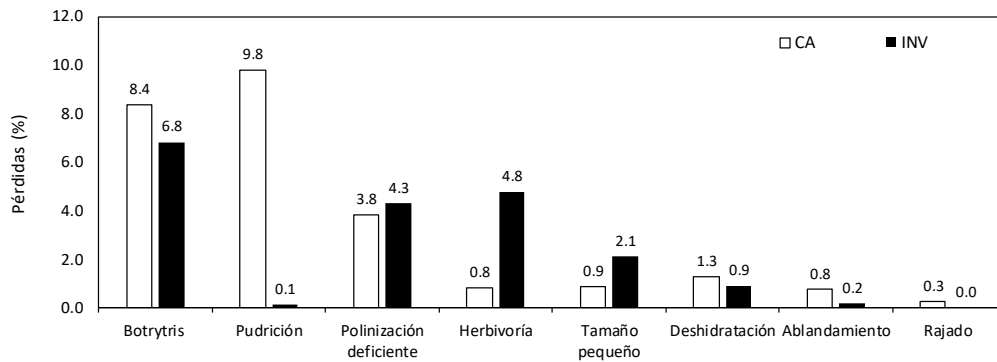
Los datos de precipitación corresponden al total diario y para las demás variables corresponden al promedio diario registrado en cada ambiente de cultivo de la fresa 'Monterey', campo abierto (CA) e invernadero (INV), durante el periodo 1/09/2017 a 31/08/2018.

G. Anexo: Producción de fresa durante los primeros seis meses en cada ambiente de cultivo

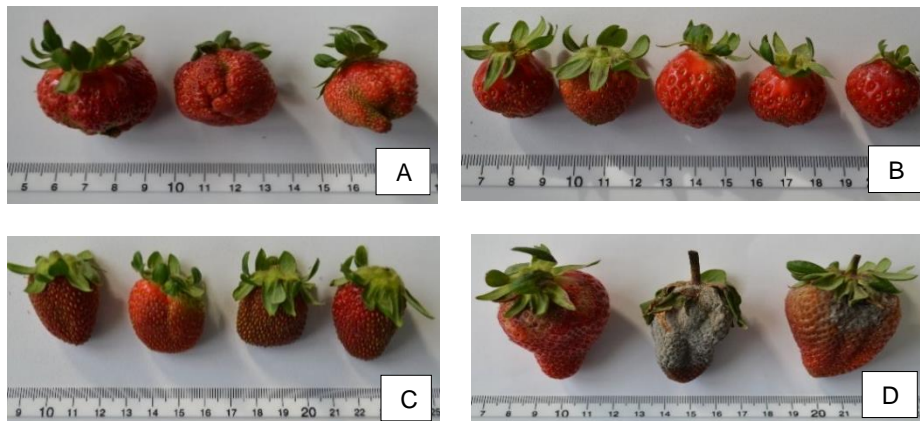


Los datos fueron obtenidos a partir de la producción de 160 plantas de fresa 'Monterey' en cada uno de los ambientes de cultivo, campo abierto (CA) e invernadero (INV). DDS: días después de la siembra.

H. Anexo: Pérdidas y daños en la fruta en cada ambiente de cultivo



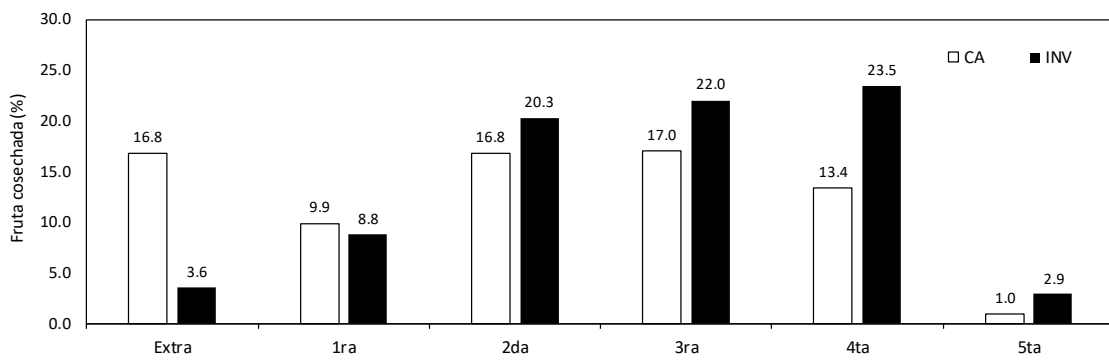
Distribución porcentual de las diferentes causas de pérdida de fruta en fresas 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV), durante los primeros seis meses de producción. Los datos presentados corresponden al porcentaje sobre el rendimiento total.



(Fotografías: M.M. Pérez, 2017)

Daños encontrados en los frutos de fresa 'Monterey' cosechados durante el estudio. A: Polinización deficiente; B: tamaño pequeño inferior a 8 g; C: deshidratación por estrés térmico e hídrico; D: afectación por moho gris causado por *Botrytis cinerea*.

I. Anexo: Clasificación de la fruta cosechada en categorías de calidad



Clasificación de la fruta cosechada de plantas de fresa 'Monterey' cultivadas en campo abierto (CA) y bajo invernadero (INV) en Cajicá (Colombia), en categorías comerciales de calidad, basadas en el peso de los frutos, durante los primeros seis meses de producción. Los datos presentados corresponden al porcentaje obtenido sobre el total de fruta comercializable. Extra: ≥ 35 g; 1ra.: 34,9 - 28 g; 2da.: 27,9 - 21 g; 3ra.: 20,9 - 15 g; 4ta.: 14,9 - 8; 5ta.: $\leq 7,9$ g.